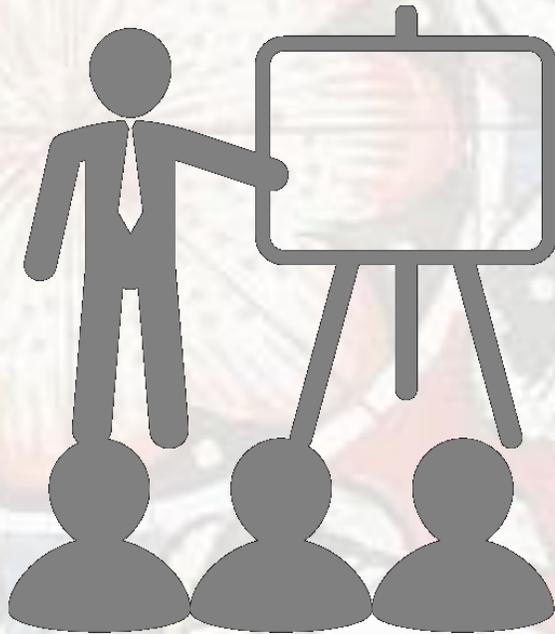


PROSTOROVÁ PAMĚŤ, NAVIGACE A MOZKOVÉ MAPY

Jan Svoboda

OBSAH PŘEDNÁŠKY



- **Prostorová orientace je typem paměti**
- **Zeměpisná navigace a tahy zvířat**
- **Topografická navigace – orientace v menším měřítku**
- **Příklady laboratorních bludišť**

PROSTOROVÉ CHOVÁNÍ

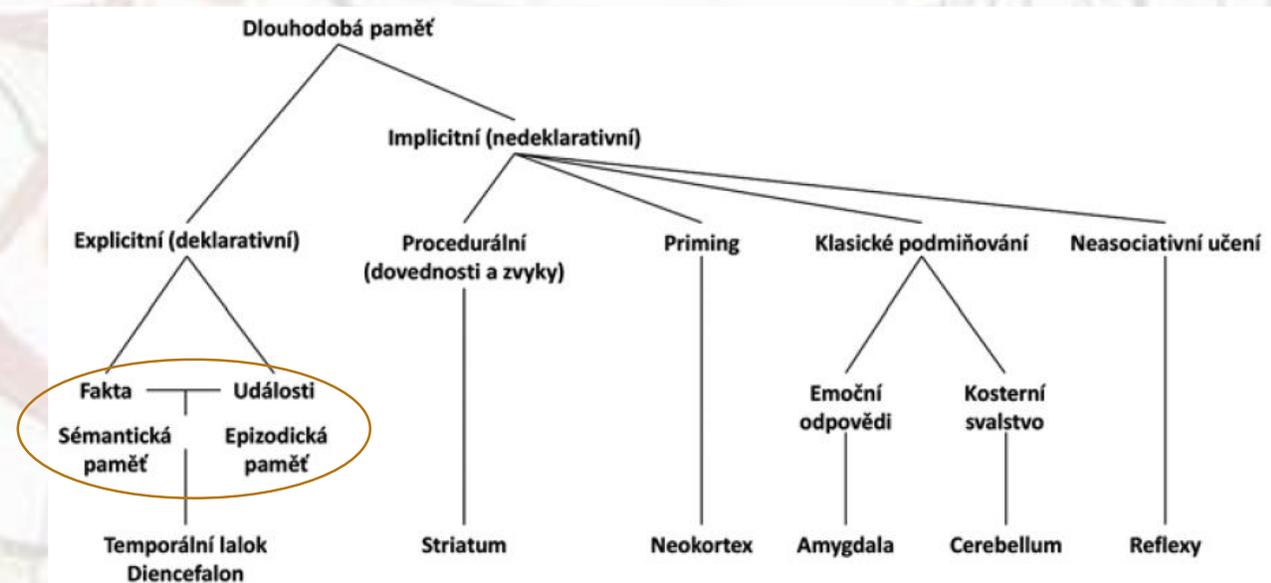
- U nepřisedlých živočichů
- Zajišťuje především **potravu a úkryt**
- **Navigace** – schopnost vytýčit a udržet směr k (vzdálenému) cíli
- **Orientace** – schopnost udržet vytýčený směr na základě vnitřních či vnějších vodítek

PROSTOROVÉ CHOVÁNÍ

- Orientace v prostoru, či prostorová navigace jsou dokladem prostorové paměti
- Jeden z nejstudovanějších typů chování
- Neurovědci, kognitivní a experimentální psychologové, lékaři (neurologie, psychiatrie), farmakologové, matematici (teoretické modely), technici (robotika)
- Snadno přístupné, měřitelné, relativní snadnost kontroly senzorické informace, vztah k deklarativní paměti + existence elektrofyziologických korelátů navigace

PROSTOROVÁ ORIENTACE - NAVIGACE

- Prostorová kognice, zvláště její „vyšší“ a odvozenější formy, jsou oblíbených modelem vyšších nervových funkcí člověka
- Navigace ke skrytým cílům = podtyp deklarativní paměti vedle paměti epizodické a sémantické



MALÝ A VELKÝ SVĚT, BLÍZKÝ A VZDÁLENÝ PROSTOR



Geografická navigace – na velké vzdálenosti

- Migrace a tahy ptáků, želv, hmyzu

Topografická navigace – na menším měřítku

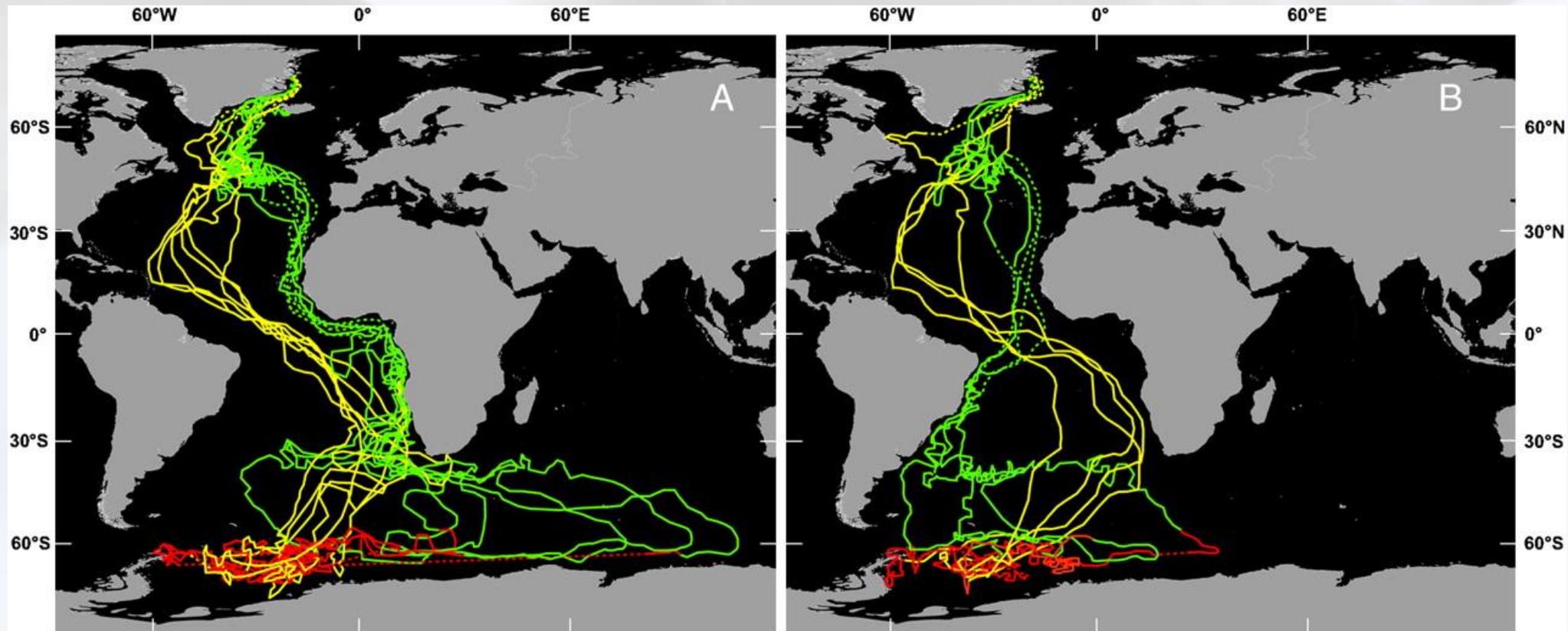
- Často v habitatu (v přírodních podmínkách) nebo v bludišti (laboratorně)

THE WORLD
IN
HEMISPHERES

GEOGRAFICKÁ, ZEMĚPISNÁ NAVIGACE



MIGRACE RYBÁKA DLOUHOOCASÉHO



Letní vody – fytoplankton – non stop fotosyntéza – hojnost ryb – migrační cesty dle větru – celkově za život vzdálenost 3x k Měsíci a zpět

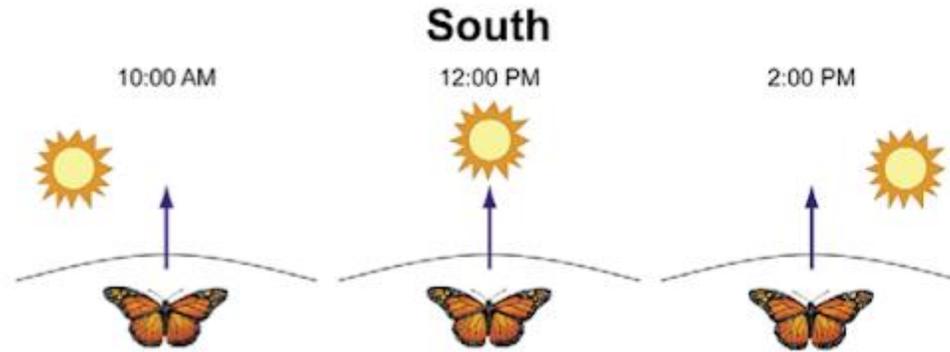
ZEMĚPISNÁ, GEOGRAFICKÁ NAVIGACE

- počátek studování je spojen s evropskými ornitology
- Gustav Kramer v roce 1953 zavedl koncept „**kompas** a **mapa**“
- Kompasoví navigátoři – ptáci, motýli
- Opravdoví navigátoři – holubi, želvy

Sluneční kompas

Když je jasno...

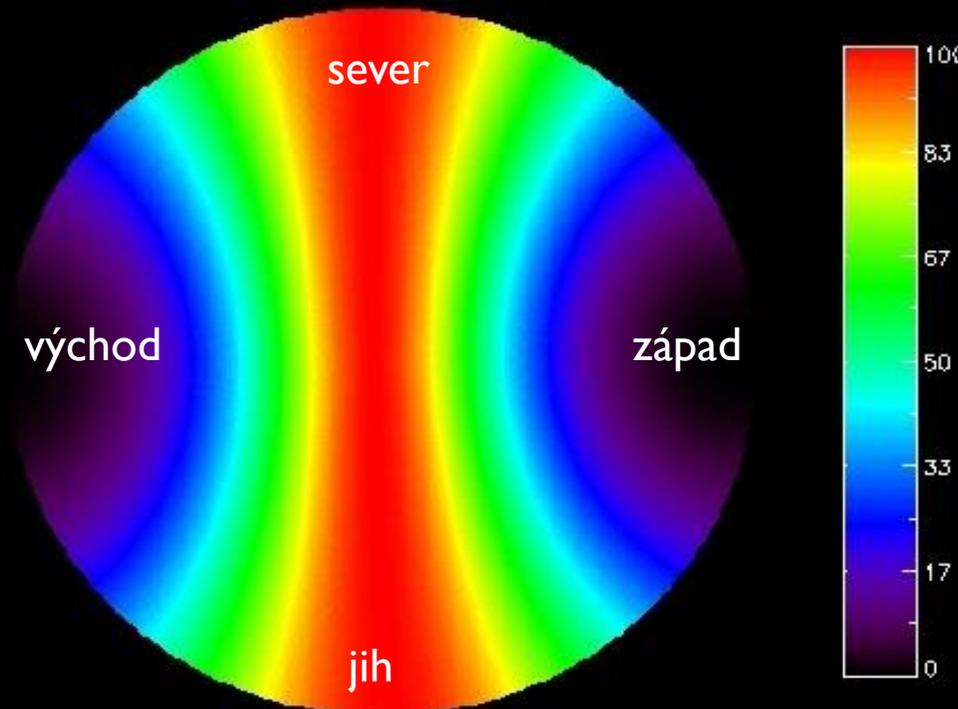
poloha Slunce



Pozici Slunce/polarizovaného světla je vždy nutné vztáhnout k denní době (time compensated position)

Když je zataženo...

uspořádání polarizovaného světla



Ptáci používají polarizované světlo hlavně ráno a večer, kdy je nejvíc polarizovaná část v severo-jihní ose

Pro pouštního mravence je důležitější polarizované světlo než samotné slunce

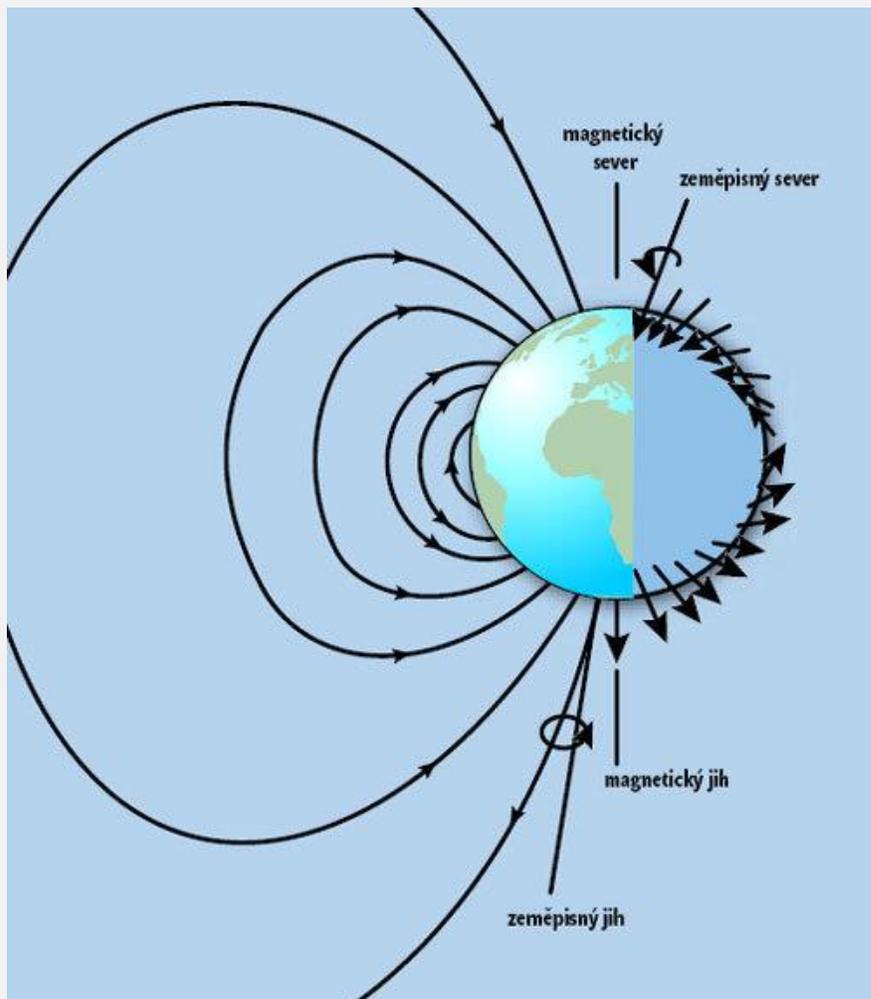
Když je tma...

Hvězdný kompas

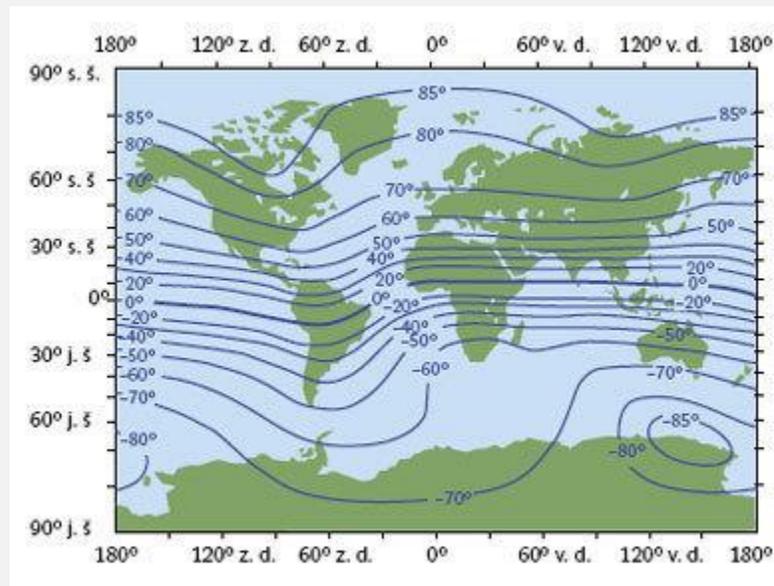


- Uspořádání souhvězdí není vrozené, ale je vrozený mechanismus, jak si během kritické periody vývoje souhvězdí do paměti vštípit.
- Nedochozí k časové kompenzaci, jen se ptáci naučí vzhledem k rotaci hvězd vnímat sever/jih
- Většina ptačích druhů migruje v noci, a tudíž se orientuje dle hvězdné oblohy
- V noci je méně predátorů, nižší teplota (výhoda v tropech), nižší rychlost větru, méně oblačnosti
- Experimenty v planetářiích

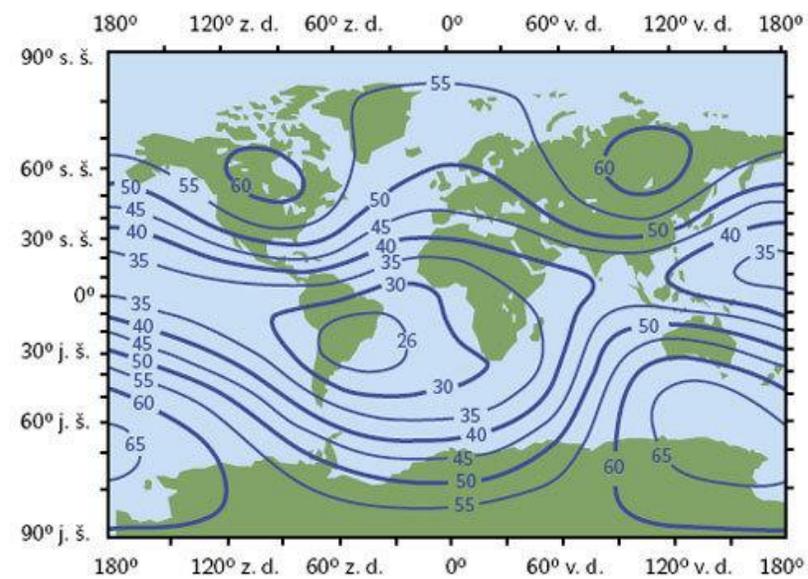
Magnetický kompas



zdroj: Pavel Němec, Vesmír, 2007



inklinace



intenzita

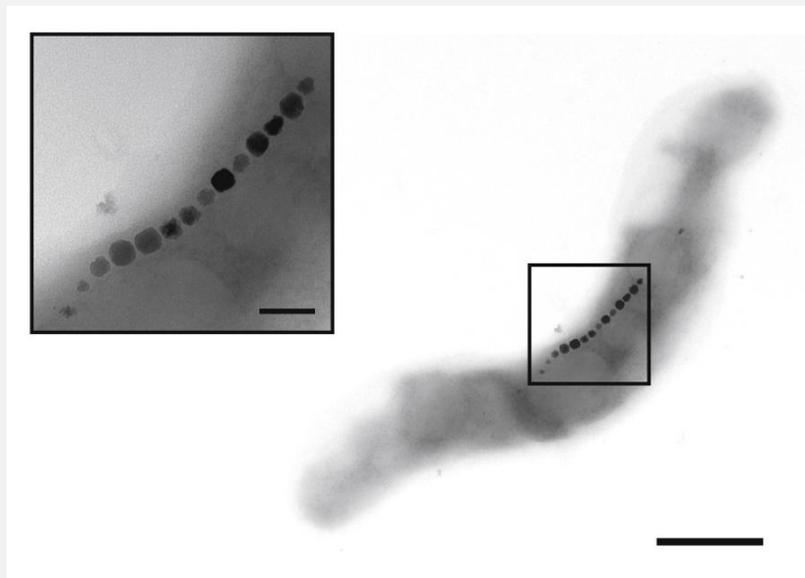
- Magnetorecepce – poměrně rozšířená - od hmyzu až po savce
- Registrují inklinaci (vlevo) a intenzitu (vpravo)

Magnetický kompas

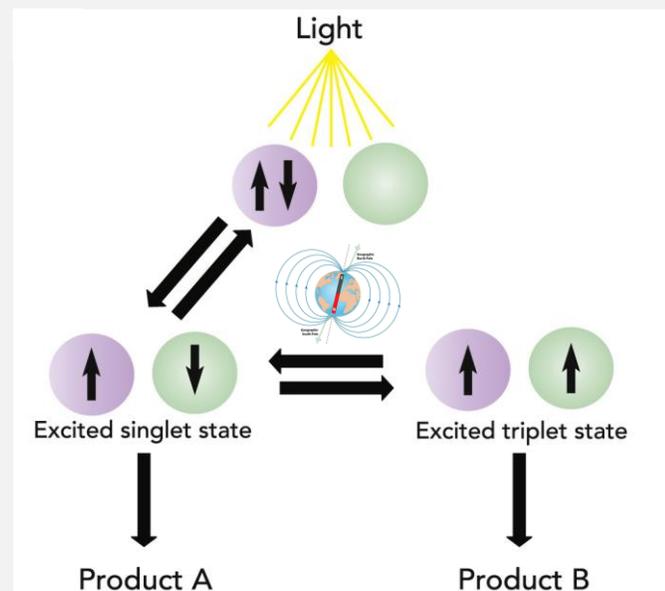


Magnetoreceptory

- Bakterie – zrnka **magnetitu** (Fe_3O_4)



- Hmyz, ptáci – **kryptochromy**
- závislé na modrém světle
- širokopásmové radiové vlny je ruší

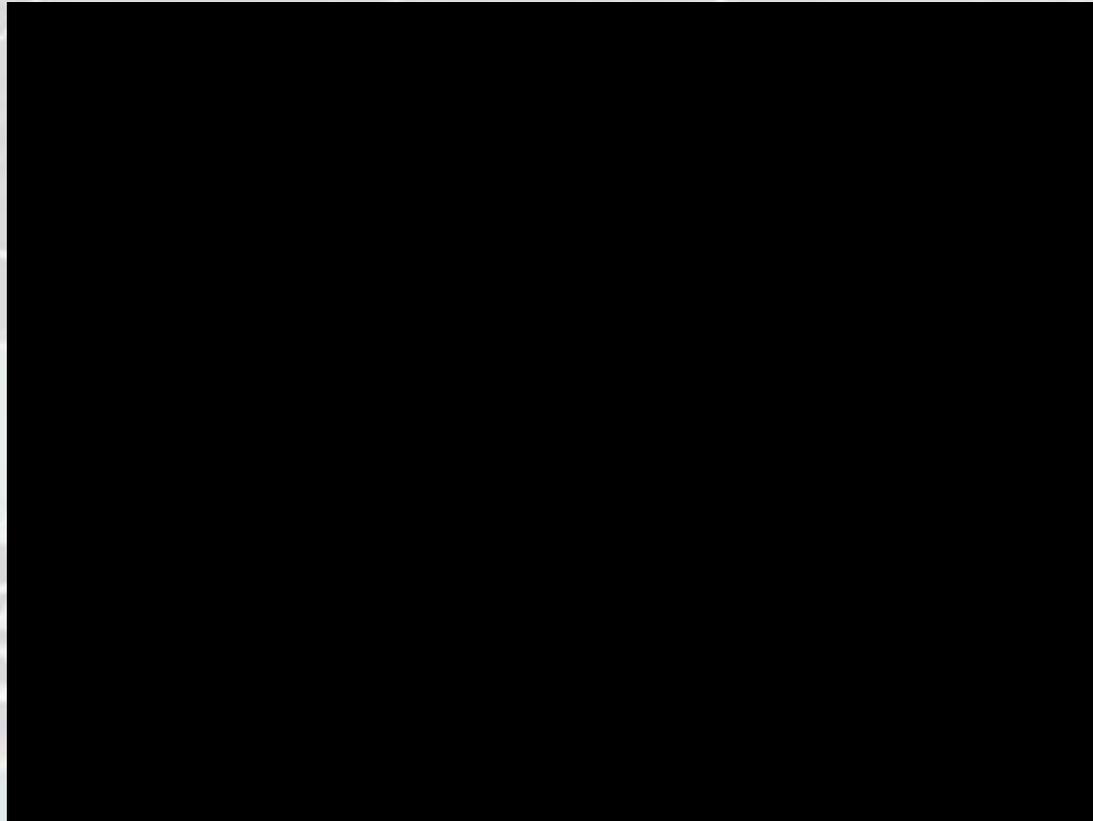


ZEMĚPISNÁ, GEOGRAFICKÁ NAVIGACE

- součástí mapy mohou být
 - magnetorecepční signály (intenzita magnetického pole)
 - zrakové orientační body (tvar pobřeží, hor)
 - čichová vodítka

KARETA OBROVSKÁ

- velice pestré prostorové chování
 - po narození se vydá směrem ke světlé obloze (zrakové podněty)
 - po zanoření plave kolmo k vlnám (vestibulární podněty)
 - ve vodě používá magnetorecepci



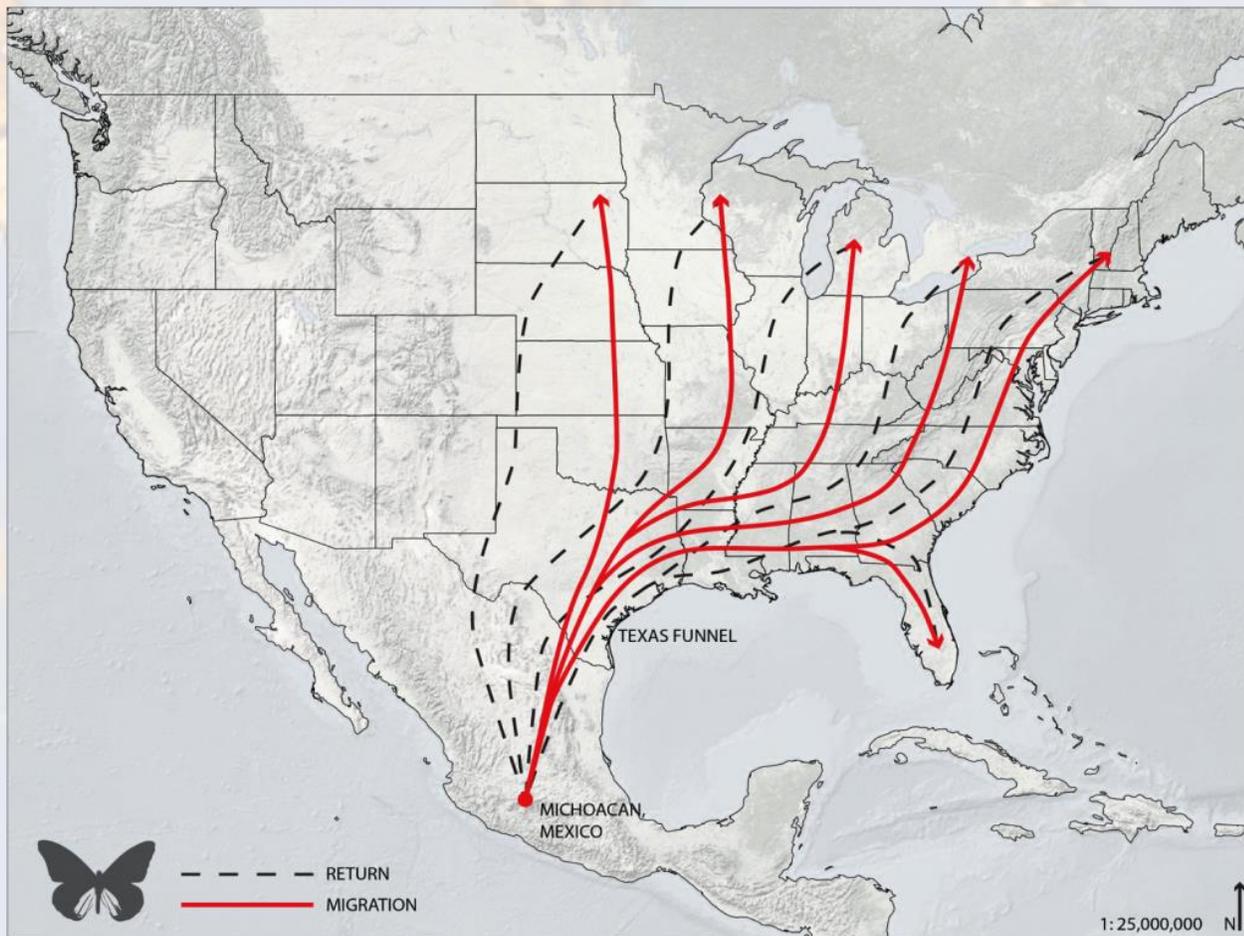
MONARCHA STĚHOVAVÝ

- *Danaus plexippus* – potrava – jedovatá klejicha, obsahuje glykosidy, ovlivňuje Na/K ATPázu, monarcha je imunní, získává ochranu proti predátorům



MONARCHA STĚHOVAVÝ

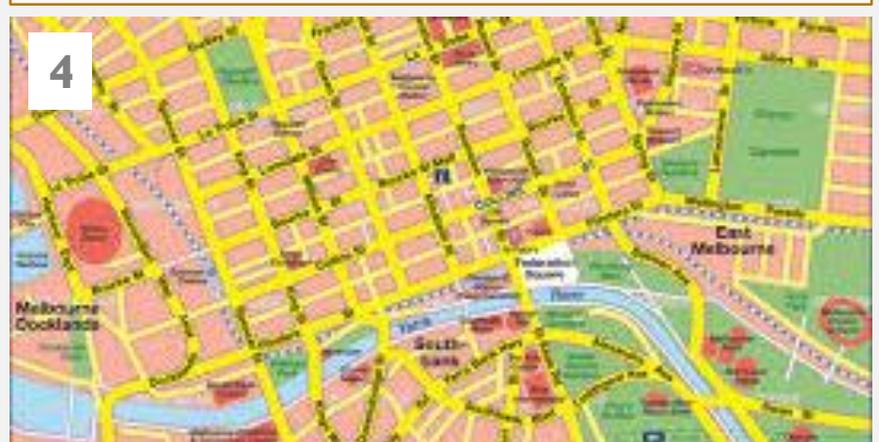
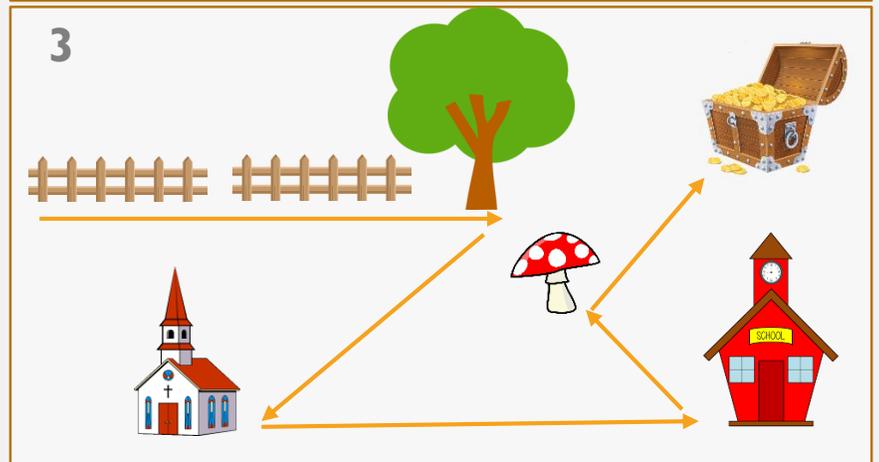
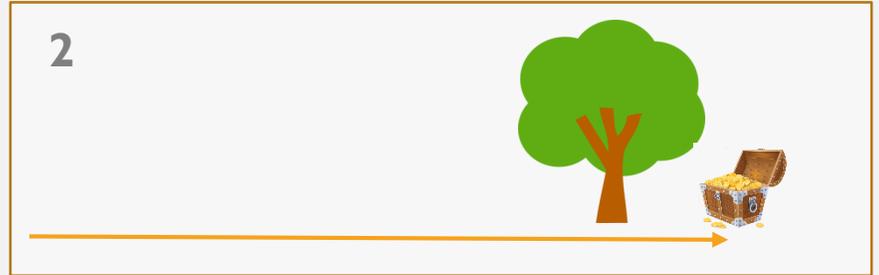
- *Danaus plexippus* – 4 000 km – sluneční kompas kompenzovaný cirkadiánním rytmem (senzor v tykadlech), v menší míře magnetický kompas, migrace je řízena i fyzickými bariérami (hory, moře); končí v zimovištích (méně než 1 km²)

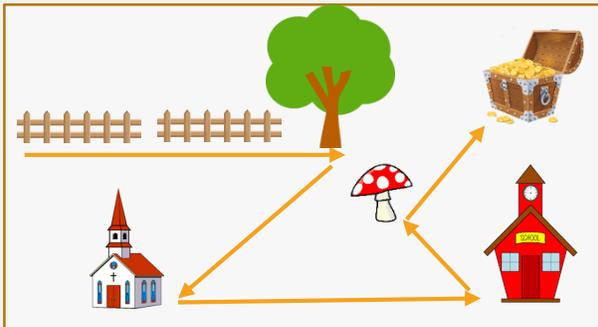


**NAVIGACE V MENŠÍM MĚŘÍTKU
TOPOGRAFICKÁ NAVIGACE**

TOPOGRAFICKÁ NAVIGACE

1. **Taxe** - přímá cesta v gradientu, např. chemickém – i u jednobuněčných živočichů
2. **Navigace k viditelným (obecně perceptibilním) cílům**
3. **Navigace trasou**
 - Jedna dráha může sestávat i s více sekvencí tohoto typu („jdi podél plotu, až dojdeš k velkému dubu, u něj zatoč doprava a pokračuj ke kostelíku“)
 - Dá se chápat jako řetězec reakcí typu S-R (behaviorismus). Lze se jí naučit relativně rychle, ale není příliš flexibilní, po ztracení jednoho článku může zcela selhat
4. **Navigace mapou či navigace ke skrytým cílům**
 - Zahrnuje tvorbu abstraktní mapy prostředí - Poloha cíle určena nepřímou, zpravidla prostorovými vztahy k jiným objektům či orientačním značkám, popř. vzhledem k výchozímu bodu cesty - Možnost tvorby nových cest, pokud je vytvořena mapa, lze se orientovat i v místech, kde subjekt nikdy nebyl
 - základem je prozkoumávání prostředí (explorace)

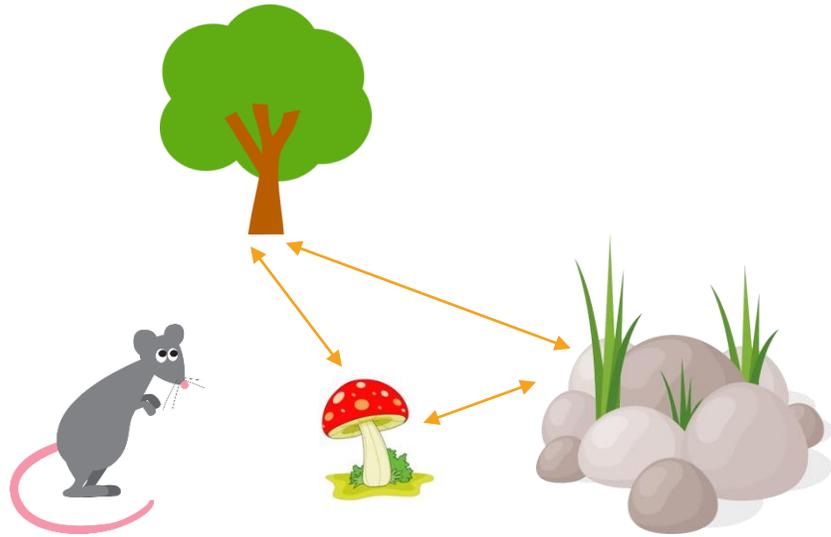




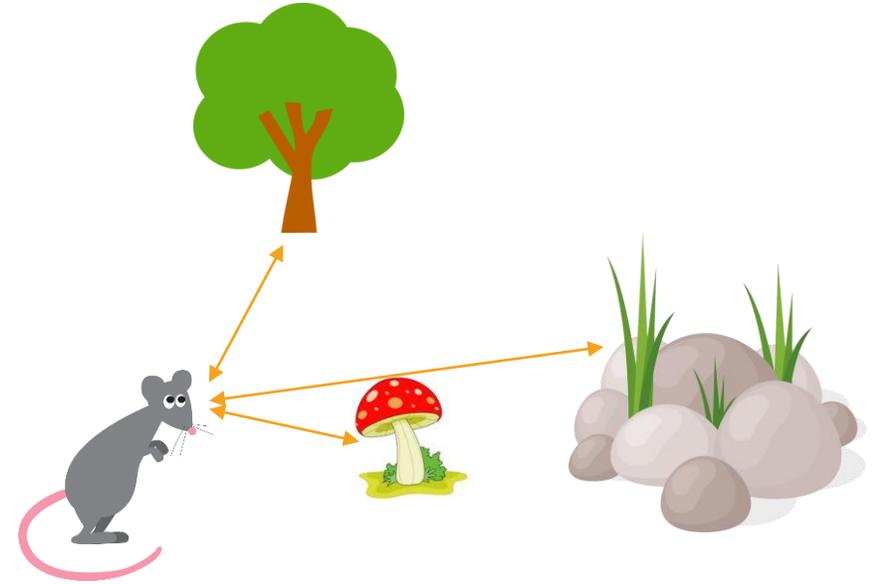
	navigace TRASOU	navigace MAPOU
Cíl navigace	konečný orientační bod je cíl cesty	žádné místo není obecným cílem
Vytváření modelu	trasa se tvoří cíleným zapamatováním posloupnosti „orientačně-rozhodovacích“ bodů	mapa se vytváří vlastně na základě explorační v prostoru
Doba učení	krátká	relativně dlouhá (mapa se stále obnovuje a zpřesňuje)
Přizpůsobivost	trasy jsou „rigidní“ (při jednotlivé ztrátě „orientačně-rozhodovacího“ bodu či přítomnosti šumu nebo po „sejití z cesty“), se stávají nepoužitelnými	mapy jsou velmi „pružné“ (při jednotlivé ztrátě orientačního bodu či přítomnosti šumu), neztrácejí svoji výpovědní hodnotu
Informační obsah	relativně malý, každá trasa obsahuje malé množství dat (trasa značí cestu od bodu k bodu)	mapy jsou jedny z nejefektivnějších zařízení pro kódování informací s vysokou informační kapacitou (mapy slouží k nalezení cesty mezi libovolnými body na mapě)
Kódování	není nezbytná znalost jakékoliv kódovací strategie	téměř vždy je nezbytná znalost kódování („značky“)
Přenositelnost	žádná, trasy jsou vždy jedinečné	mapy mezi sebou i místa na mapách mohou být navzájem porovnávána



KÓDOVÁNÍ PROSTOROVÉ INFORMACE



Alocentrická navigace

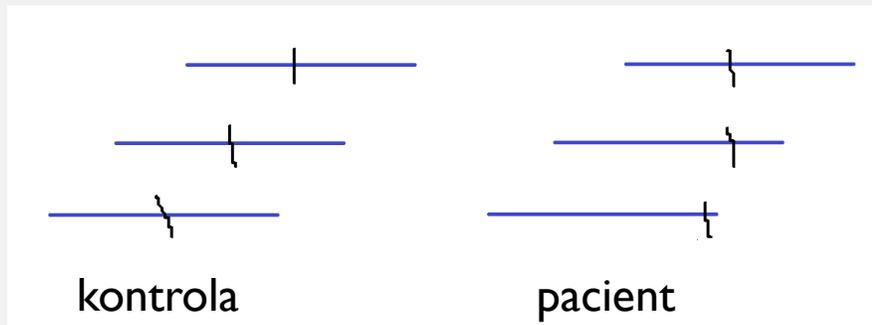


Egocentrická navigace

REFERENČNÍ RÁMCE

Prostorové opomíjení

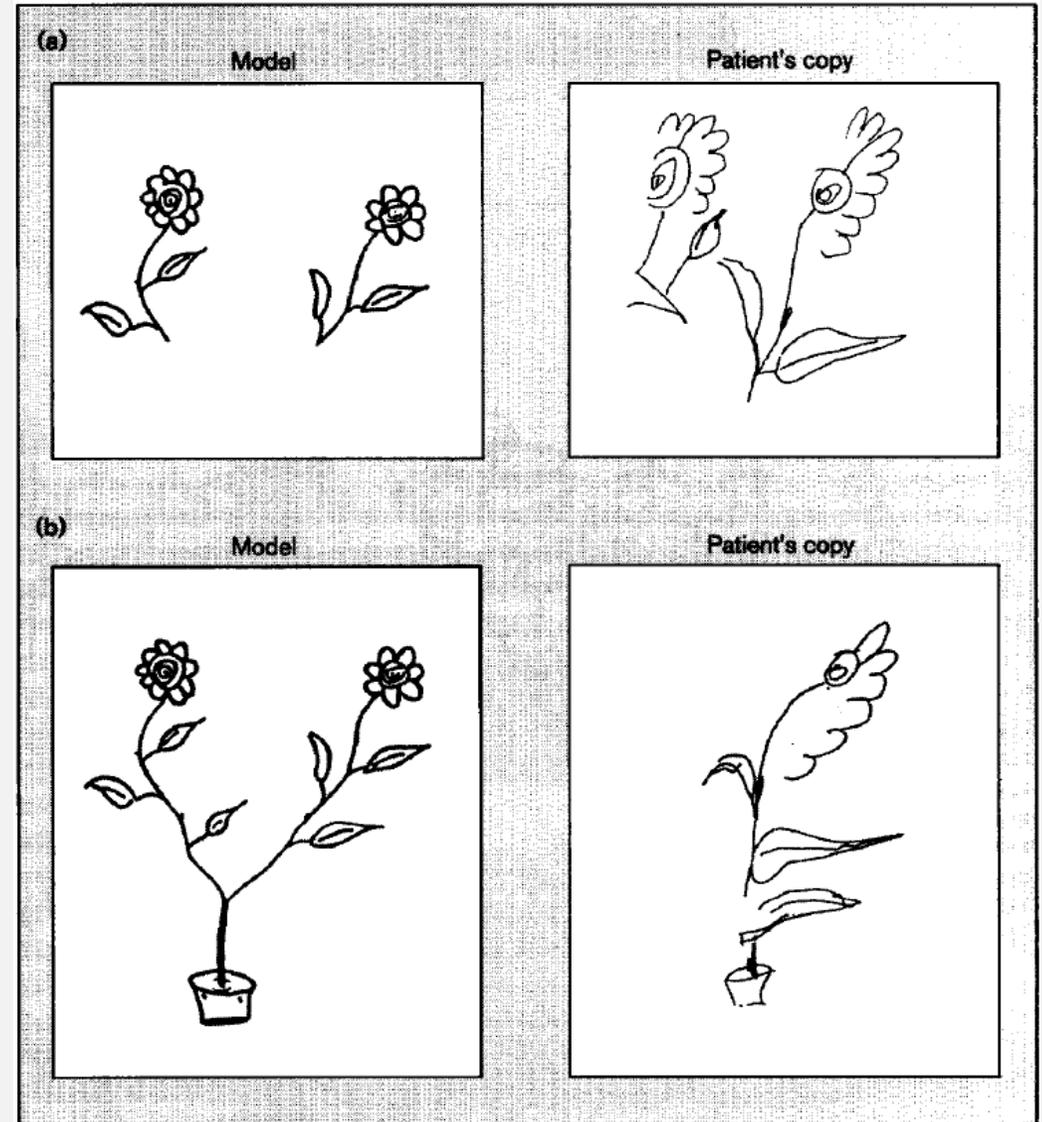
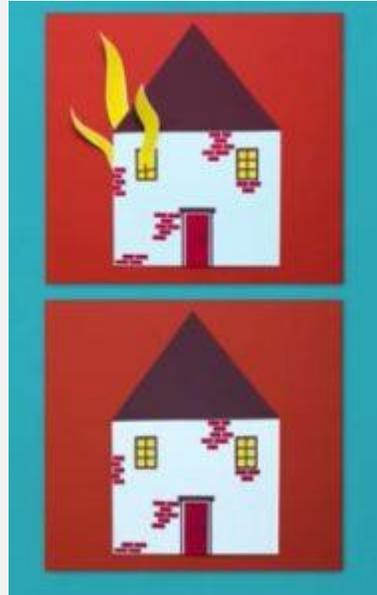
- po poškození posteriorní parietální kůry (hlavně pravé)
- pacienti opomíjí levou část zorného pole
- překreslí jen pravou polovinu obrázku
- neodhadnou prostředek úsečky (line bisection task)
- neholí si levou tvář
- považují levou ruku za cizí (somatoparafrenie)



REFERENČNÍ RÁMCE

Prostorové opomíjení

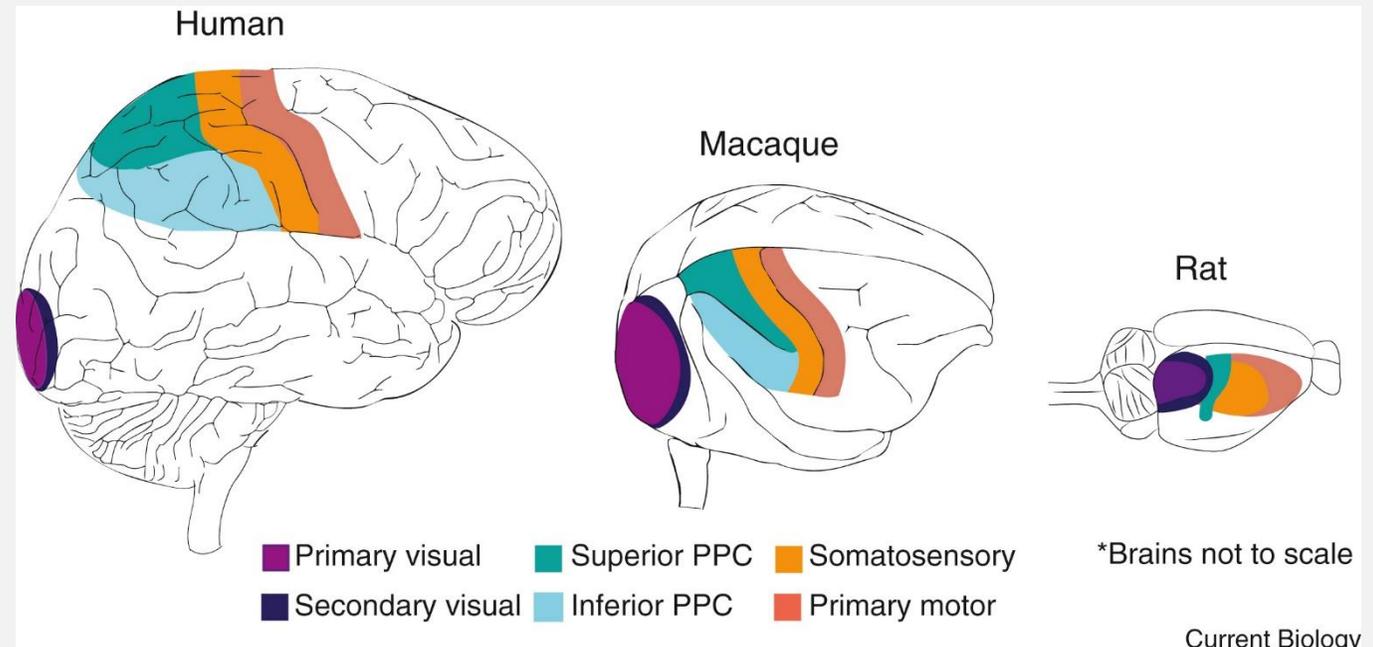
- nejedná se o hemianopsii (výpadek zorného pole)
- do jisté míry mozek dokáže zpracovat informaci z levé části (experiment s hořícím domem)
- může být v různých referenčních rámcích a v různých typech prostoru
- egocentrický vs. objektový referenční rámec (vpravo)
- peripersonální (dosažitelný) vs vzdálený prostor



REFERENČNÍ RÁMCE

Prostorové opomíjení ukazuje, jak mozek kóduje prostorovou informaci v několika referenčních rámcích

- nejdůležitější je posteriorní parietální kůra (PPC)
- U primátů velmi rozvinuta, souvisí s prostorovým chováním typu reaching + grasping

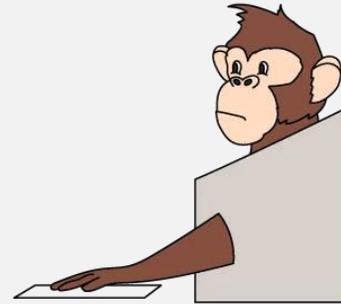


REFERENČNÍ RÁMCE

Prostorové opomíjení ukazuje, jak mozek kóduje prostorovou informaci v několika referenčních rámcích

- nejdůležitější je posteriorní parietální kůra
- primátů velmi rozvinuty, souvisí s prostorovým chováním typu reaching + grasping
- u primátů objeveny tzv. zrcadlové neurony, které souvisí s referenčním rámcem aplikovaným na druhou osobu/zvíře (viz vpravo)

(A) MONKEY AT REST

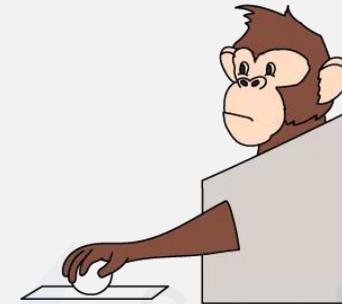


A MIRROR NEURON IS IN A RESTING STATE



(NO ELECTRICAL SIGNALS)

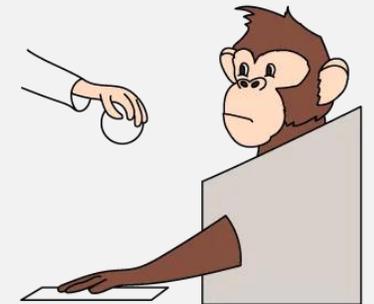
(B) GRASPING EXECUTION



A MIRROR NEURON FIRES



(C) OBSERVATION OF GRASPING MOVEMENTS

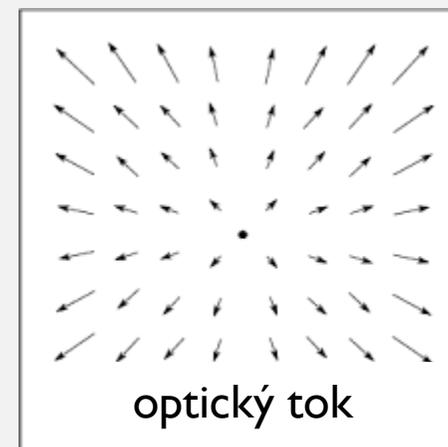
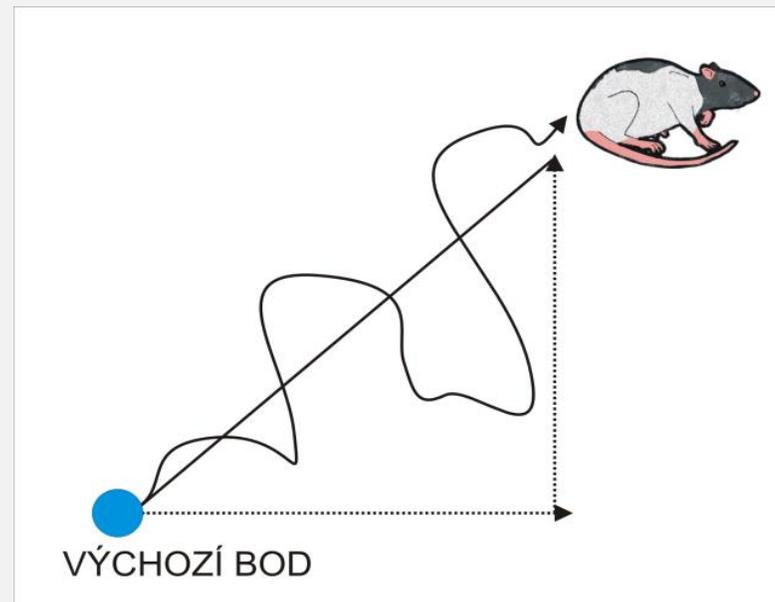


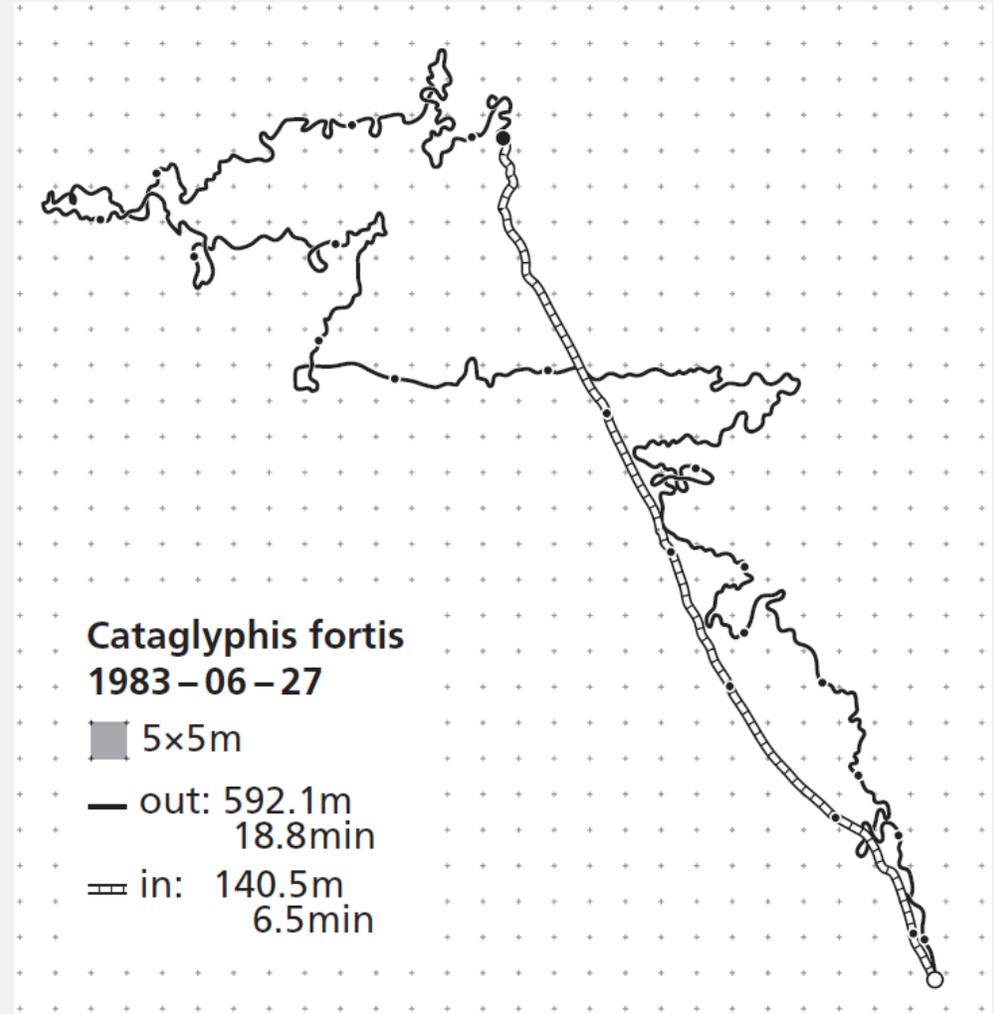
A MIRROR NEURON FIRES



INTEGRACE DRÁHY

- Automatické sledování vlastního pohybu v prostoru (egocentrická navigace s dopomocí navigace alocentrické)
- 1873 – Ch. Darwin – dead reckoning – navigace na základě inerciálních signálů
- Výpočet na základě interoceptivních signálů – odhad ušlé vzdálenosti a úhlu otočení
- pomáhají i nespécifické exteroceptivní signály – optický/haptický tok
- Vyskytuje se u širokého spektra živočichů (mravenci, pavouci, hlodavci, primáti)
- Návrat do výchozího bodu, např. do nory (homing)
- Kumuluje se při ní chyba (zejména při odhadu rotací) – korekce pomocí exteroceptivní (mapové) informace – poziční zafixování (*positional fix*) – resetování integrátoru

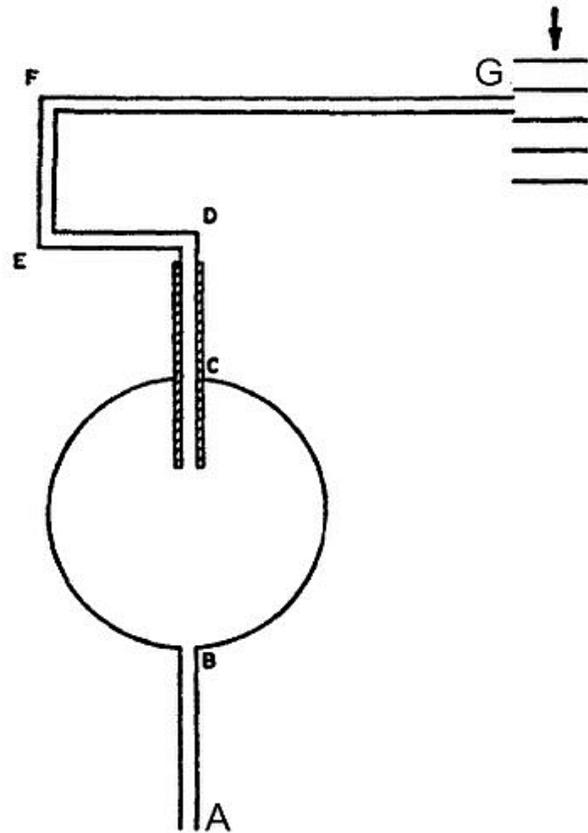




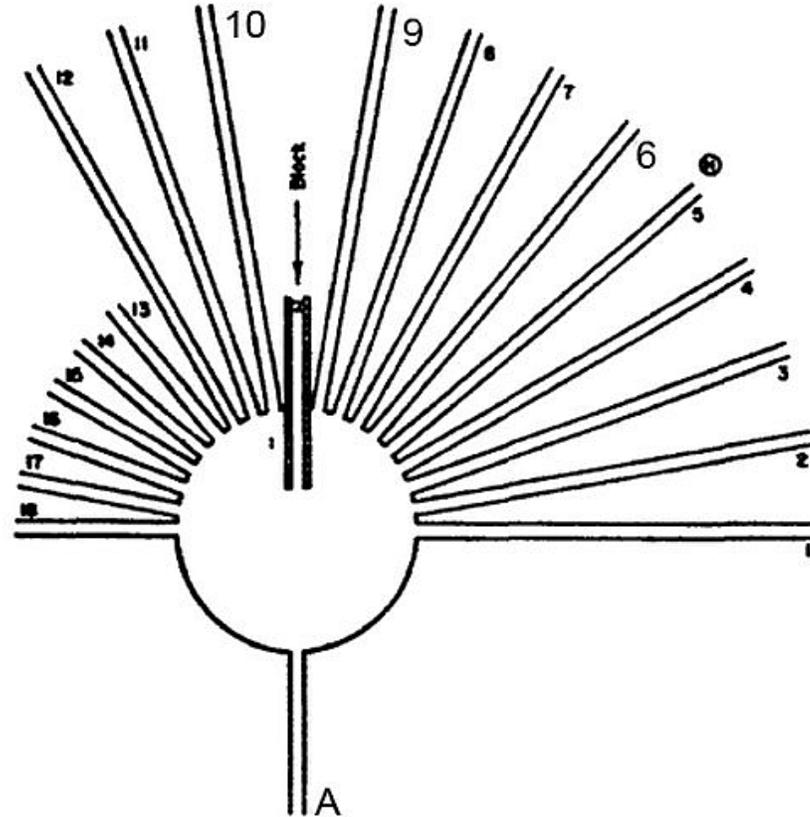
KOGNITIVNÍ MAPA

- **Kognitivní mapa (z hlediska prostorové orientace) - Vnitřní registr nebo reprezentace (paměť) obsahující informace o vzájemných prostorových vztazích mezi orientačními body v prostředí (blízkými i vzdálenými) a poloze subjektu**
- Hlavní důkaz - dovoluje subjektu vybrat nejkratší možnou dráhu mezi startem a cílem
- V psychologii i jiné, obecnější významy

TOLMANOVO „PAPRSČITÉ“ BLUDIŠTĚ



Apparatus used in preliminary training



Apparatus used in the test trial

(From E. C. Tolman, B. F. Ritchie and D. Kalish, Studies in spatial learning. I. Orientation and short-cut. *J. exp. Psychol.*, 1946, 36, p. 17.)

KOGNITIVNÍ MAPA

Tolmanova teorie nezískala větší experimentální podporu, když náhle v roce 1971...

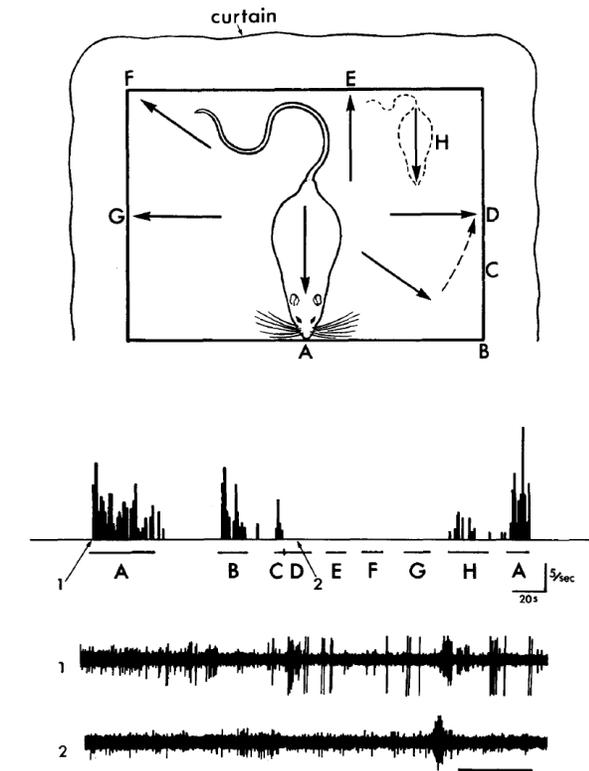
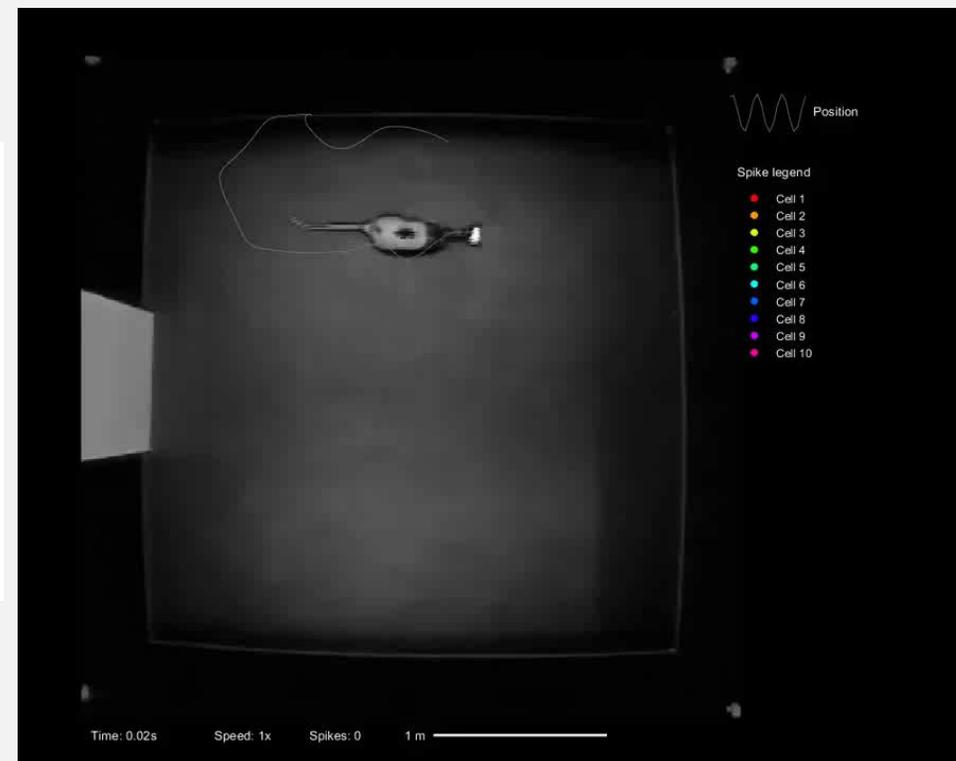
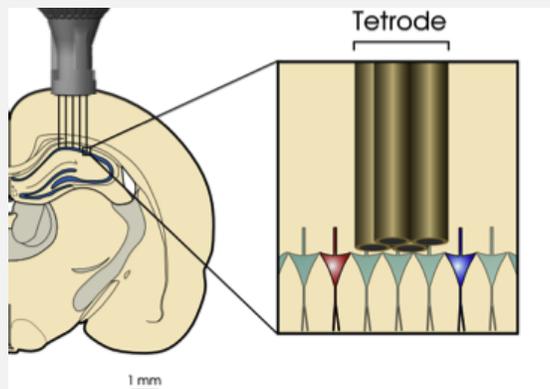


Fig. 1. Responses of a hippocampal (CA1) unit to a restraining tactile stimulus as a function of the rat's spatial orientation. The arrows and associated letters mark the positions at which the animal was restrained as it was pushed or coaxed in a counter-clockwise direction around the test platform. The firing rate of the unit during this procedure is illustrated by the continuous frequency histogram in the middle of the figure. The letters correspond to the positions and the lines indicate the periods when the rat was restrained. In between these periods, the rat sat immobile in the same position for a few seconds and then was moved on to the next position. The bottom two lines show the raw data taken at the onset of the unit response at A (1) and during the absence of a response at D (2). Time calibration for these data is 400 msec.

POZIČNÍ NEURONY (PLACE CELLS)



KOGNITIVNÍ MAPA SÍDLÍ V HIPOKAMPU (?)

cognitivemap.net

The Hippocampus as a Cognitive Map

"The Hippocampus as a Cognitive Map" by John O'Keefe and Lynn Nadel. The authors have transferred the copyright from OUP and are now making the full content publicly available.

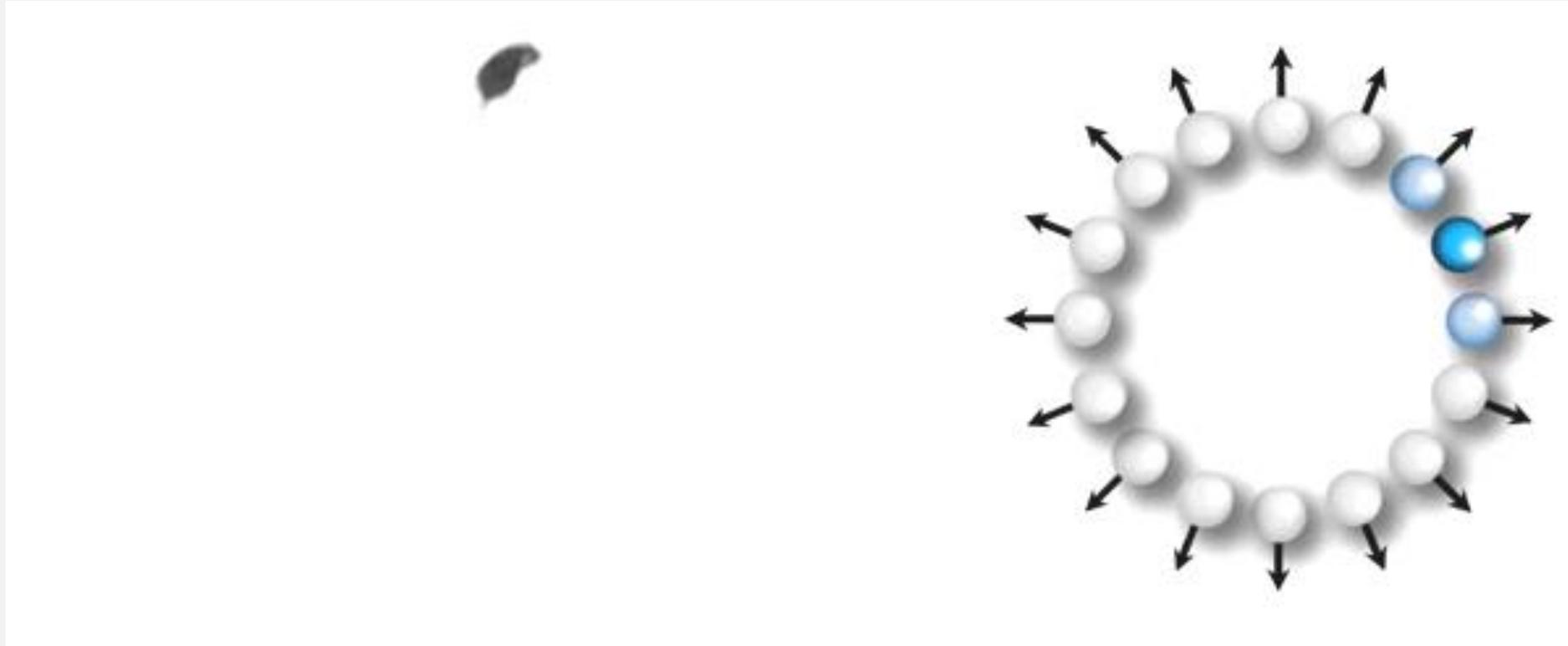
Download:

- [complete content](#) (pdf format, ~4MB);
- [individual chapters](#) (pdf format, 20 files, max size ~1MB);
- [archive file containing individual chapters](#) (zip format, ~5MB).

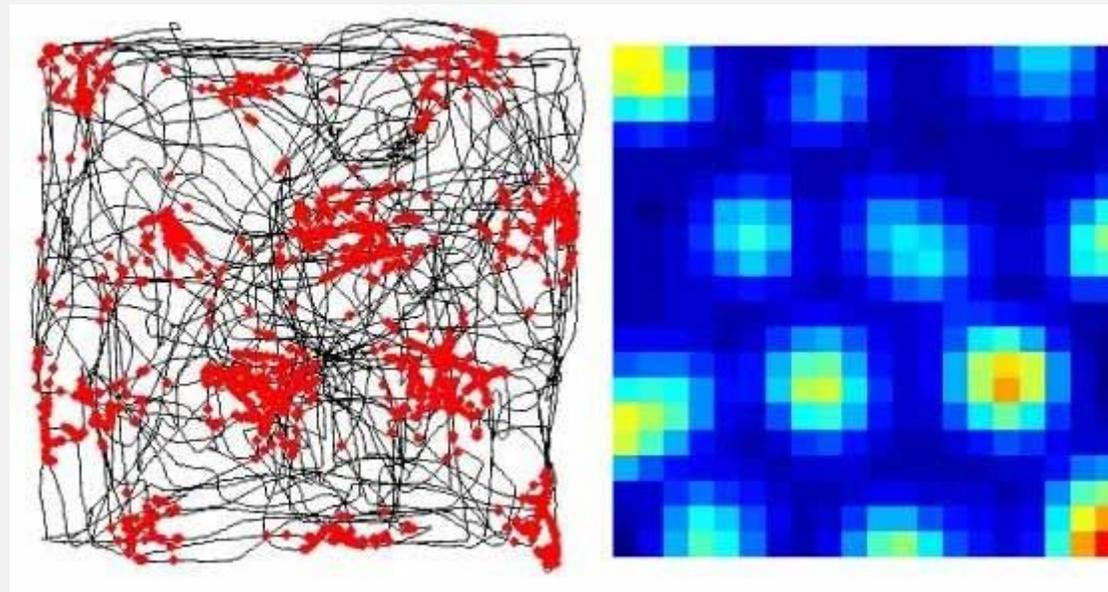
The Hippocampus as a Cognitive Map

John O'Keefe and
Lynn Nadel

NEURONY SMĚRU HLAVY (HEAD-DIRECTION CELLS)



MŘÍŽKOVÉ NEURONY (GRID CELLS)



NEURONY SOUVISEJÍCÍ S PROSTOROVÝM CHOVÁNÍM

The Nobel Prize in
Physiology or Medicine
2014

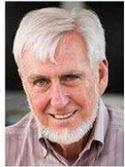


Photo: David Bishop,
UCL



Photo: Wikimedia
Commons CC



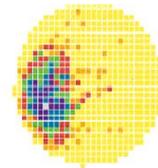
Photo: Wikimedia
Commons CC

prof. John O'Keefe

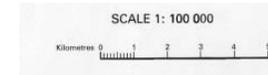
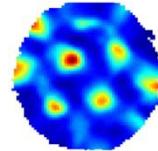
May-Britt Moser
&
Edvard Moser

neuronální koreláty:

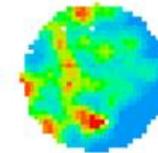
- poziční neurony



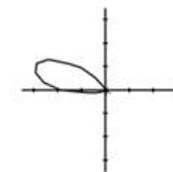
- mřížkové buňky



- neurony směru hlavy



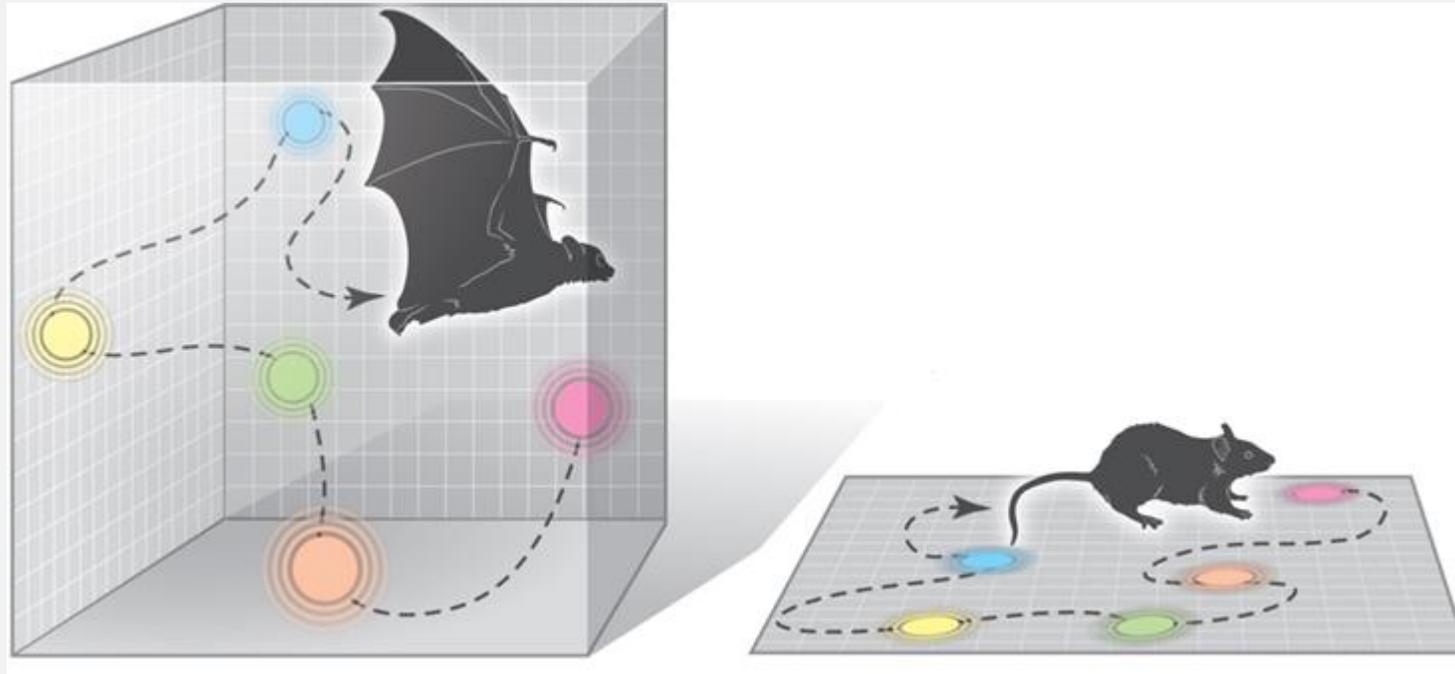
Spatial Firing Map



Head Direction
Tuning Curve



MAJÍ I JINÁ ZVÍŘATA KOGNITIVNÍ MAPY A NEURONY KÓDUJÍCÍ POZIČNÍ INFORMACI?



Netopýři ano, dokonce 3D

MAJÍ I JINÁ ZVÍŘATA KOGNITIVNÍ MAPY A NEURONY KÓDUJÍCÍ POZIČNÍ INFORMACI?

A jiné živočišné třídy?
Ptáci?

MAJÍ I JINÁ ZVÍŘATA KOGNITIVNÍ MAPY A NEURONY KÓDUJÍCÍ POZIČNÍ INFORMACI?

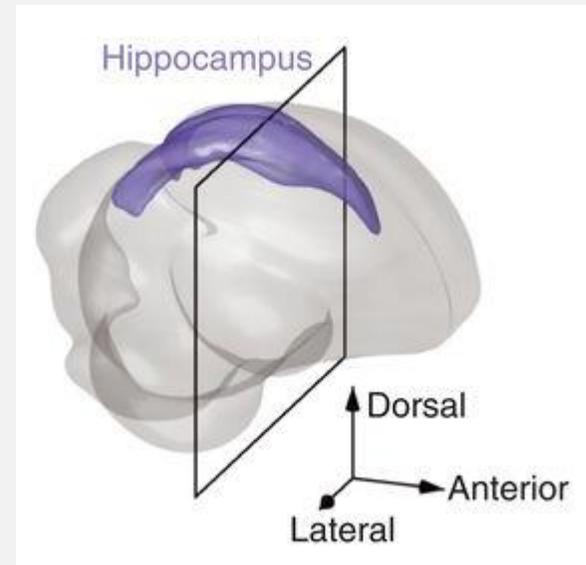
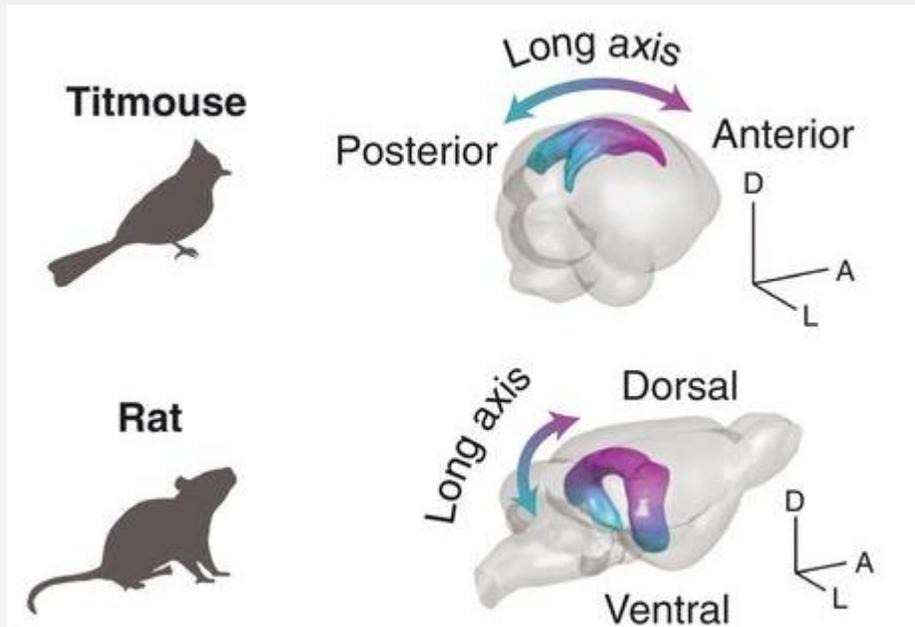
Sýkora rezavoboká (Tufted Titmouse)

- Běžný pěvec východu USA
- Zvídavý, explorativní
- Uchovává si nadbytek potravy ve skrýších



MAJÍ I JINÁ ZVÍŘATA KOGNITIVNÍ MAPY A NEURONY KÓDUJÍCÍ POZIČNÍ INFORMACI?

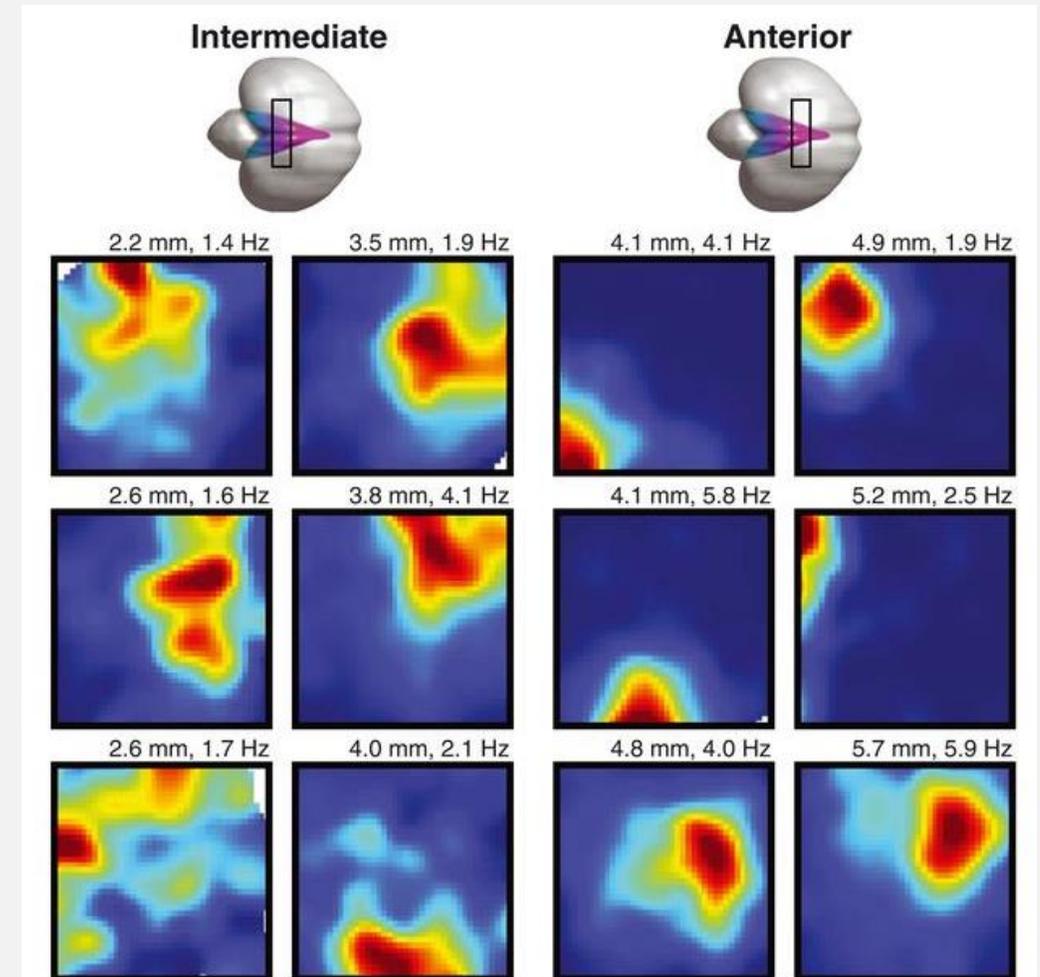
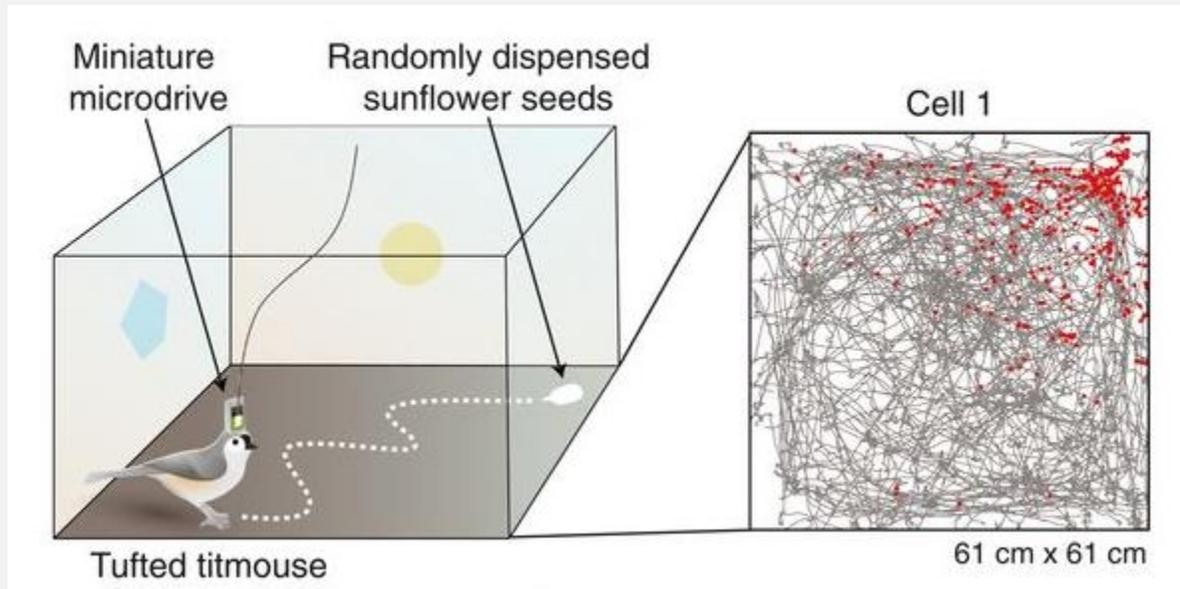
Sýkora rezavoboká (Tufted Titmouse)



Payne et al, 2021, *Science*

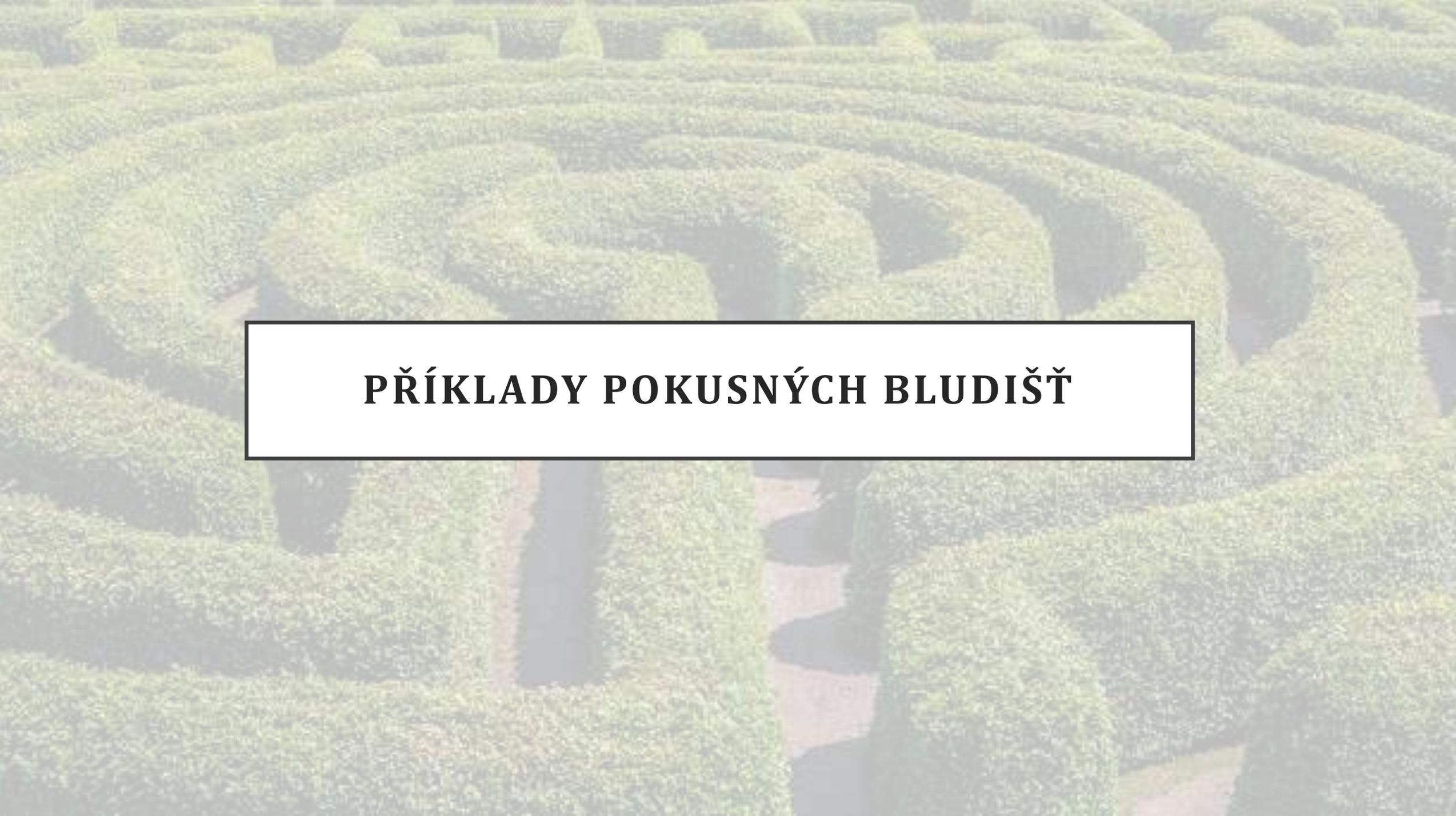
MAJÍ I JINÁ ZVÍŘATA KOGNITIVNÍ MAPY A NEURONY KÓDUJÍCÍ POZIČNÍ INFORMACI?

Sýkora rezavoboká (Tufted Titmouse)



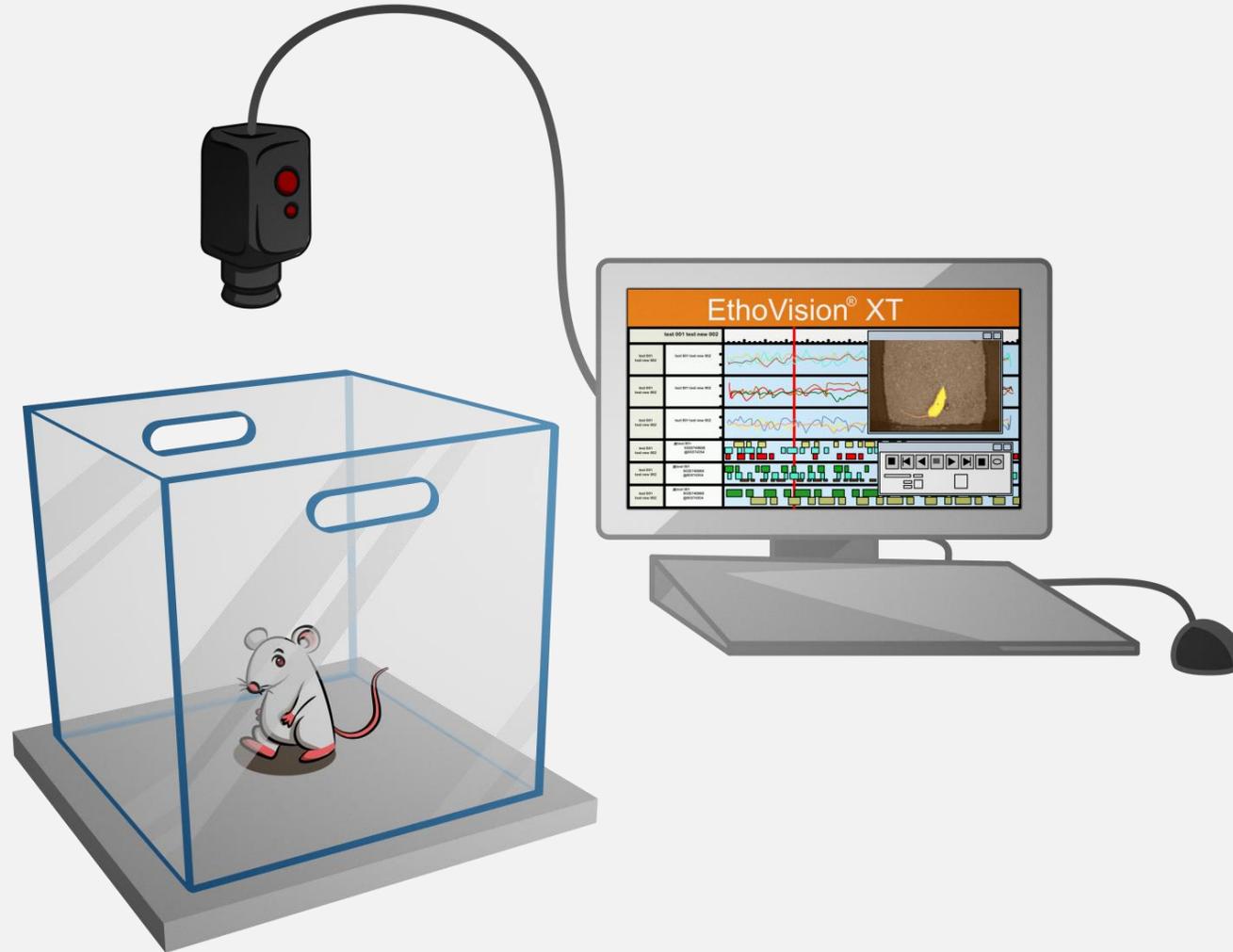
Tufted titmouse
Subject 1

HT07_181030a

An aerial photograph of a large, intricate hedge maze. The maze is composed of tall, green hedges forming a complex pattern of paths and dead ends. The overall shape of the maze is roughly circular with many internal loops. In the center of the image, there is a white rectangular box with a black border. Inside this box, the text "PŘÍKLADY POKUSNÝCH BLUDIŠŤ" is written in a bold, black, serif font.

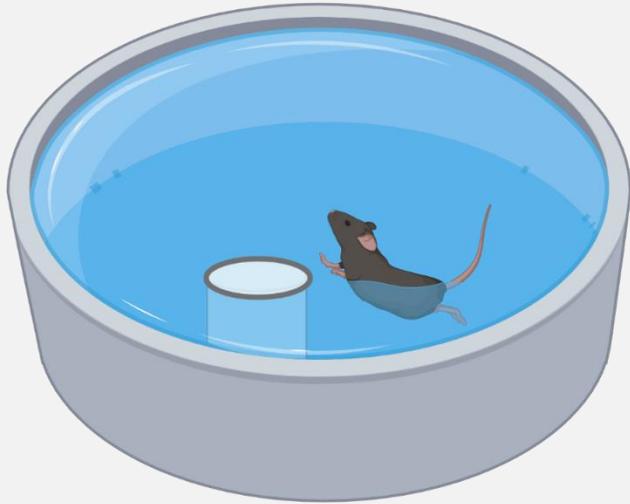
PŘÍKLADY POKUSNÝCH BLUDIŠŤ

TEST OTEVŘENÉHO POLE

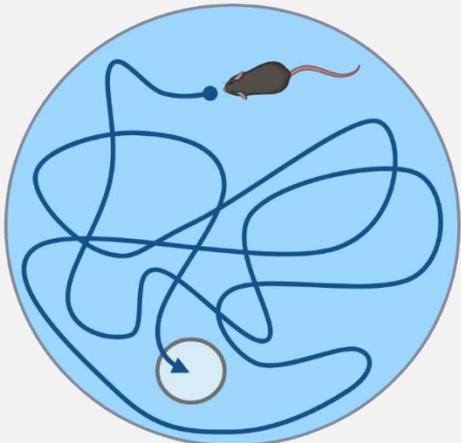


- Explorace = tvorba mapy; časem zmizí
- Spíše test úzkosti (anxiety)

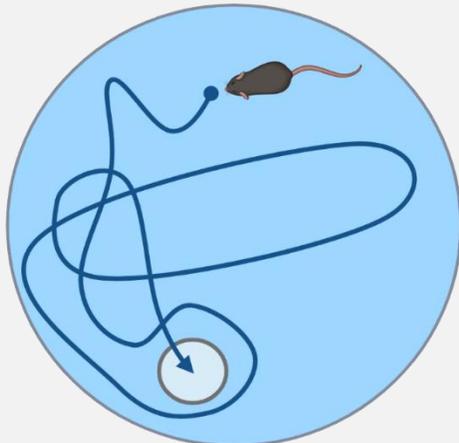
MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ



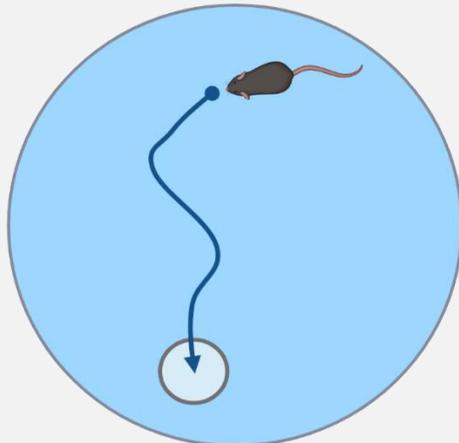
pod hladinou ponořený ostrůvek



první plavba



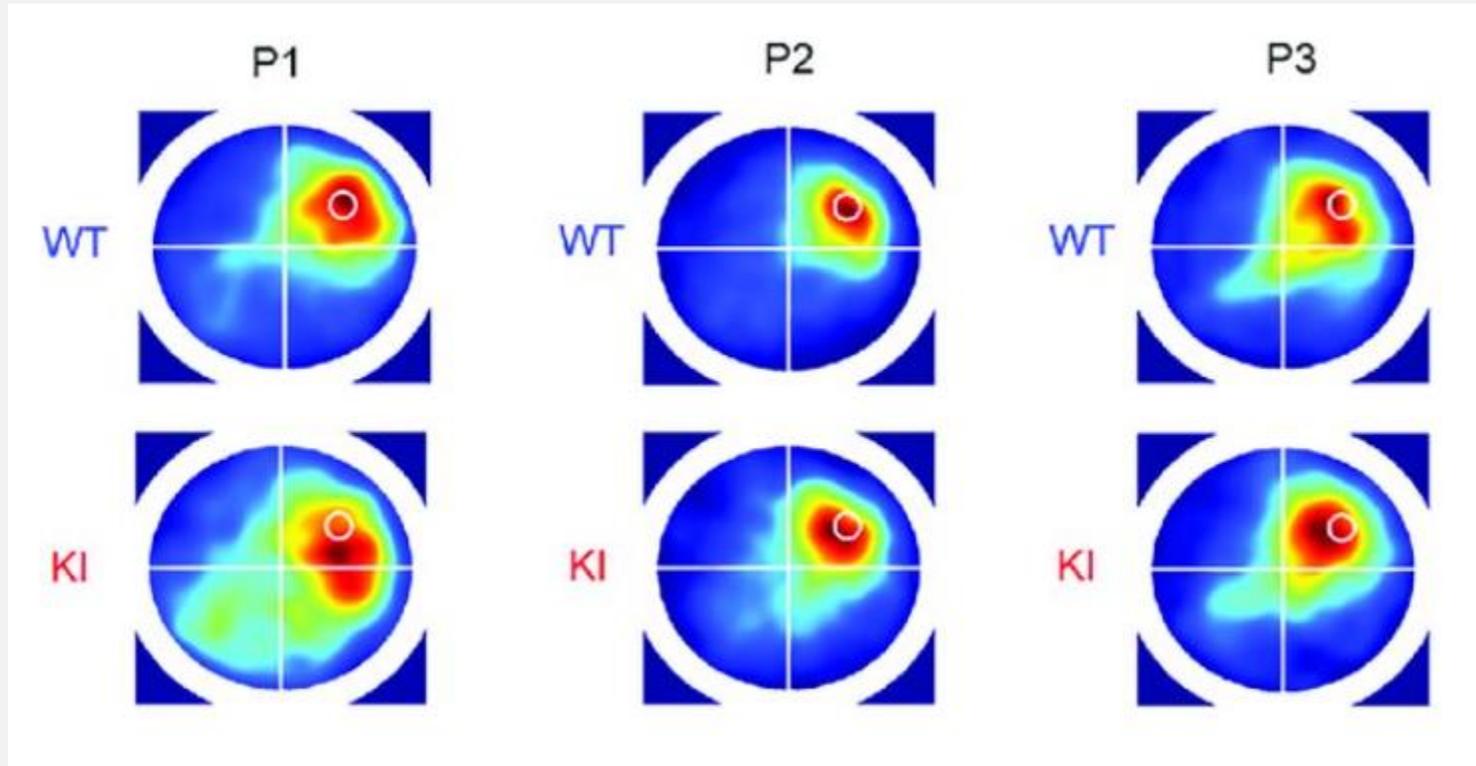
pátá plavba



desátá plavba

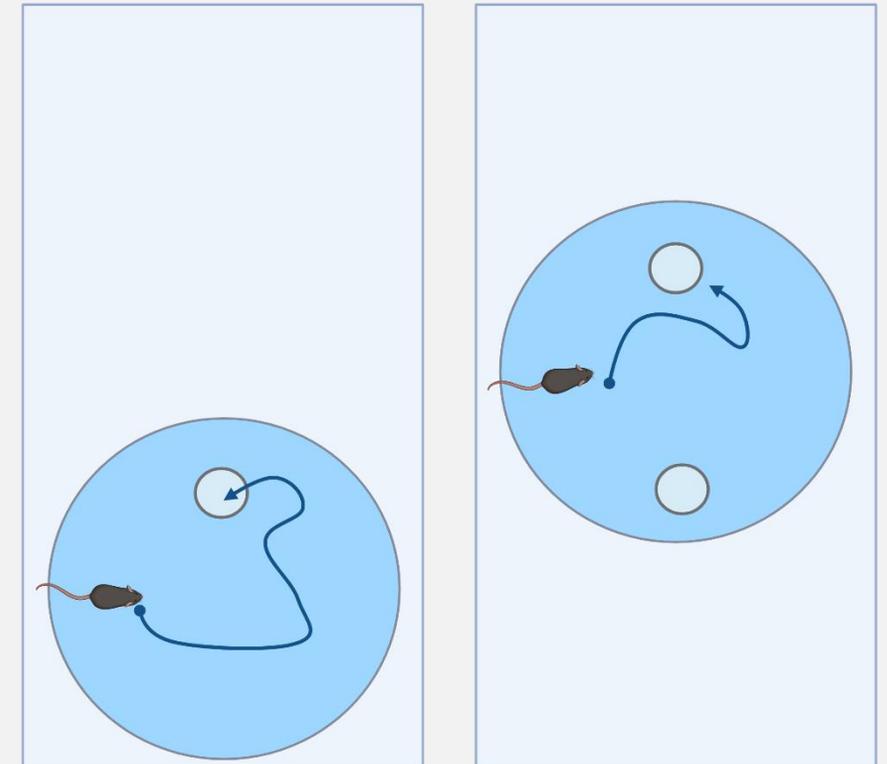
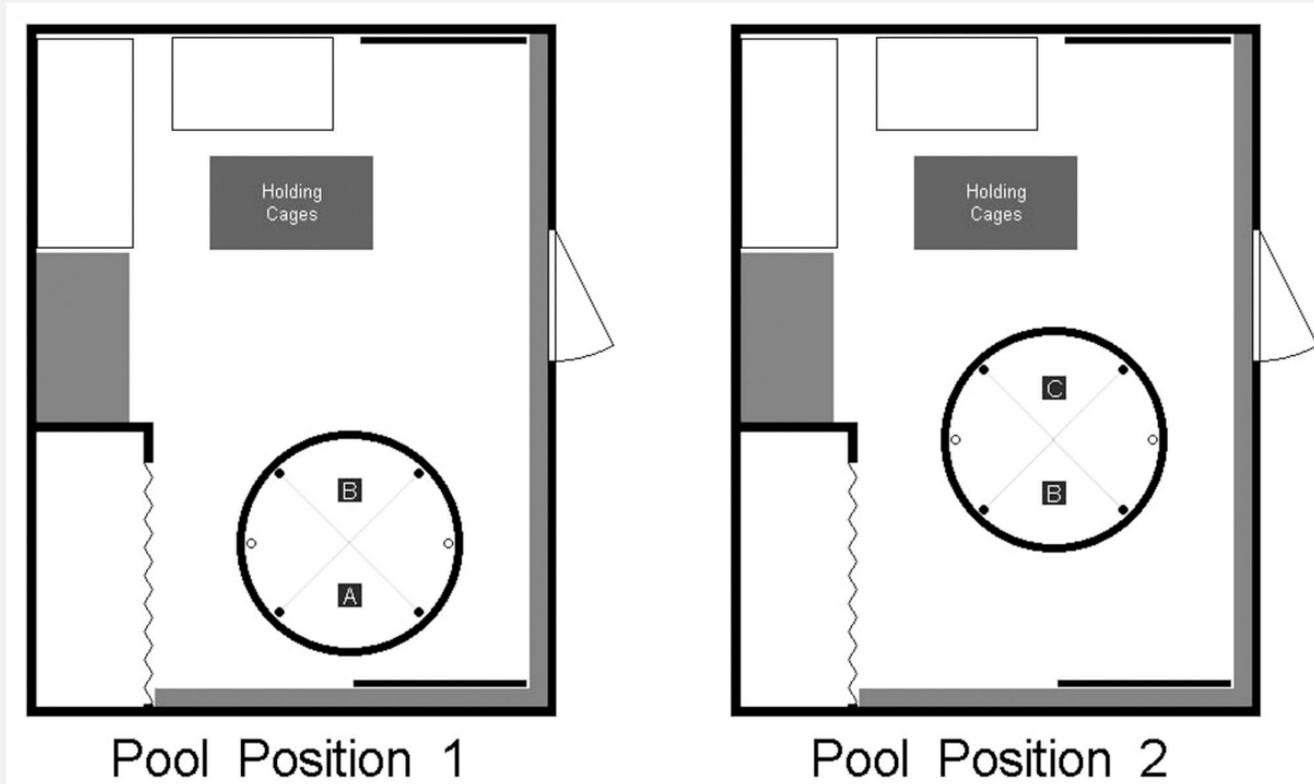


MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ



Jednoznačným důkazem prostorové paměti jsou „heatmaps“ při plavbách bez ostrůvku; behaviorální analogie place fields

MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ



Pozice ostrůvku je zapamatována relativně k hraně bazénu, nikoliv absolutně v souřadnicích místnosti