

Neurobiologie chování a paměti

Evolve paměti
a evolve pohledu na evoluci paměti

Nothing in Biology Makes Sense Except in the
Light of Evolution

Theodosius Dobzhansky

Nicolaas Tinbergen – 4 otázky

Tinbergen N. 1963: On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol.. 20: 410–433.)



Proč slavík zpívá? Můžeme se ptát po:

1. Funkci / adaptaci
2. Fylogenezi / evoluci
3. Příčině / mechanismu
4. Ontogenezi

Nicolaas Tinbergen – 4 otázky

Tinbergen N. 1963: On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol.. 20: 410–433.)

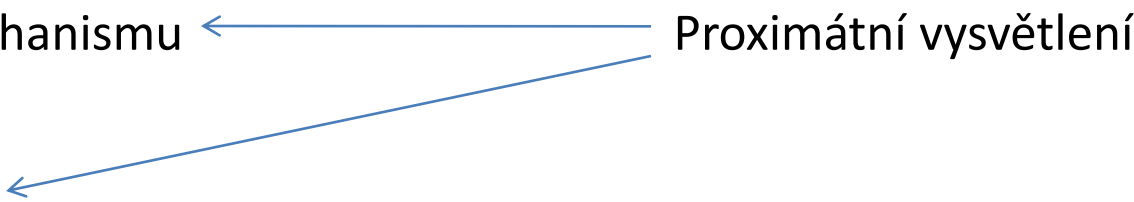
Proč slavík zpívá? Můžeme se ptát po:

1. Funkci / adaptaci ←  Ultimátní vysvětlení
2. Fylogenezi / evoluci ← 
3. Příčině / mechanismu
4. Ontogenezi

Nicolaas Tinbergen – 4 otázky

Tinbergen N. 1963: On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol.. 20: 410–433.)

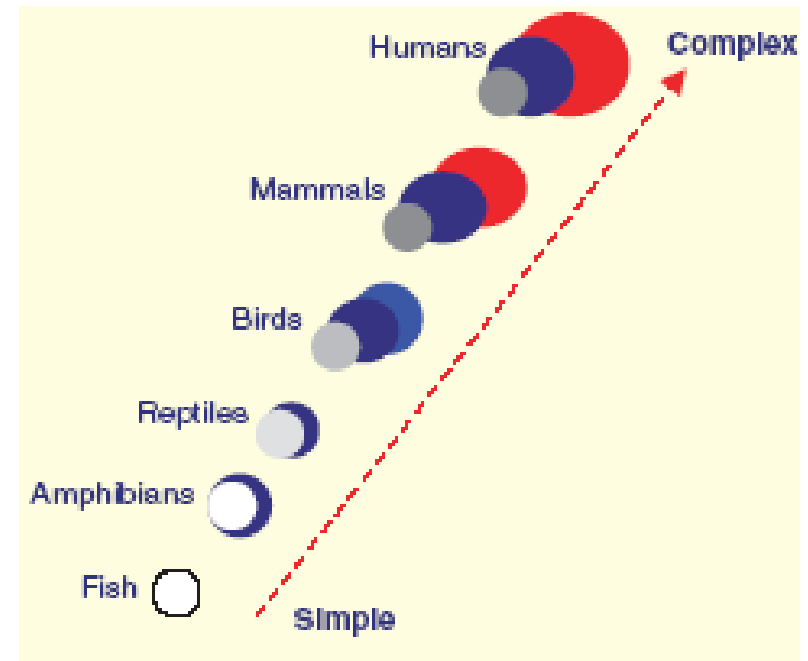
Proč slavík zpívá? Můžeme se ptát po:

1. Funkci / adaptaci
 2. Fylogenezi / evoluci
 3. Příčině / mechanismu ← Proximální vysvětlení
 4. Ontogenezi ←
- 



Ludwig Edinger (1855 - 1918)

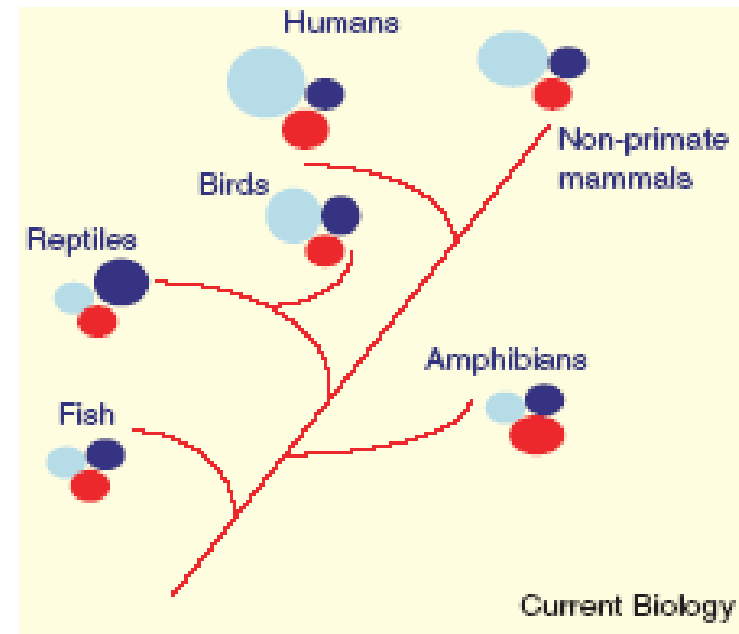
- vytvořil názvosloví paleo-, archi-, neo- kortex
- představa *Scala naturae*
 - komplexní vzniká z jednoduchého násl. adicemi
 - L.E. se domníval, že stavba konc. mozku (i chování) ptáků ustrnula ve fázi bazálních ganglií
- mnoho vědců zjevně takto stále uvažuje! (časté odkazy na fylogen. blízkost k člověku v lit.)



Emery, NJ & Clayton, NS. (2005). Evolution of the avian brain and intelligence. *Current Biology*, 15, R946-R950

Darwinistická představa

- komplexní se odvozuje od původního *stavu společného předka* v každé linii nezávisle, adice nového materiálu poměrně vzácné
- recentní přejmenování částí mozku u ptáků (-striatum → -pallium)



Emery, NJ & Clayton, NS. (2005). Evolution of the avian brain and intelligence. *Current Biology*, 15, R946-R950

Charles Darwin (1809-1882)



Intelligence: voda na mlýn kreacionistův?

3 atributy mysli:

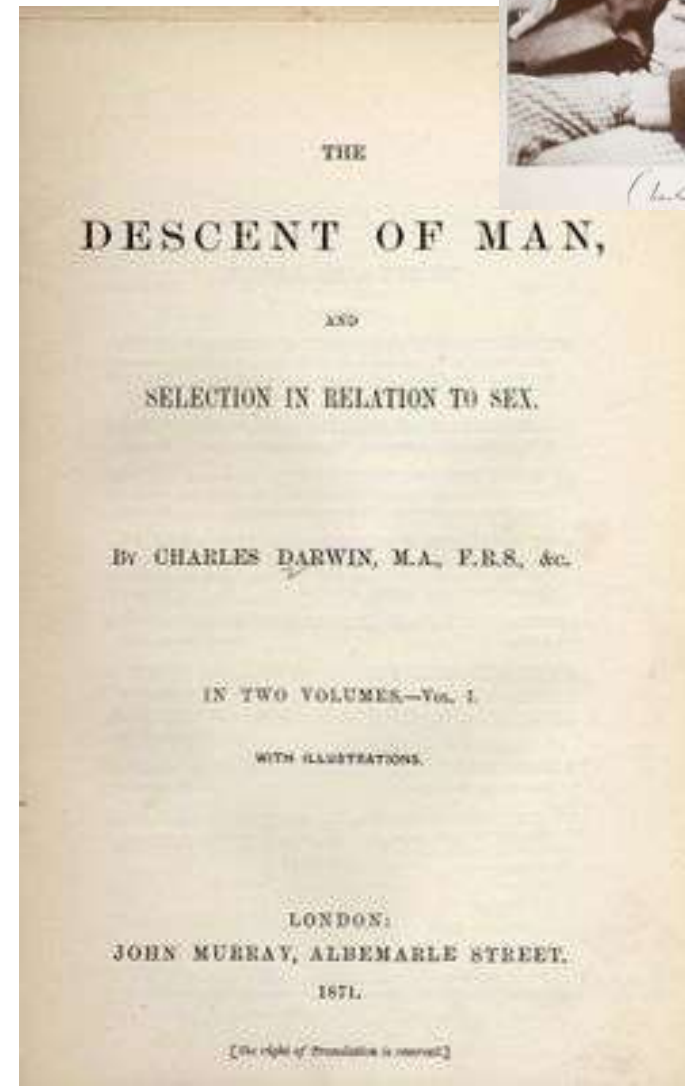
reflexní jednání, instinkt a inteligence
(hierarchický, nikoli sekvenční postup)

Postuluje:

„The distinction between human and nonhuman intelligence is one of a degree, not of a kind“

Popisuje zvířecí prekurzory lidské inteligence:

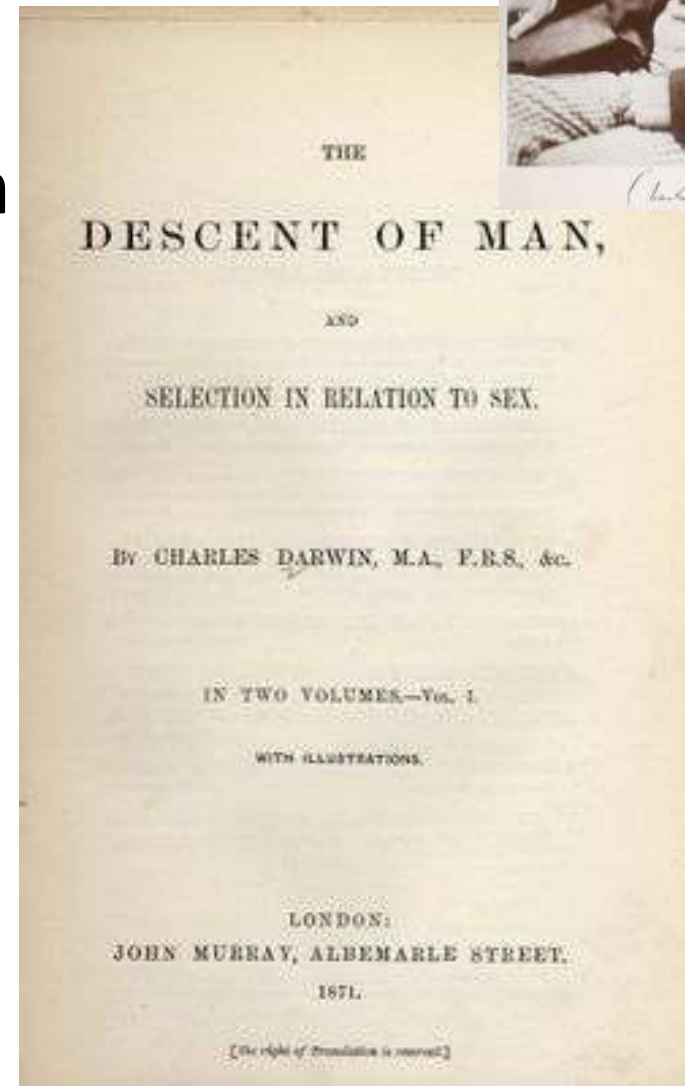
- použití nástrojů
- imitace
- zvuková komunikace



Charles Darwin (1809-1882)



- příliš nevěřil ve vznik komplikovaných vrozených vzorců chování
- pseudointeligentní instinktivní chování
→ „lapsed intelligence“
- vyzýval následovníky ke „sběru dat“



George Romanes (1848-1894)



Animal intelligence (1882)

- Na rozdíl od Darwina byl *monistou* → mysl je vlastností fyziologické funkce mozku, vyvíjí se stejnými mechanismy jako druhy
- Převzal tři atributy, avšak reflexní jednání a instinkt nejsou ještě vlastnostmi mysli → mysl se z nich vyvinula (není však jasné jak si to GR představoval)
- Anekdoticko-pábitelský přístup k popisu chování (silná antropomorfizace)

Conwy Lloyd Morgan (1852-1936)

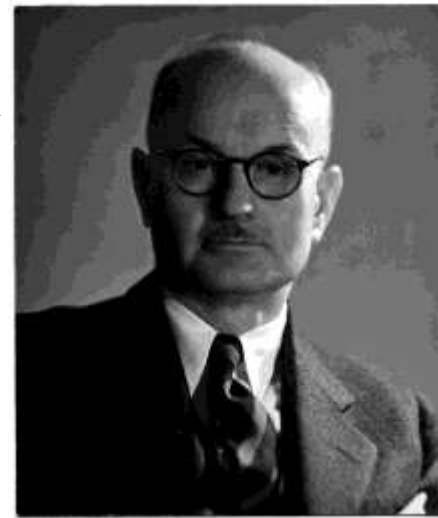


- Tři fáze evoluce: anorganická, organická, psychická
- Povšiml si, že zvířata se mohou naučit komplexní úkony formou „trial-and-error“ → varoval před antropomorfizací (Morganův kánon – prodloužená occamova břitva)
- 2 fáze vědomí:
 - consentience
 - ideational / conceptual stage (vlastní pouze člověku, umožněna jazykem)
- Emergentní evoluce

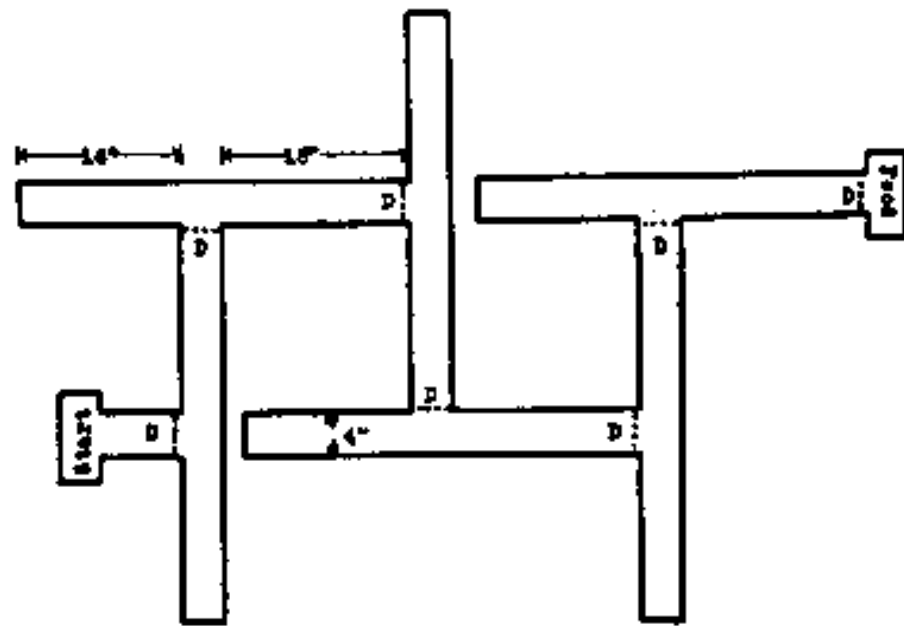
Behaviorismus vedl k formulování principů učení a paměti

- **Reflexní teorie učení**
- **Princip ekvipotenciality:**
zvon a ostré světlo jsou stejně dobré CS
- **Princip časové kontiguitity (blízkosti)**
CS a US musí časově bezprostředně navazovat
- **Princip opakování (practice)**

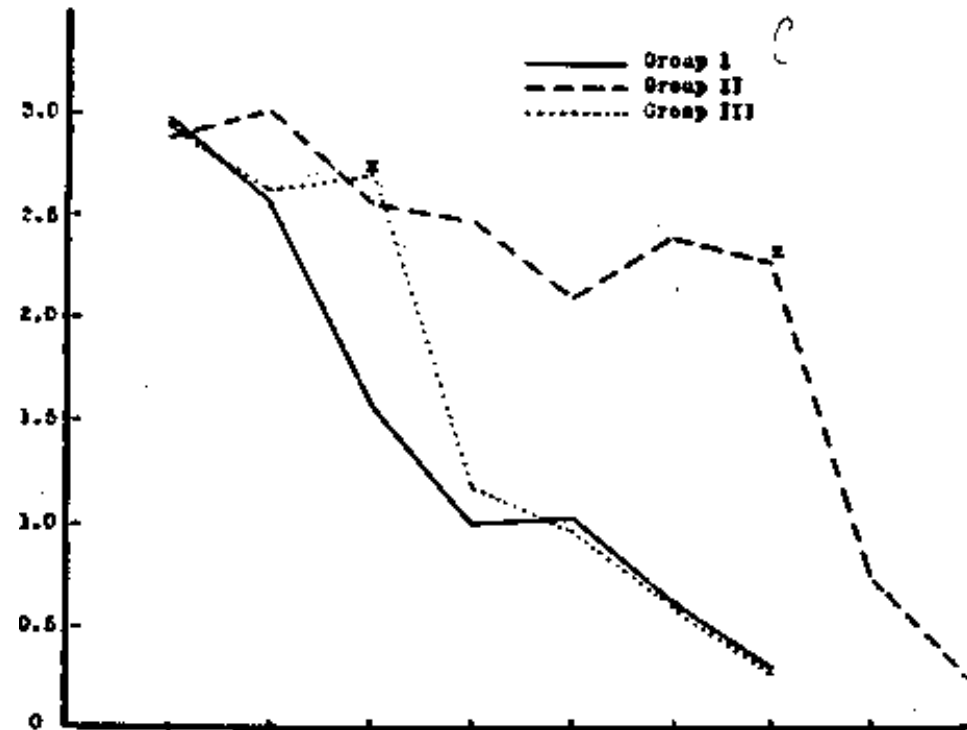
Tolman: kognitivní teorie učení



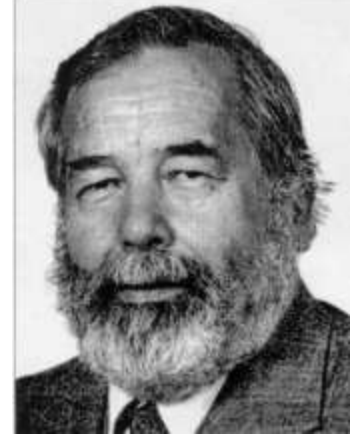
„Latentní učení“ nelze vysvětlit reflexní teorií



6-Unit Alley T-Maze



John Garcia (*1917)

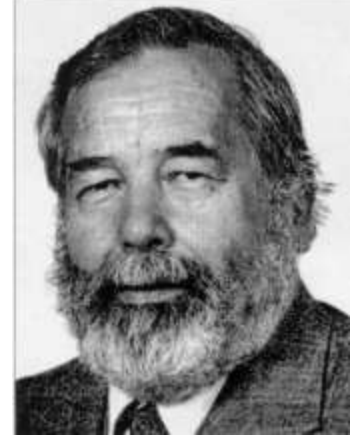


Garcia & Koeling, 1966

- Studoval účinky radiace, pro zlepšení stavu zvířat vybavil klec pítky s roztokem sacharinu...

co se však stalo?

John Garcia (*1917)



Garcia & Koeling, 1966

- Studoval účinky radiace, pro zlepšení stavu zvířat vybavil klec pítky s roztokem sacharinu

Zvířata sacharin okamžitě přestala pít!

Základ CTA paradimatu → ani jedno ze zbývajících pravidel neplatí (dlouhý ISI, single-trial, ekvipotencialita)

Co to znamená?

Vlastnosti učení jsou druhově specifické:

- Potkan je „olfaktorické zvíře“, používá zejména čich při hledání potravy → **není schopen asociovat nevolnost a vzhled potravy**
- Pták je „vizuální zvíře“ → **nevolnost se vzhledem potravy ochotně asociuje** (aposematismus)

→ *Biological constraints on learning* (Seligman & Hager, 1972, ale již Thorndike, 1911!!)



Takže - jak se lze dívat na fylogenezi paměti dnes?

Generalistický pohled (e.g. ME Bitterman, 2000):

většina (popř. všechny) kognitivní funkce spoléhají na tytéž nebo velice podobné mechanismy, základem jsou asociace

Adaptacionistický pohled (e.g. SJ Shettleworth, 1998):

kognitivní dovednosti jsou souborem jednotlivých řešení problémů, mechanismy se různí

Vyplývající otázky:

- Jak se máme dívat na animální modely?
- Máme hledat jednotlivé zvláštnosti, nebo obecné vlastnosti?

Adaptacionistický argument I: Hypotéza distribuce zdrojů

schopnost pamatovat si daný typ odměny odpovídá nutnosti pamatovat si zdroje v příroz. prostř. (tj. odp. distribuci zdrojů)

Bond, Cook a Lamb (1981): potkan v radiálním bludišti lepší než holub

*„resources **for rat** are diffusely distributed, irregularly and readily depleted ... **for pigeons** ... are concentrated and readily available“ (Bond, 1981)*

Petrinovich a Bolles (1954): Alternace je efektivnější u hladových než u žíznivých krys

Adaptacionistická zbraň: Hypotéza

tribuce

Se...
nutri...
distribu...
...
... odp.

Neprošlo dalšími testy:

Roberts a Van Veldhuizen

(1985): zopakovali upravený
pokus s holuby – excelentní
výkon

Bond, Cook a La
než holub

Žíznivé krysy – artefakt? V
radiálním bludišti fungují lépe
(Dale a Roberts, 1986)

...ním bludišti lepší

„resources
readily d...
readily...

...ly and
...
... (1981)

Petrinovich a... (1954): Alternace je...
hladových než u...
... krys

Adaptacionistický argument II: speciální (restriktivní) typy učení

- často velmi silné učení (i single-trial), ovšem jen pro konkrétní typ asociace

typy:

- **podmíněná chuťová averze**
- **fobie**
- **aposematické učení**
- **imprinting** (rybožr. želvy, ptáci, savci; sensitivní perioda)

Ad. Fobie

- Fobie se častěji vyskytují vůči živým objektům (had) než neživým
- Je fobie z hadů vrozená?

Mineka, Keir a Price (1980): u odchycených fobie, u odchovaných nic / stačí však video opice bojící se hada, fobie se vyvine, ne u videa s kytkou a králíkem (Cook a Mineka, 1989)

fobie



- hypotéza 1: „podprahová“ fobie vrozená, potřebuje stimulaci
- hypotéza 2: Had je salientní stimul, dobře se na něj učí
(Apetitivní diskriminační úloha s hadem??)

Ad Aposematismus

- analogie fobie?
- Batesovské / Mullerovské mimikri



Jednoduché asociativní učení – je zde rozdíl ve výskytu?

Bittermanova hypotéza (1975): Ryby nemají klasické podmiňování, ale jsou schopny operantního

Crespiho efekt (následný negativní kontrast):

zhoršení odměny nevyvolalo změnu rychlosti lokomoce v pokusu (x potkani) / podle Bittermana značí „failure to make expectations ... - classical associations“

Jednoduché asociativní učení – je zde

rozdíl?

B... za ... mají
klas...
operant...

U jednoduchých typů učení
(habituační, senzitivní, klasické
a operantní podm.) nejsou
známy žádné jednoznačné
rozdíly ve výskytu či
mechanismech

Crespiho efekt (kontrast):

zhoršení o ... sti
lokomoc...
Bittern... re to ...
- classical ...

Lidský mozek

předpokládáme výrazný rozdíl v behaviorální flexibilitě mezi člověkem a **ostatními savci** – jakými změnami je doprovázena v CNS?

predikce:

adaptacionista: mnoho jednotlivých adaptací

komparativní psycholog: obecné vlastnosti

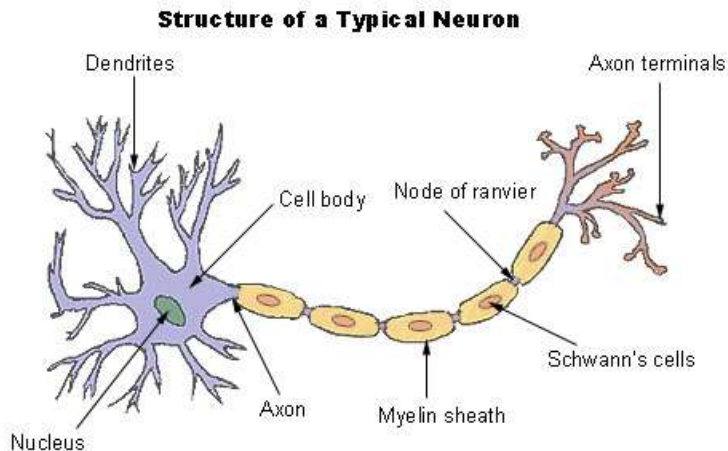
„To-do list“ přírody před vytvořením lidského mozku:

- Změnit tělní plán u druhoústých
 - Rozplést střevo a mozek
 - Dát vzniknout krániu
- Myelinizovat axony (pro rychlý přenos po úzkém axonu)
- Rostrální prolongace u obratlovců
- Poradit si s metabolickými omezeními
 - Endotermie
 - Metabolický trade-off (Aiellova hypotéza)
- Vyřešit efektivní zapojení velkého mozku
- Vyřešit vývojové problémy (porod)

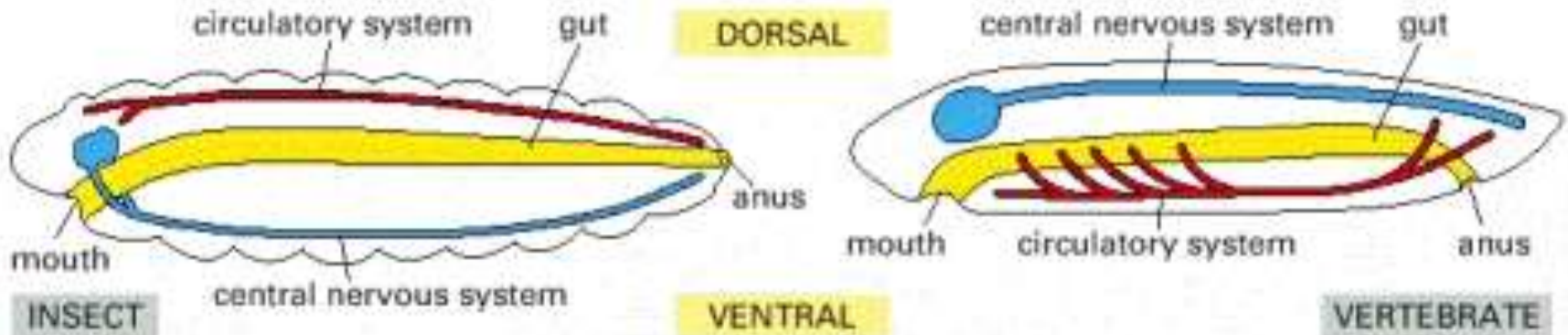
Změny u obratlovců

Obratlovčí NS

- Změna tělního plánu (druhústí)
- Myelinizace axonů (Schwannovy buňky, oligodendrocyty)
- Rostrální prolongace a rozvoj telencephala

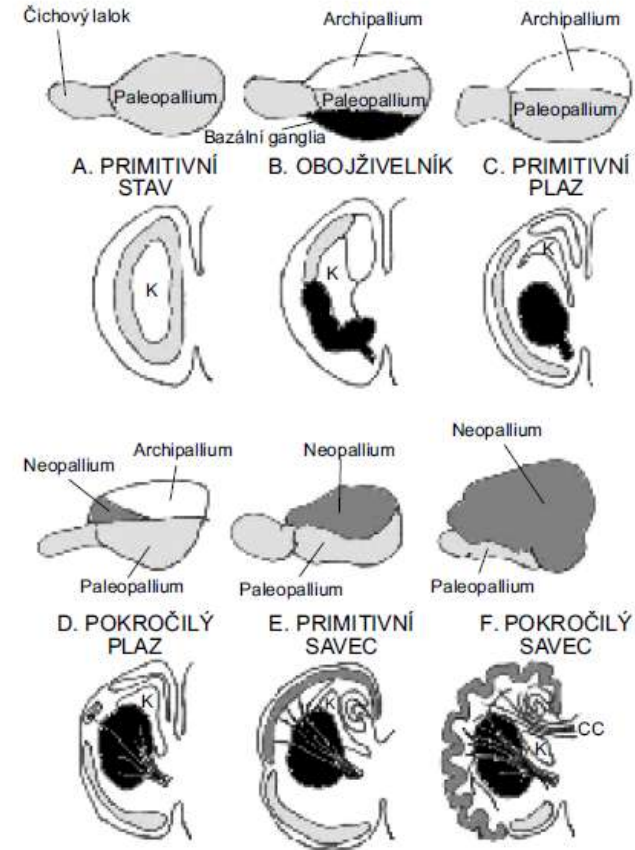
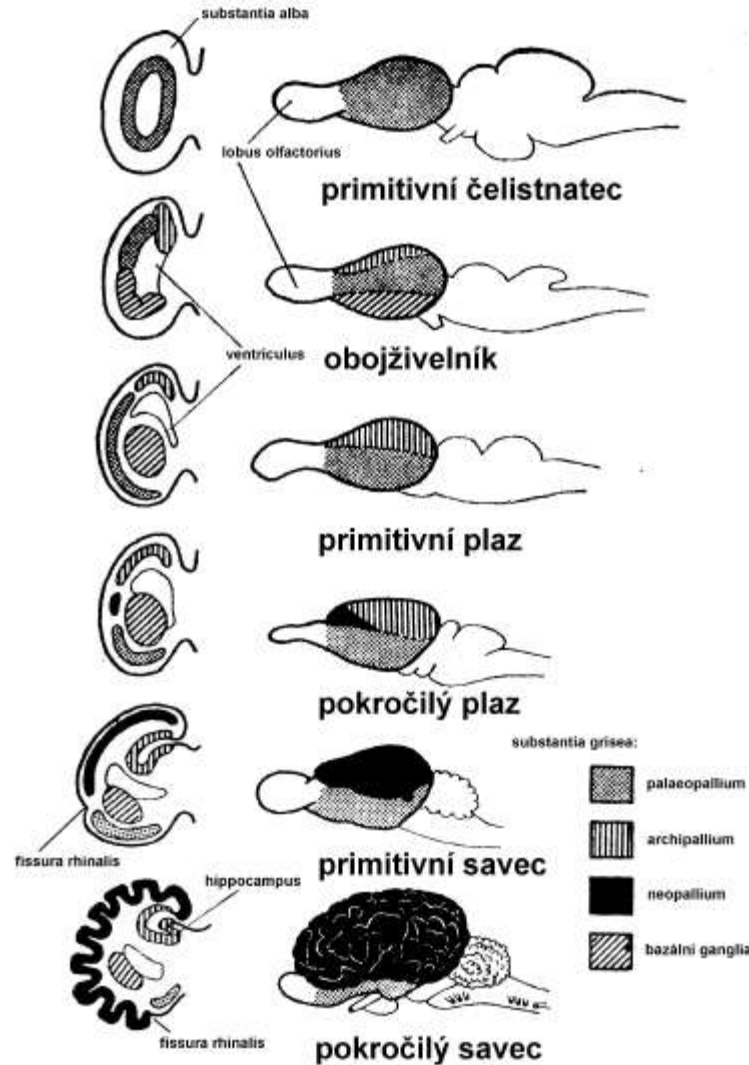


„disentangling the gut from the brain“

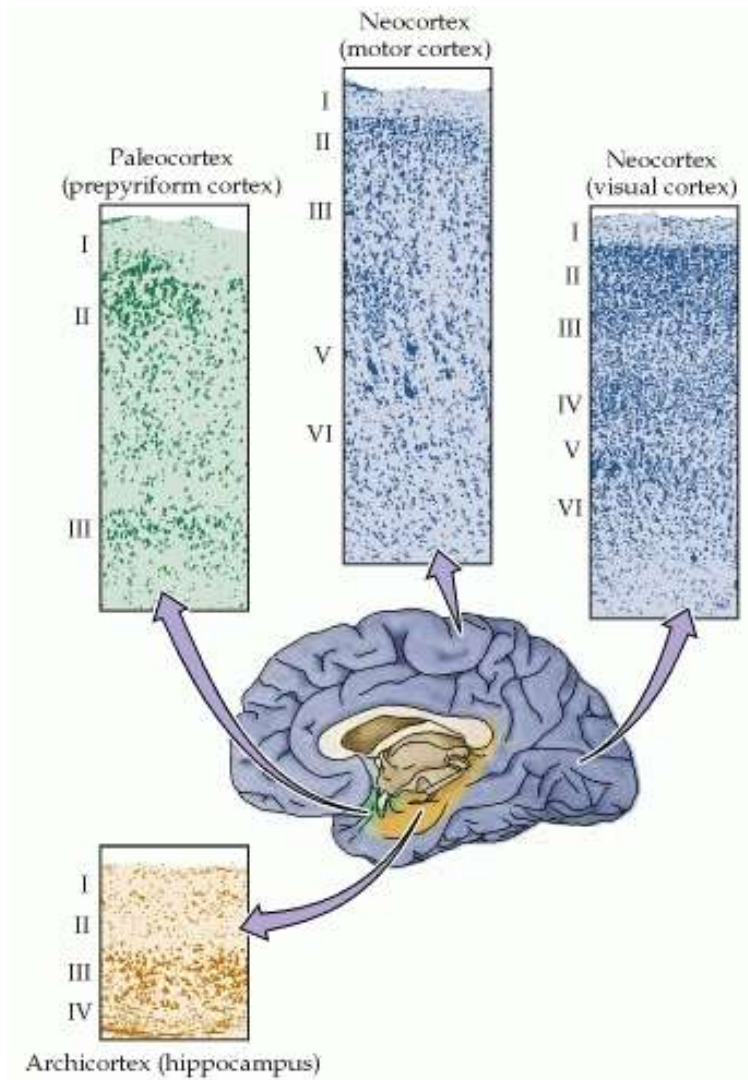


Telencephalon

- paleopallium
- bazální ganglia
- archipallium
- u savců –
isokortex –
trend gyrifikace
– corpus callosum

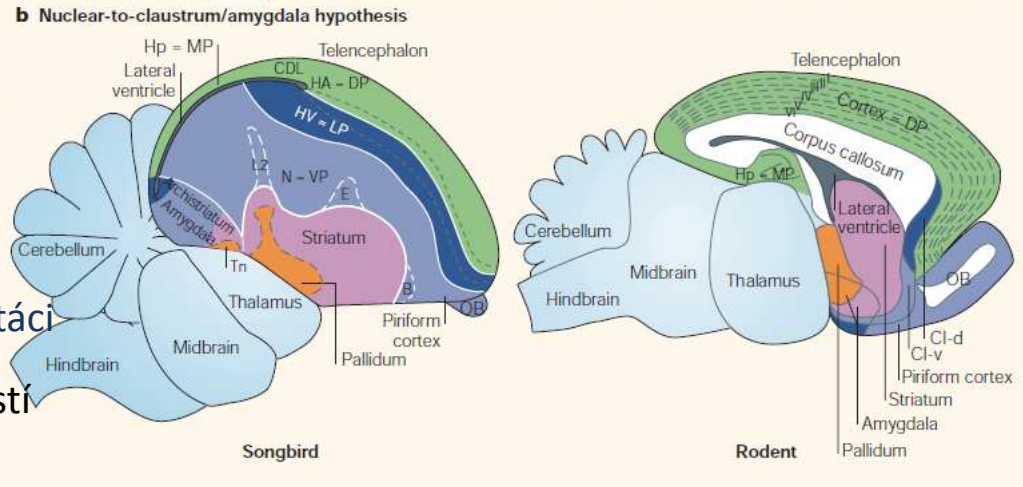
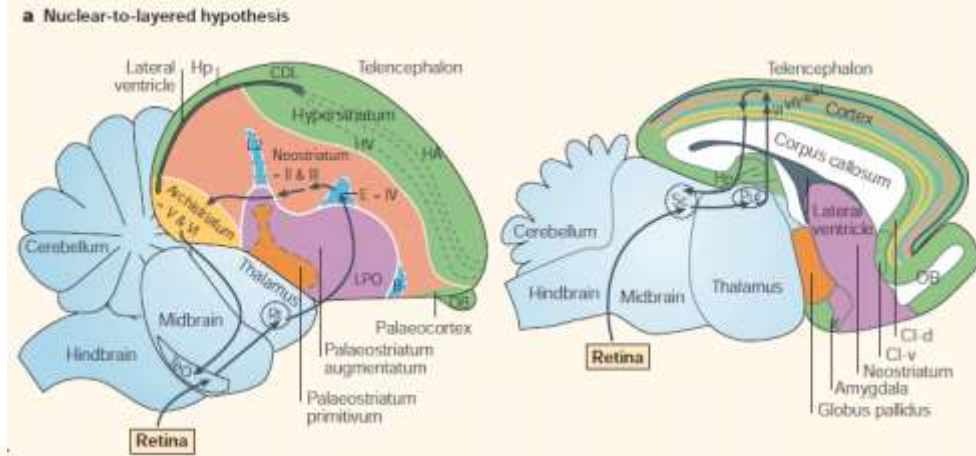
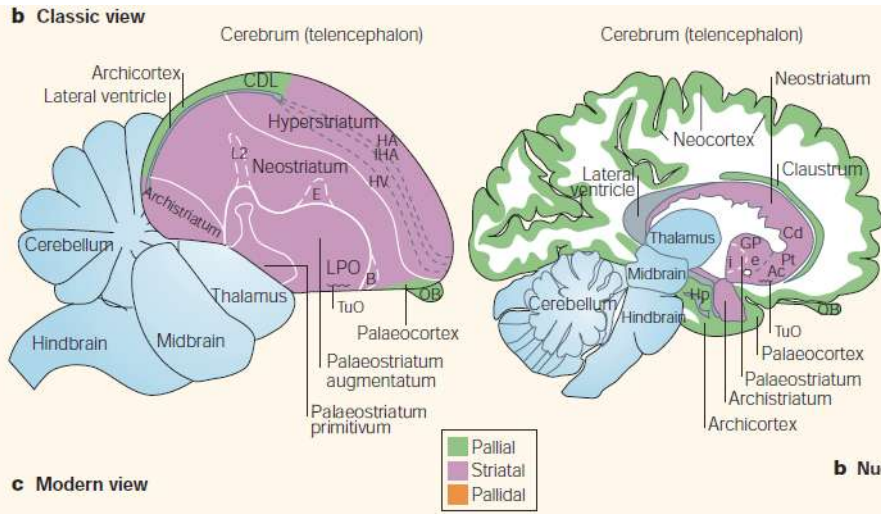


Neokortex (Isokortex)



- I. **Molekulární vrstva** – aferentace z lokálních sítí a talamu
- II. **Vnější granulární vrstva** – projekce do lokálních sítí
- III. **Pyramidová vrstva** – cíl kortiko-kortikálních spojů a projekce do vzdálenějších míst (např. do jiných fčních oblastí)
- IV. **Vnitřní granulární vrstva** – z talamu
- V. **Gangliová vrstva** – do podkorových oblastí
- VI. **Multiformní vrstva** – do talamu

Homologie savčí a ptačí kůry



N-t-I hypotéza:

tři do série zapojené skupiny, u obou skupin homologické, pouze jinak poskládané:
 thalamorecipientní neurony (savci – IV. vrstva, ptáci – entopallium), koro-korové neurony (II + III vs. **neostriatum**), projekční neurony do nižších oblastí (**V + VI vs. archistriatum**)

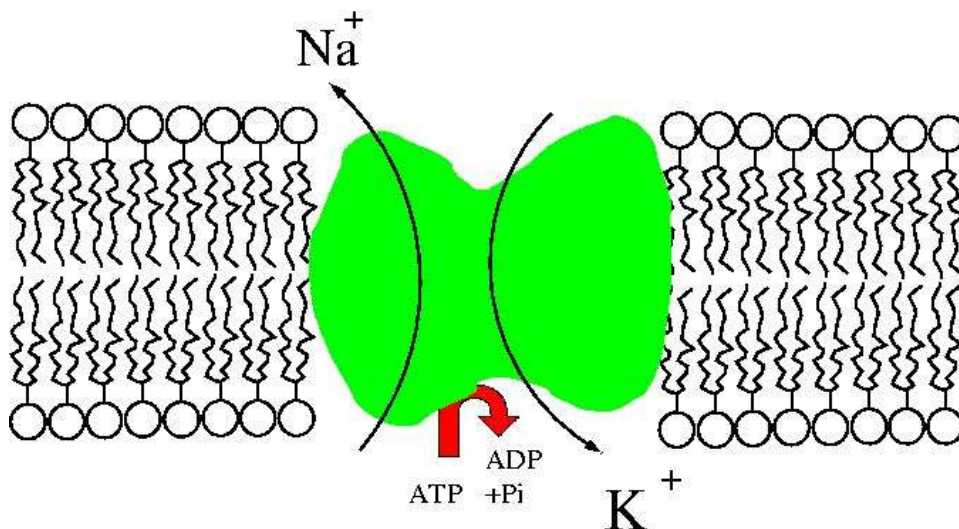
N-t-C/A hypotéza:

striatum = limb. systém, Hyperstriatum accesorium = neokortex

Nervová tkáň je metabolicky náročná

Lidský mozek spotřebuje 20% klidového energetického obrátu metabolismu (Ø savci 7%)

1/2 mají na svědomí sodíko-draslíkové pumpy



Velký mozek je vázán na endotermní strategii!

Metabolická náročnost obzvlášť velkého mozku musí být kompenzována

Fish a Lockwood (2003): prenatálně mozek spotřebuje 60% met. obratu na růst mozku, zvolna klesá do věku 7 let – nutnost zapojení sociálních interakcí (babičky, reciproční altruismus)

Hypotéza drahé tkáně (Aiello, 2001):

Zvýšení metabolických nákladů v důsledku růstu mozku musí být kompenzováno redukcí jiných metabolicky náročných orgánů

„mozek na úkor střeva“ – mozek musí kompenzovat dodáním kvalitní stravy (maso)

Aiellova h. vychází na opicích

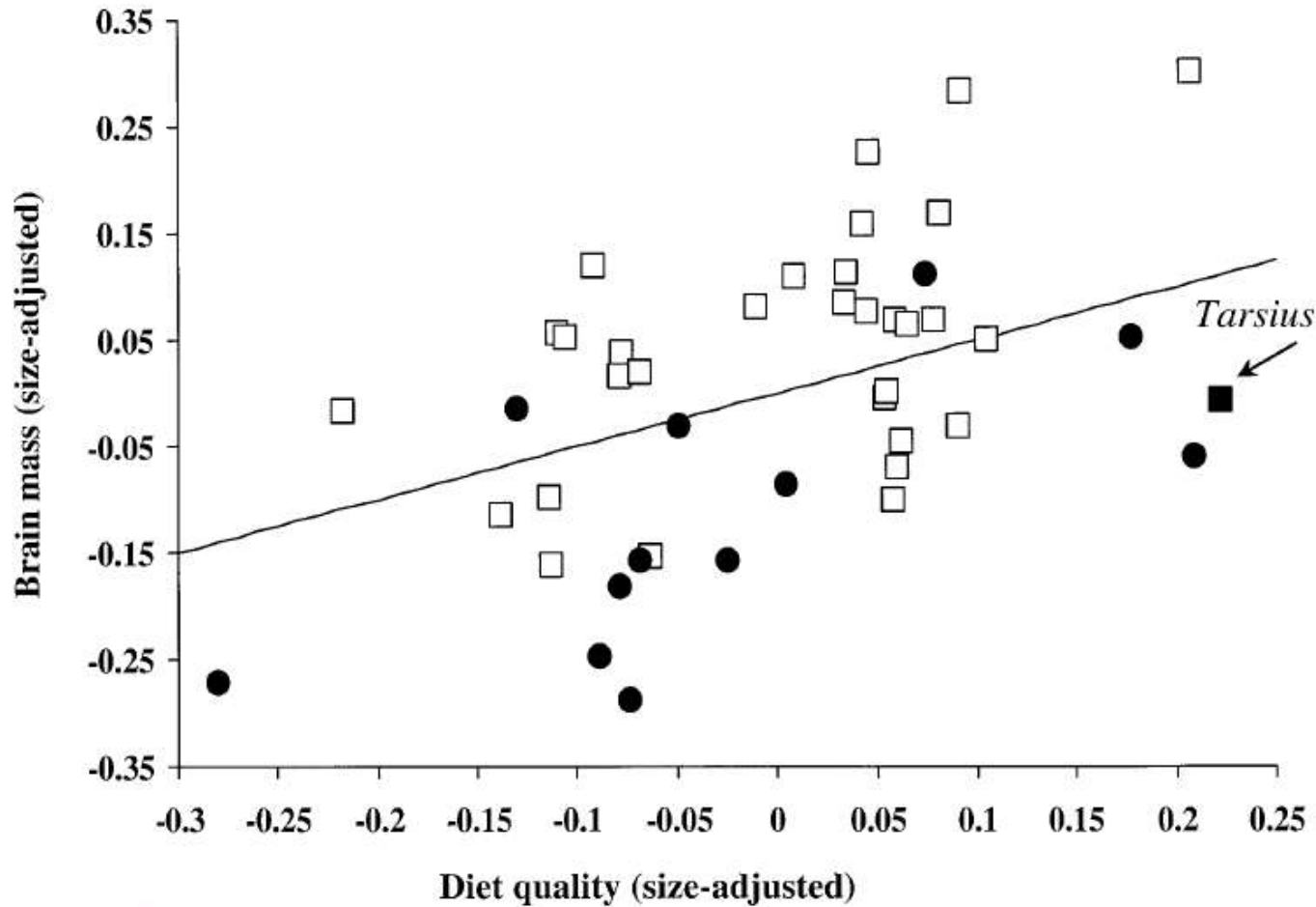
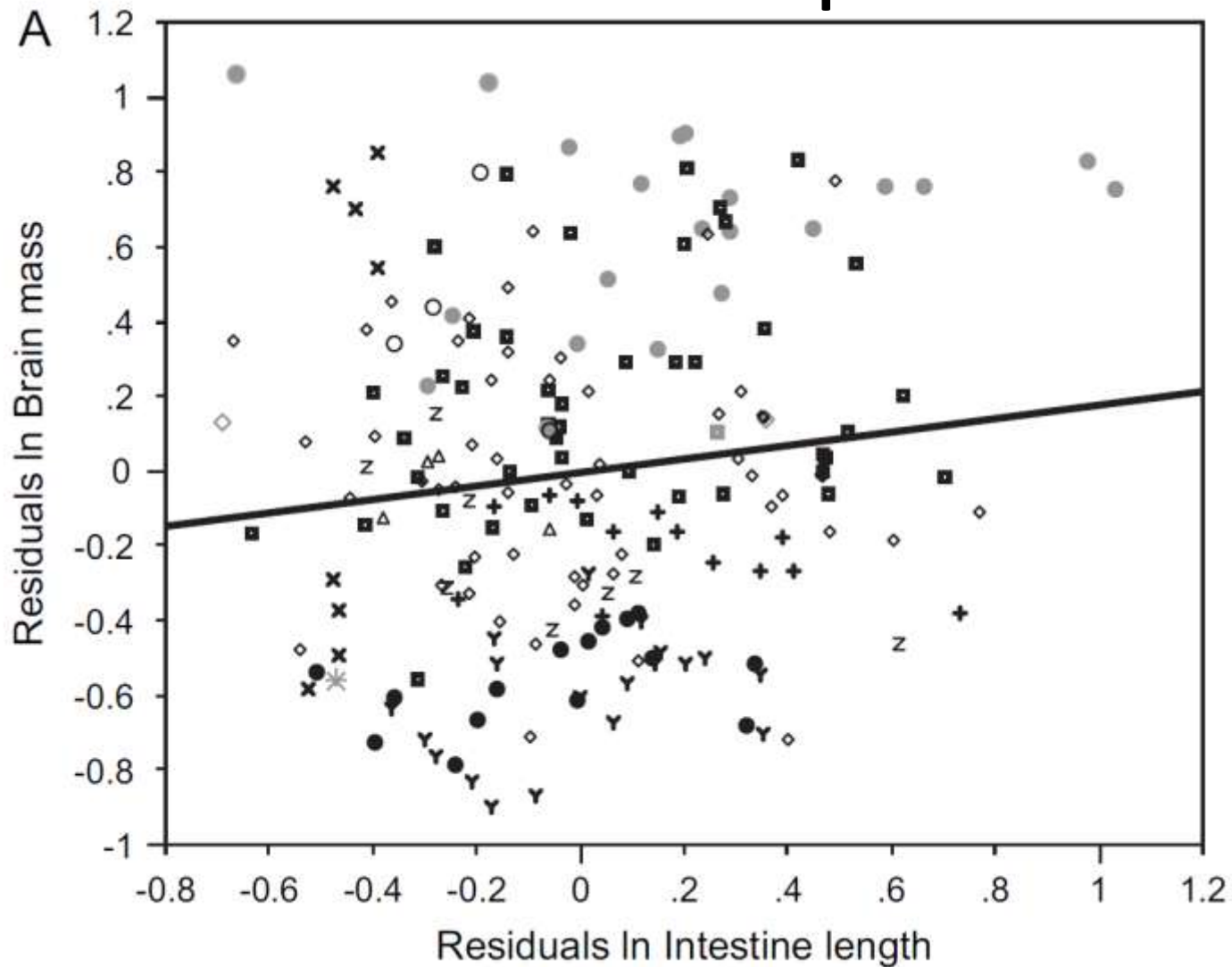


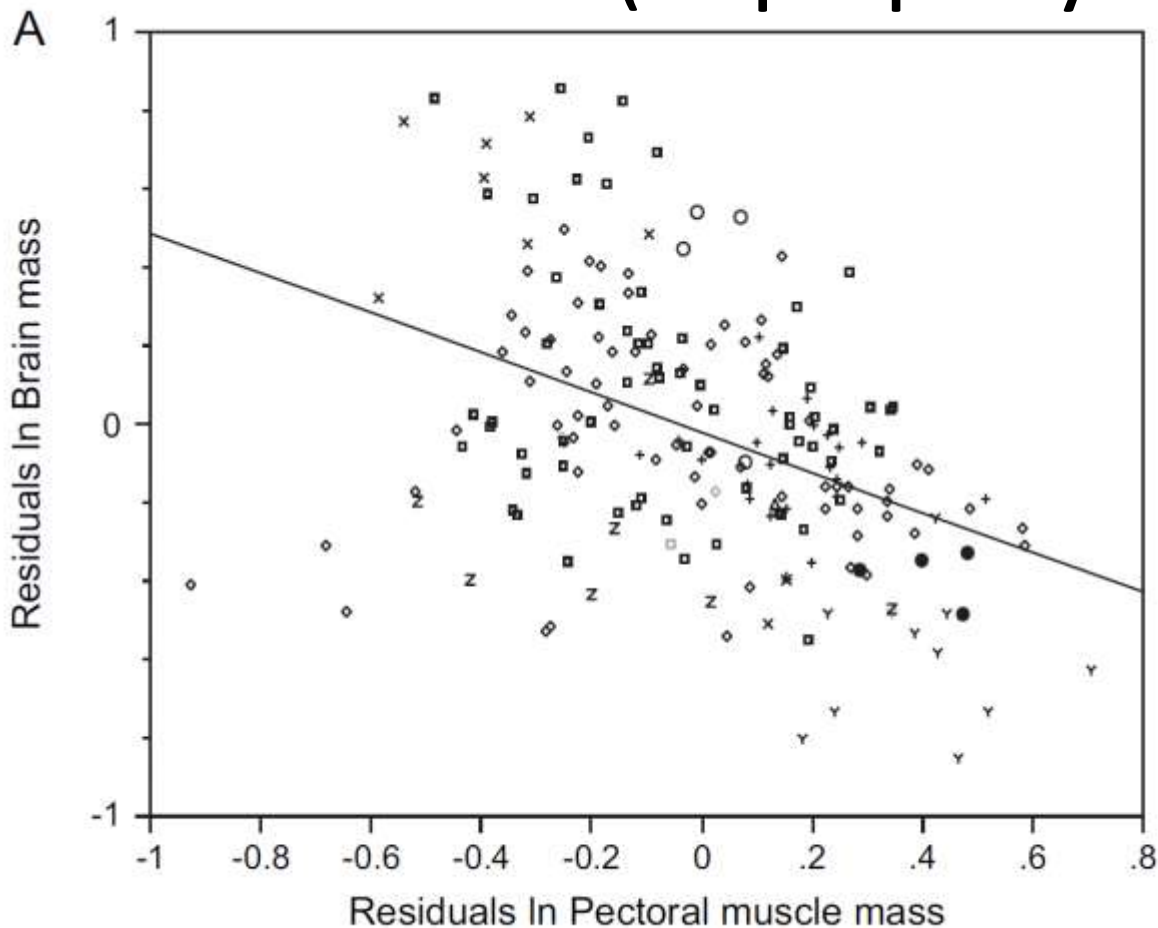
Fig. 1. All primates: brain mass residuals vs. diet quality residuals. Residuals were obtained through linear least-squares regression of each variable on body mass. The regression line has a significantly positive slope ($y = 0.62x$). Squares, haplorhines; circles, strepsirhines.

ale moc ne na ptácích..



K. Isler, C. van Schaik: Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution* 51 (2006) 228-243

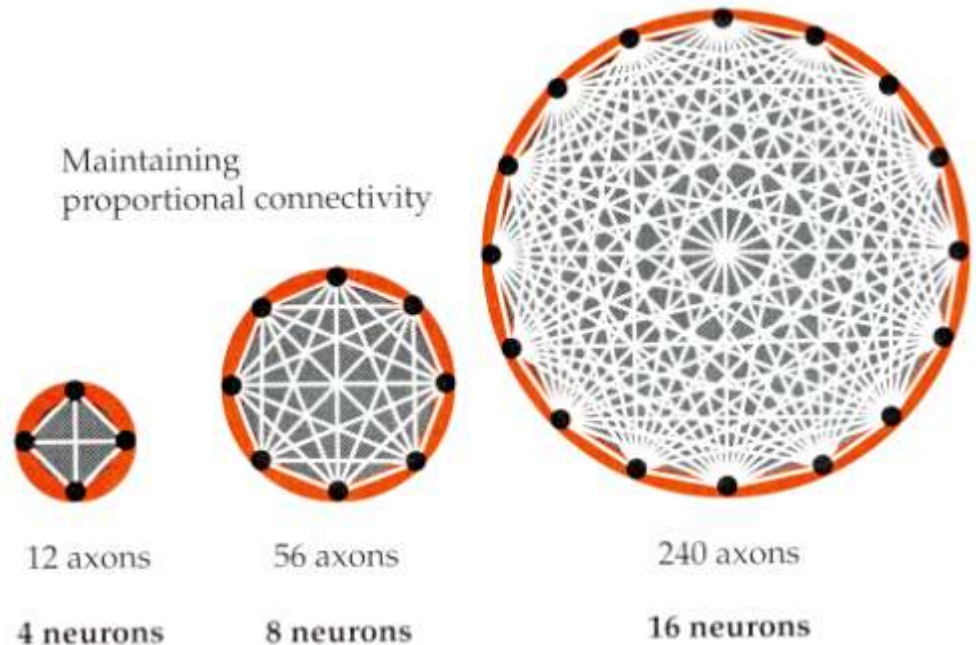
Zde ovšem trade-off může spočívat v úspoře jiných energetických výdajů (např. pohybu)



K. Isler, C. van Schaik: Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution* 51 (2006) 228-243

Problém efektivního zapojení (efficient wiring)

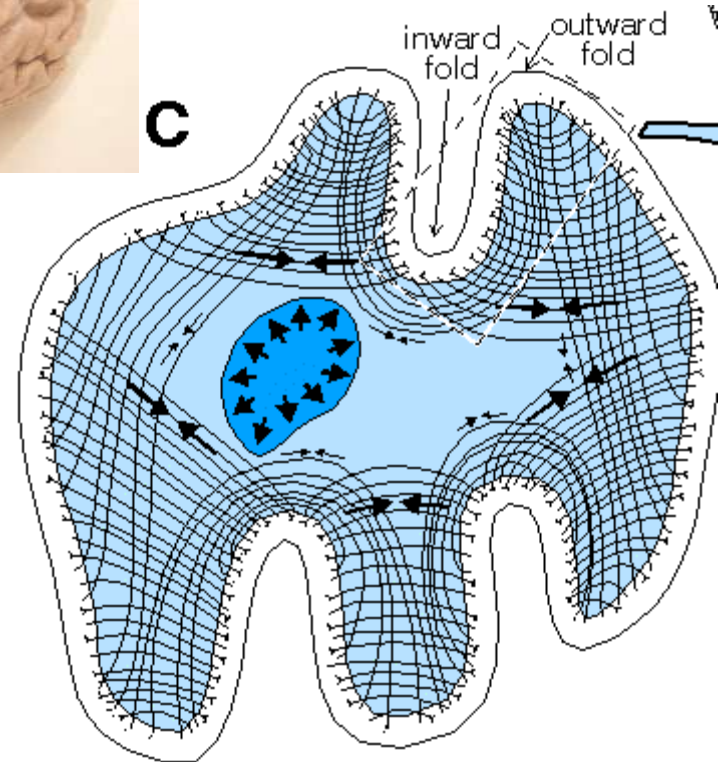
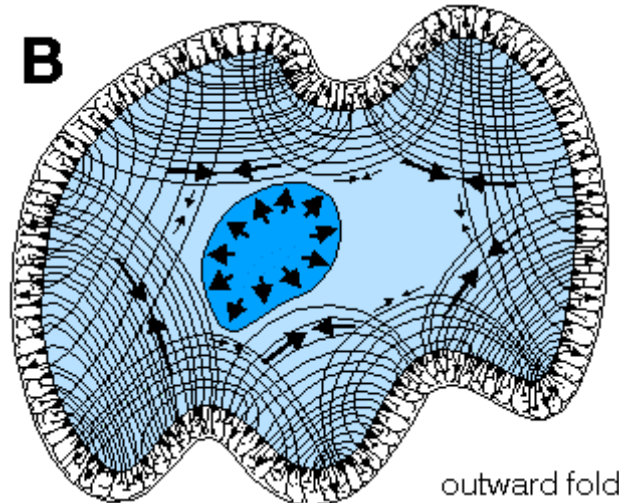
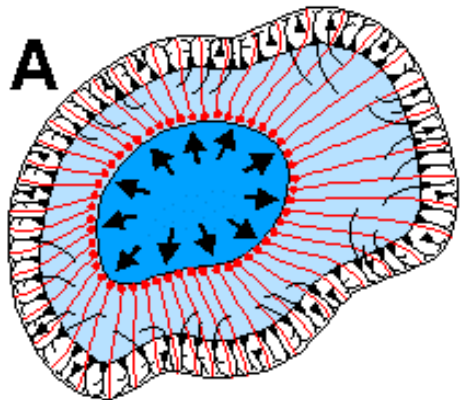
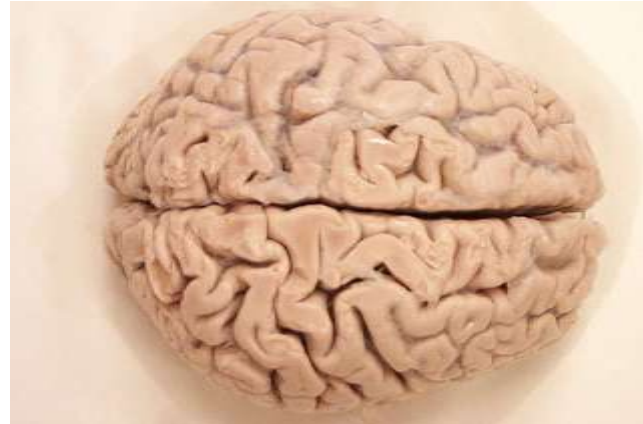
- a) Prodlužující se axony = snižující se rychlost vedení
- b) Zachování stejné relativní konektivity znamená zmnožení axonů (= *bílé hmoty*) geometrickou řadou



Řešení:

- zvýšení modularity mozku (počet fčních oblastí koreluje s velikostí mozku)
- specializace mozkových hemisfér (lateralizace koreluje s velikostí mozku, ale *corpus callosum* příliš neroste)
 - > tyto vlastnosti nelze chápat izolovaně od velikosti mozku a považovat je za zvláštní adaptace!

Gyrifikace – souvisí s funkčními oblastmi (Van Essen, 1997)



Některé výhody lateralizace

- Efektivnost ve využití mozkové tkáně (x duplicitě funkcí)
- Umožňuje současně zpracovávat více aspektů úlohy („multitasking“)
- Zabraňuje konfliktu v reakcích, zejména u zvířat s očima umístěnými laterálně (Valortigara, 2006)

Lidský mozek – liší se?

předpokládáme výrazný rozdíl v behaviorální flexibilitě mezi člověkem a **ostatními savci** – jakými změnami je doprovázena v CNS?

predikce:

kognitivní ekolog: mnoho jednotlivých adaptací

(zvyšování počtu specifických oblastí, schopnost řešit problémy je vázaná na adaptivní kontext)

komparativní psycholog: obecné vlastnosti

důležitá je informační procesní kapacita – mozek se bude lišit v obecných vlastnostech a

Obecné vlastnosti I: absolutní velikost

predikce: čím větší mozek, tím chytřejší

realita: kosatka > slon > člověk > velbloud > vůl > gorila > šimpanz !!

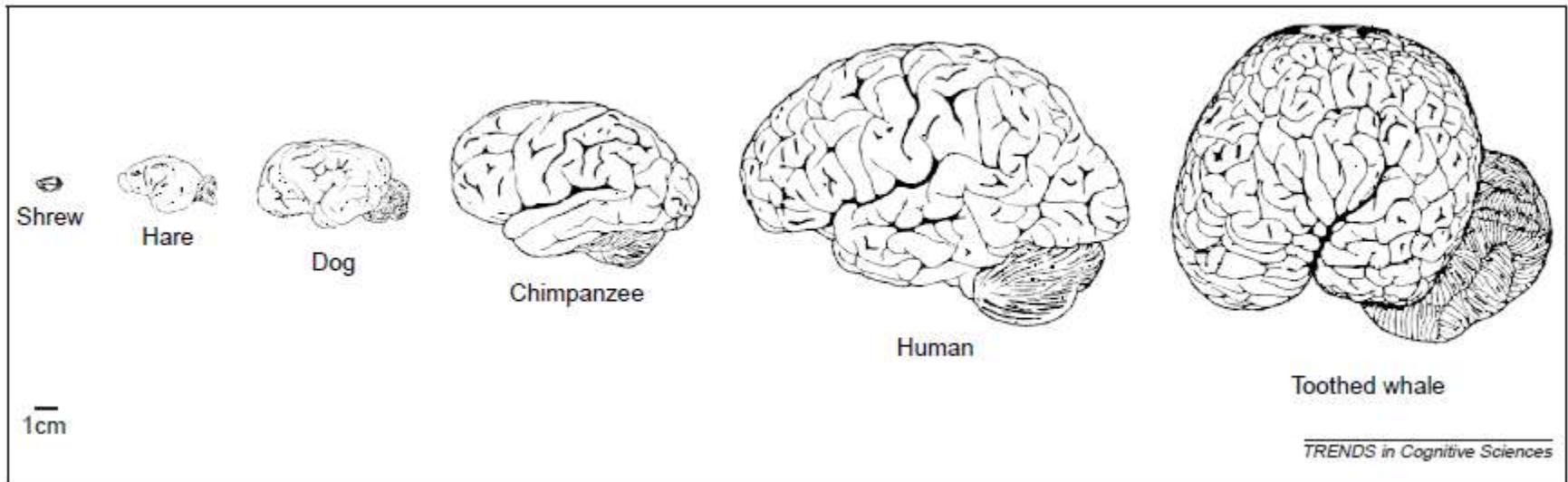
Animal taxa	Brain weight (in g) ^a	Encephalization quotient ^{b,c}	Number of cortical neurons (in millions) ^d
Whales	2600–9000	1.8	
False killer whale	3650		10 500
African elephant	4200	1.3	11 000
Man	1250–1450 ^e	7.4–7.8	11 500
Bottlenose dolphin	1350	5.3	5800
Walrus	1130	1.2	
Camel	762	1.2	
Ox	490	0.5	
Horse	510	0.9	1200
Gorilla	430 ^e –570	1.5–1.8	4300
Chimpanzee	330–430 ^e	2.2–2.5	6200
Lion	260	0.6	
Sheep	140	0.8	
Old world monkeys	41–122	1.7–2.7	
Rhesus monkey	88	2.1	480
Gibbon	88–105	1.9–2.7	
Capuchin monkeys	26–80	2.4–4.8	
White-fronted capuchin	57	4.8	610
Dog	64	1.2	160
Fox	53	1.6	
Cat	25	1.0	300
Squirrel monkey	23	2.3	480
Rabbit	11	0.4	
Marmoset	7	1.7	
Opossum	7.6	0.2	27
Squirrel	7	1.1	
Hedgehog	3.3	0.3	24
Rat	2	0.4	15
Mouse	0.3	0.5	4

Obecné vlastnosti I: **absolutní velikost**

predikce: čím větší mozek, tím chytřejší

realita: kosatka > slon > člověk > velbloud > vůl > gorila > šimpanz !!

Animal taxa	Brain weight (in g) ^a	Encephalization quotient ^{b,c}	Number of cortical neurons (in millions) ^d
Whales	2600–9000	1.8	

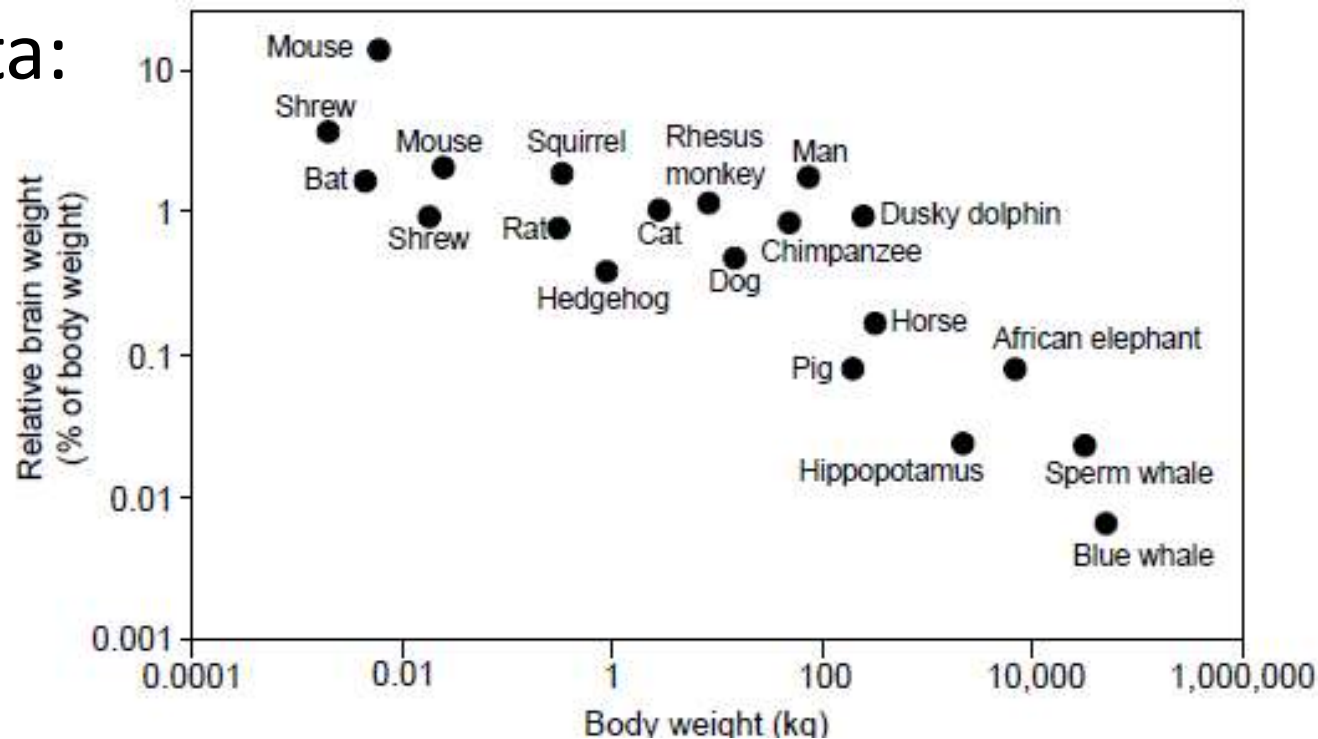


Cat	25	1.0	300
Squirrel monkey	23	2.3	480
Rabbit	11	0.4	
Marmoset	7	1.7	
Opossum	7.6	0.2	27
Squirrel	7	1.1	
Hedgehog	3.3	0.3	24
Rat	2	0.4	15
Mouse	0.3	0.5	4

Obecné vlastnosti II: **relativní velikost**

predikce: čím větší mozek, tím chytřejší

realita:



(alternativou je relativní velikost PFC – zatím málo dat kvůli homologizaci)

Obecné vlastnosti III: **encefalizační kvocient (EQ)**

poměr skutečné (E_a) a očekávané hmotnosti mozku (E_e ; předloha - kočka)

$$EQ = E_a / E_e$$

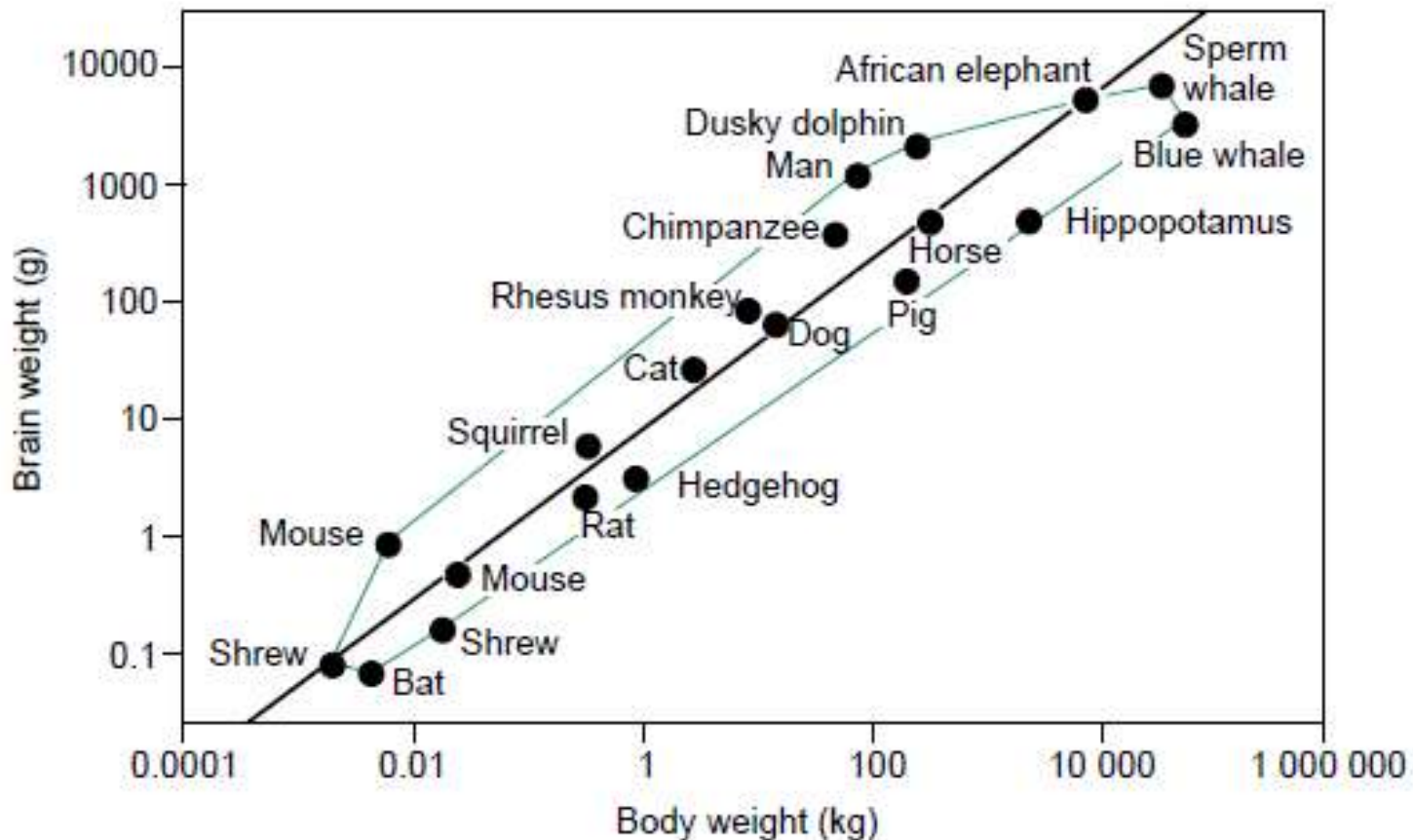
$$E_e = 0.12 m_{body}^{2/3}$$

Obecné vlastnosti III: encefalizační kvocient (EQ)

Animal taxa	Brain weight (in g) ^a	Encephalization quotient ^{b,c}	Number of cortical neurons (in millions) ^d
Whales	2600–9000	1.8	
False killer whale	3650		10 500
African elephant	4200	1.3	11 000
Man	1250–1450 ^e	7.4–7.8	11 500
Bottlenose dolphin	1350	5.3	5800
Walrus	1130	1.2	
Camel	762	1.2	
Ox	490	0.5	
Horse	510	0.9	1200
Gorilla	430 ^e –570	1.5–1.8	4300
Chimpanzee	330–430 ^e	2.2–2.5	6200
Lion	260	0.6	
Sheep	140	0.8	
Old world monkeys	41–122	1.7–2.7	
Rhesus monkey	88	2.1	480
Gibbon	88–105	1.9–2.7	
Capuchin monkeys	26–80	2.4–4.8	
White-fronted capuchin	57	4.8	610
Dog	64	1.2	160
Fox	53	1.6	
Cat	25	1.0	300
Squirrel monkey	23	2.3	480
Rabbit	11	0.4	
Marmoset	7	1.7	
Opossum	7.6	0.2	27
Squirrel	7	1.1	
Hedgehog	3.3	0.3	24
Rat	2	0.4	15
Mouse	0.3	0.5	4

Obečné vlastnosti IV: relativní velikost s allometrickou korekcí

negativní allometrický růst mozku ($\text{exp.} = 0,6 - 0,8$)



Obecné vlastnosti V: organizace na úrovni mozkové kůry

- tloušťka kortexu: slon 1,2 mm, primáti 2-3 mm
- korová denzita neuronů: mnohem vyšší u lidoopů vč. člověka než u slonů a kytovců

Haug, 1987

→ vyšší počet korových neuronů

Animal taxa	Brain weight (in g) ^a	Encephalization quotient ^{b,c}	Number of cortical neurons (in millions) ^d
Whales	2600–9000	1.8	
False killer whale	3650		10 500
African elephant	4200	1.3	11 000
Man	1250–1450 ^e	7.4–7.8	11 500
Bottlenose dolphin	1350	5.3	5800
Walrus	1130	1.2	
Camel	762	1.2	
Ox	490	0.5	
Horse	510	0.9	1200
Gorilla	430 ^e –570	1.5–1.8	4300
Chimpanzee	330–430 ^e	2.2–2.5	6200
Lion	260	0.6	
Sheep	140	0.8	
Old world monkeys	41–122	1.7–2.7	
Rhesus monkey	88	2.1	480
Gibbon	88–105	1.9–2.7	
Capuchin monkeys	26–80	2.4–4.8	
White-fronted capuchin	57	4.8	610
Dog	64	1.2	160
Fox	53	1.6	
Cat	25	1.0	300
Squirrel monkey	23	2.3	480
Rabbit	11	0.4	
Marmoset	7	1.7	
Opossum	7.6	0.2	27
Squirrel	7	1.1	
Hedgehog	3.3	0.3	24
Rat	2	0.4	15
Mouse	0.3	0.5	4

Mezizávěr: obecné vlastnosti

- cytoarchitektura:
 - u primátů umožňuje značnou IPC díky vys. množství synapsí (nejsou data u kytovců a slonů ..) a vyšší tloušťce myelinizovaných vláken

Člověk má patrně nejvyšší IPC

Specifické vlastnosti: existují typicky lidské kognitivní schopnosti?

- Pravá imitace
- Jazyk
- Theory of Mind
- Transitivní inference
- Epizodická paměť

Imitace

- stále převažuje názor, že pravá imitace je záležitostí lidskou, u zvířat neprokázáno Tomasello, 1996, 1997; Byrne, 1998
- napodobování u zvířat má formu „*Stimulus enhancement*“ (vrhnu se na objekt) nebo *emulace* (napodobování chování na základě vnější povrchní podobnosti) a následné učení pokus-omyl
- imitace (action-level / program-level)
- mirror neurons (PPC, F5)

Jazyk

- mohou se zvířata naučit mluvit?
40. léta – psychologové se snažili naučit **mluvit** šimpanze (selhalo, nevhodný larynx?)
- později **ASL**, př. šimpanz Washoe (Allen a Beatrice Gardnerovi), gorila Koko (Francine Patterson), naučili se mnoho znaků

Jazykové schopnosti non-humánních primátů – jen dobrá paměť nebo také gramatika?

klíčová a kontroverzní otázka:

dokážou primáti kombinovat naučené symboly novými způsoby v rámci nějakých syntaktických pravidel? Nekonkluzivní ... zdá se, že to zda šimpanzi mají jazyk záleží jen na tom, jak definujeme jazyk ...

(voda pták, pálit bolet jídlo, banán zelený)

Theory of Mind (ToM)

Seeing the world from the others' perspective...

- Schopnost pozorovatele rozpoznat „stav mysli“ pozorovaného, tj. usuzovat na jeho úmysly, vyladění, stav (ne)znalosti, a stav percepce.
- Top: rozpoznání mylné domněnky (false belief) pozorovaného.
- Pozorovatel si utváří „teorii“ => hypotéza (domnělý stav mysli pozorovaného) + predikce (co bude dělat dál)

ToM – důkaz u lidí..



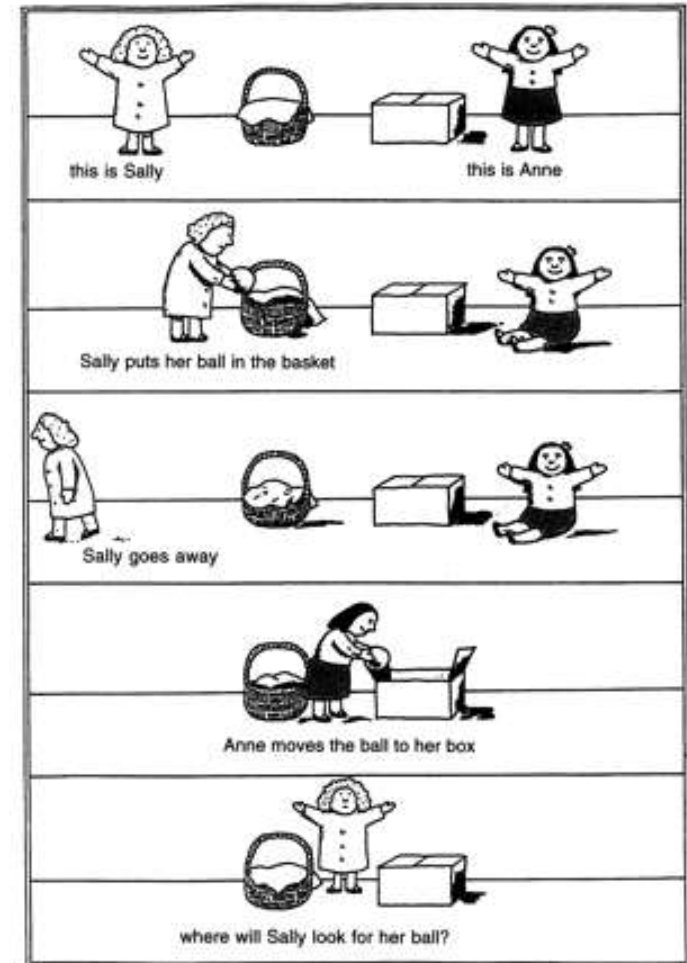
Pokusy s dětmi:

Rozpoznání mylné domněnky

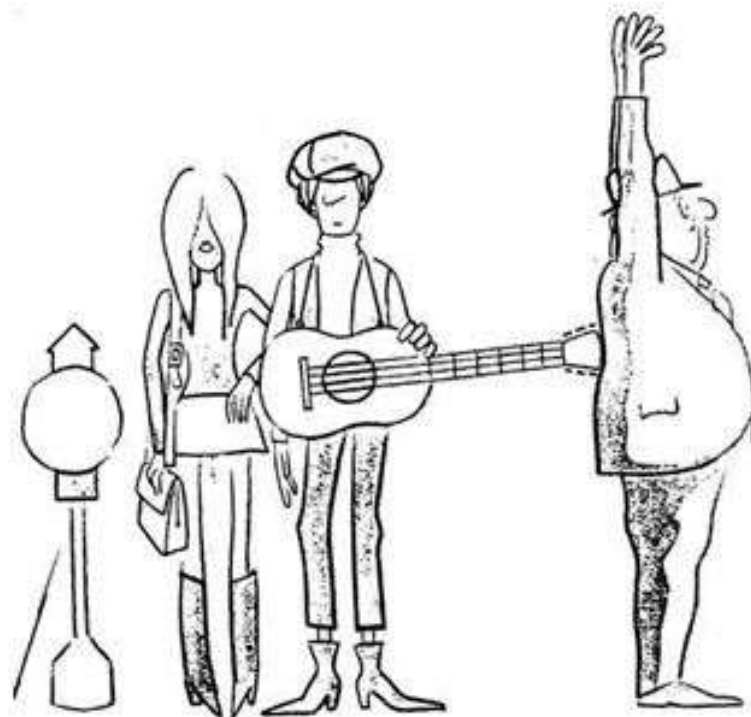
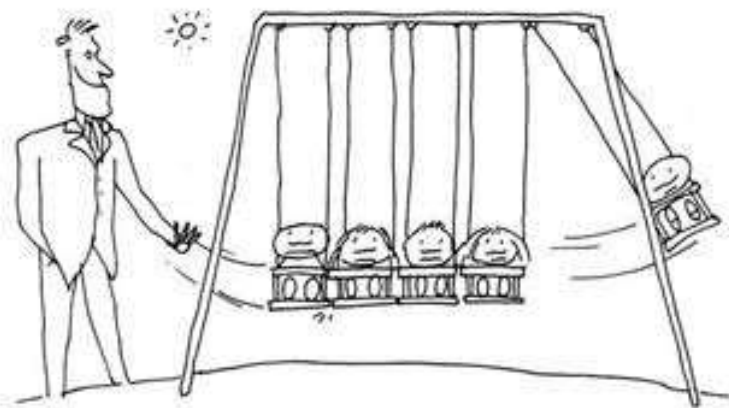
- Lentilkový („Smarties“) test
- Sally – Anne test

Aspergerův syndrom

ToM je pincipem řady vtipů..



Vlevo čistě „fyzikální“ vtip, vpravo vtip vyžadující pro pochopení ToM (podle Marjoram et al. 2005).



Existuje ToM u zvířat?

Šimpanzi – mirror cells (homologické s Broccovou oblastí?), *gaze following*

Krkavci, food storing

Vykrádací chování (pilfering behavior) modifikováno sociálním kontextem (konfrontace s majitelem).

Bugnyar a Heinrich, 2005

Ptáci, kteří sami v minulosti kradli, mají tendenci přendávat potravu do nových skrýší (re-cache).

Emery a Clayton, 2001, 2004

...ale na všechno se dá najít jiné vysvětlení

Penn a Povinelli, 2007

transitivní inference

- $A > B, B > C, C > D \dots B ? D$
- původně „typicky lidský“ typ učení
- McGonigle a Chalmers (1977) – prvně demonstroval u nonhumánních primátů (5 dvojic barevných krabiček)
- Von Fersen (1991) u holubů (5 dvojic vizuálních paternů)

Episodická paměť

- „vnitřní cestování v čase“
- knihovna unikátních událostí, single trial learning
- obsahuje komponenty co, kde, kdy (jak)
- původně považována za typicky lidskou, ale ...

Epizodická paměť

- kandidáti:
 - kukačky – vyhlížení oběti
 - polygynní hlodavci – kdo kdy a kde v estru
 - **spořiví krkavci** – čemu dřív projde záruka?
 - nejpřesvědčivější model (kdy si kam dala co...)
 - červ nebo oříšek?

Lidský mozek -závěr

- lidský mozek je při započítání alometrické korekce mimořádně velký
- má řadu uzpůsobení pro vyšší IPC: zesílená myelinizovaná vlákna, vysokou laterální specializaci, silný neokortex
- v řadě kognitivních vlastností je superiorní, avšak „tradičním“ exkluzivním vlastnostem je třeba přičítat menší váhu

Děkuji za pozornost..