

# 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

# PROSTOROVÁ ORIENTACE - NAVIGACE

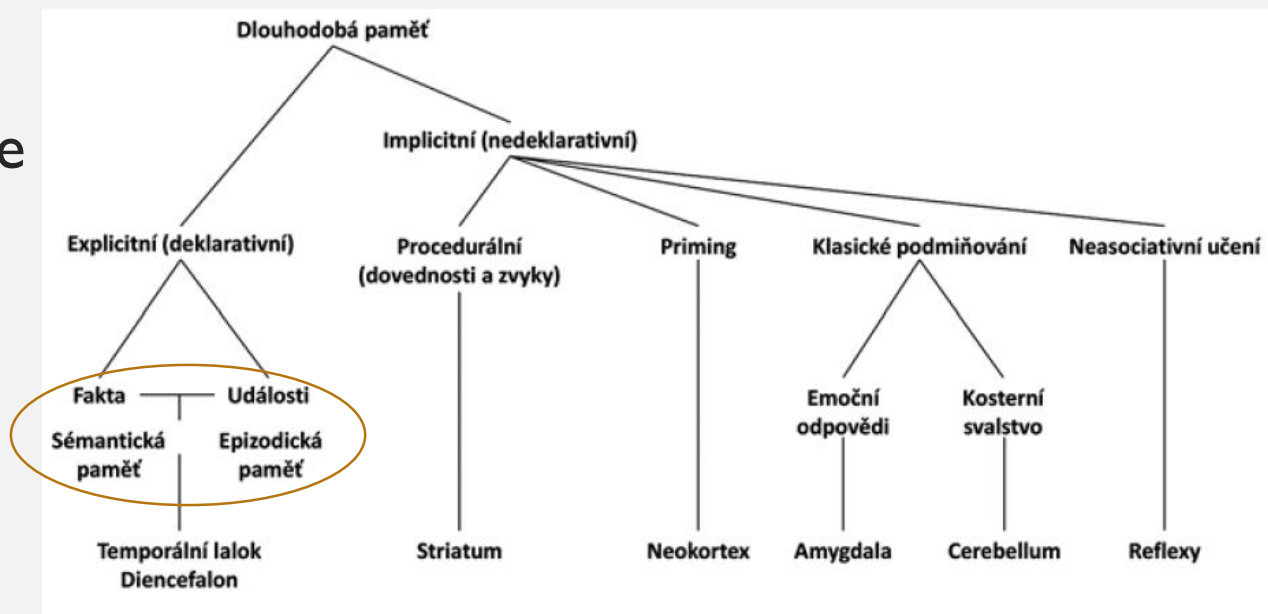
- **Navigace** – schopnost vytýčit a udržet směr k (vzdálenému) cíli
- **Orientace** – schopnost udržet vytýčený směr na základě vnitřních či vnějších vodítek

# PROSTOROVÁ ORIENTACE - NAVIGACE

- Orientace v prostoru, schopnost najít cíl – PROSTOROVÁ NAVIGACE - je dokladem prostorové paměti.
- Jeden z nejstudovanějších typů chování
- Neurovědci, kognitivní a experimentální psychologové, lékaři (neurologie, psychiatrie), farmakologové, matematici (teoretické modely), technici (robotika)
- Téma velmi blízké naší laboratoři v FGÚ AV ČR
- Snadno přístupné, měřitelné, relativní snadnost kontroly sensorické informace, vztah k deklarativní paměti + existence elektrofyziologických korelátů navigace

# PROSTOROVÁ PAMĚŤ JE PAMĚTÍ DEKLARATIVNÍ

- Prostorová kognice, zvláště její „vyšší“ a odvozenější formy, jsou modelem vyšších nervových funkcí člověka
- Navigace ke skrytým cílům (viz dále) = PODTYP deklarativní paměti vedle paměti epizodické a sémantické
- Kognitivní mapy = vnitřní reprezentace



# EDWARD CHACE TOLMAN

Kniha „*Purposive Behavior in Animals and Men*“  
(1932)

Série článků v *Psychological Review* – Psány  
překrásným jazykem s neočekávaným nadhledem

*The determinants of behavior at a choice point* (1938)

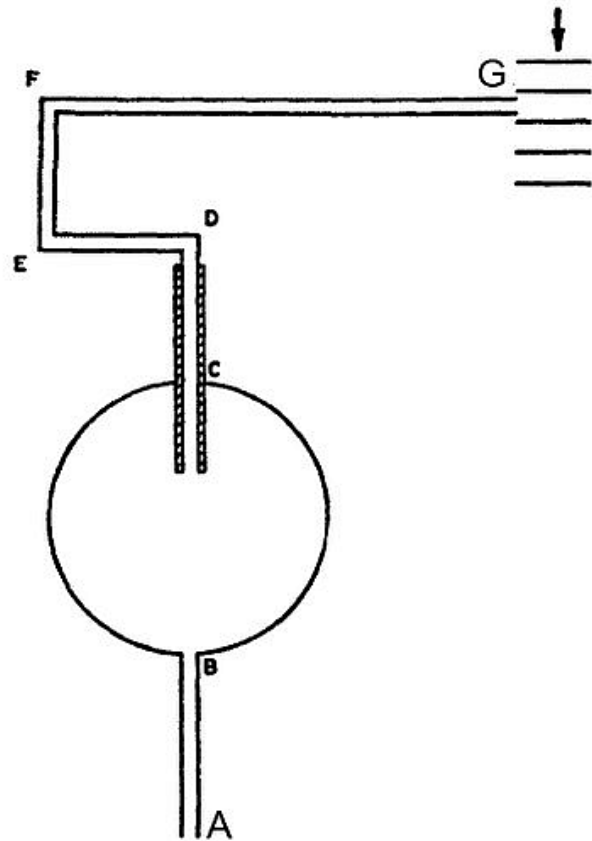
*Cognitive maps in rats and men* (1948)

*Principles of performance* (1955)

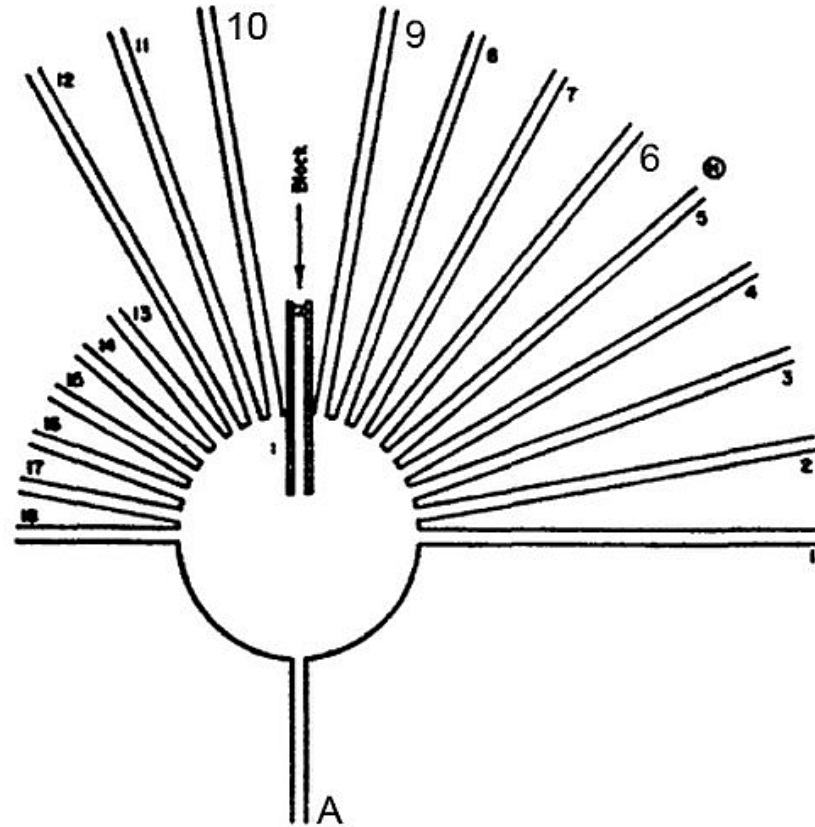
Latentní učení, důležitost explorační, tvorba kognitivní  
mapy – ve své době konfrontován se zastáncem S-R  
teorie Clarkem L. Hullem



# 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.)

# 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)



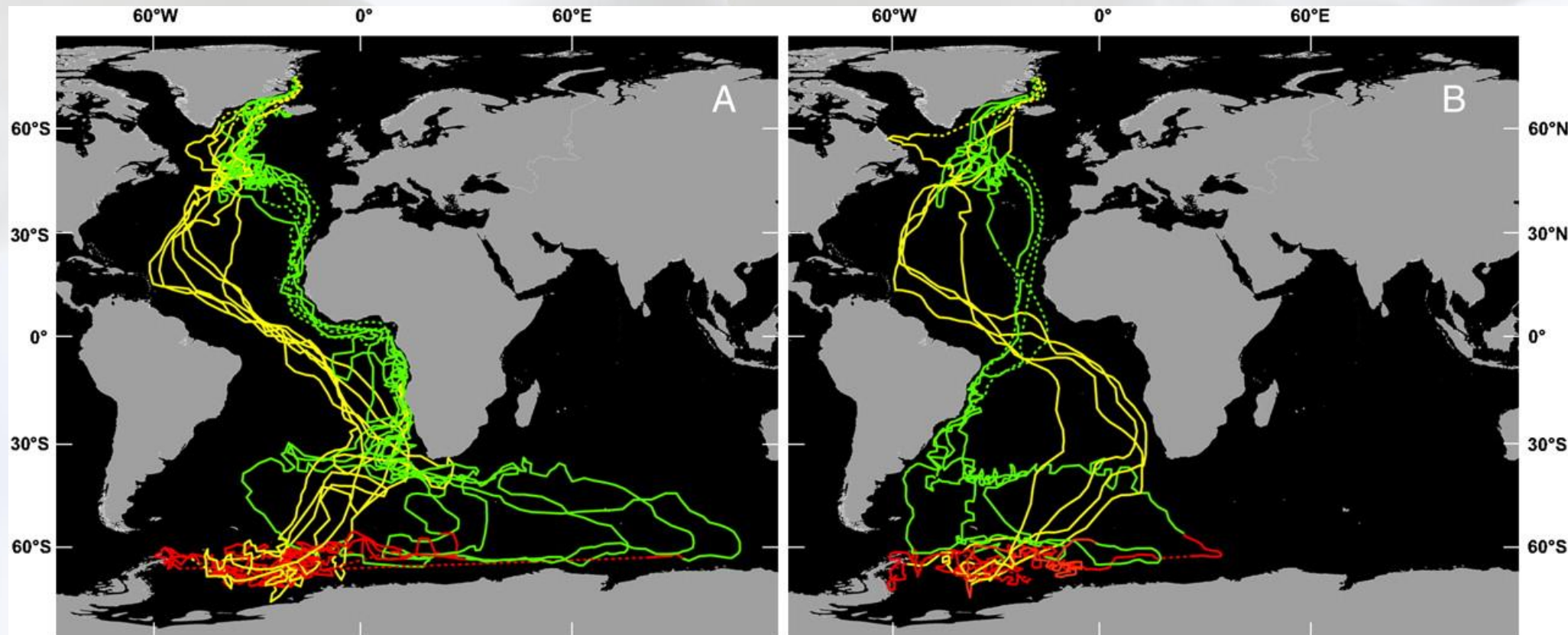
THE WORLD  
IN  
HEMISPHERES

**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



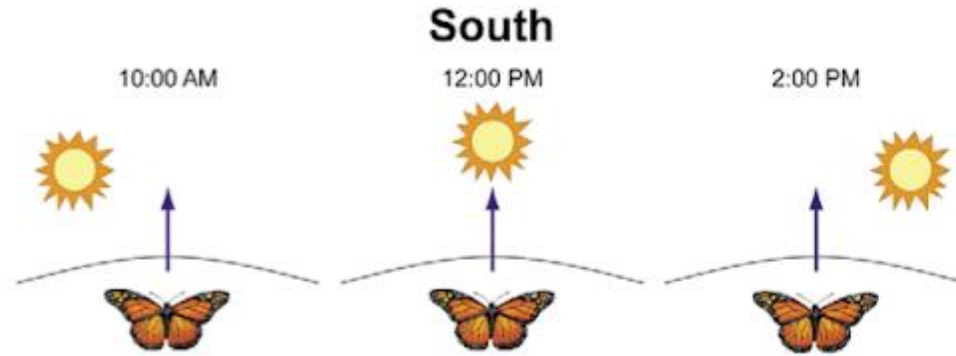
## ZEMĚPISNÁ, GEOGRAFICKÁ NAVIGACE

- počátek studování je spojen s evropskými ornitology
- Gustav Kramer v roce 1953 zavedl koncept „kompas a mapa“
- studován především kompas, na mapu se zapomnělo

# 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...

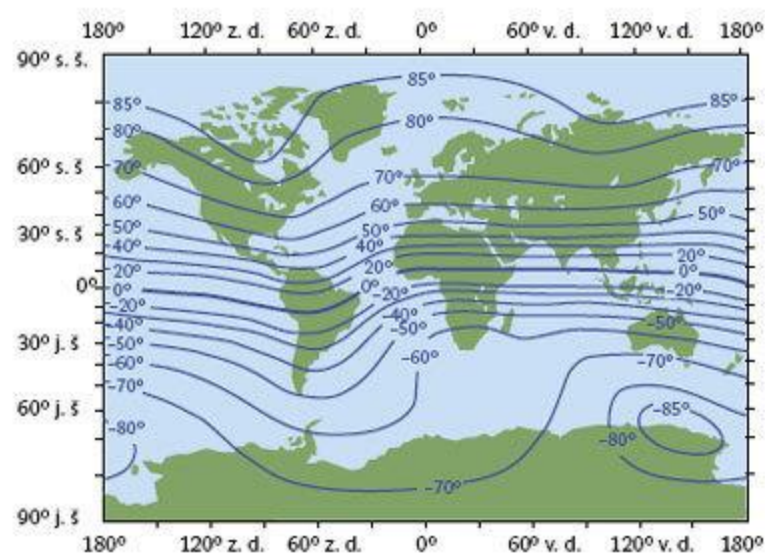
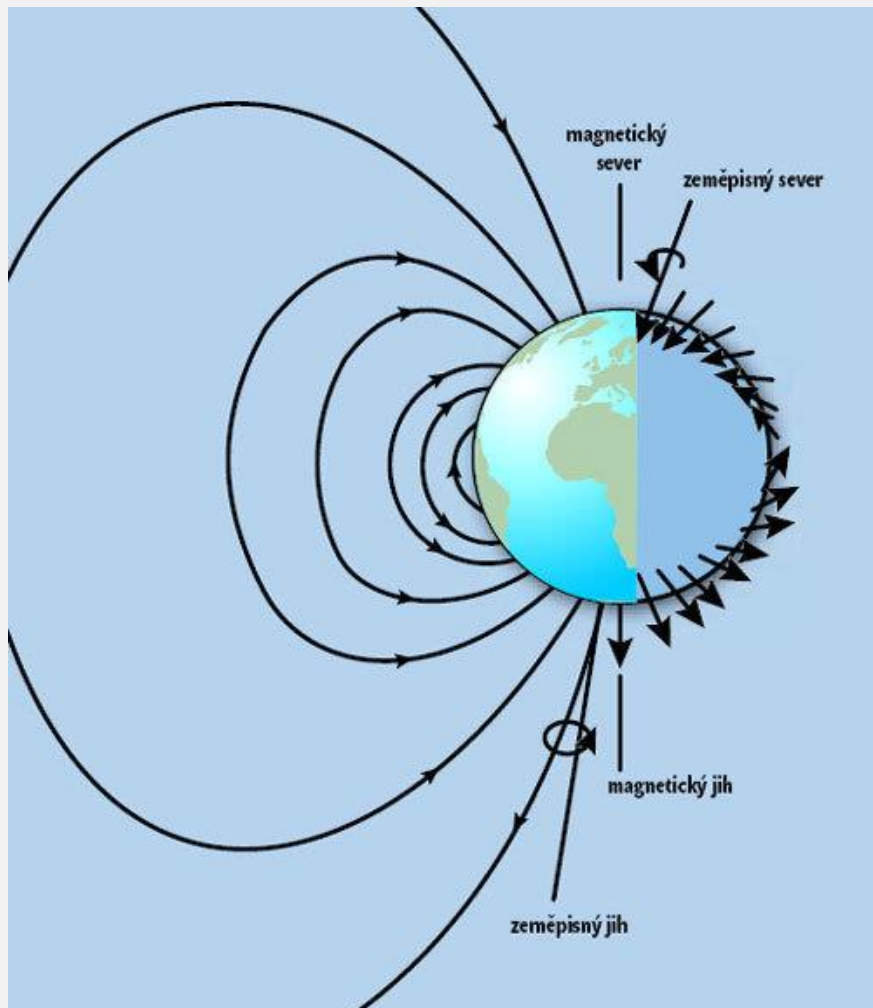
# Hvězdný kompas



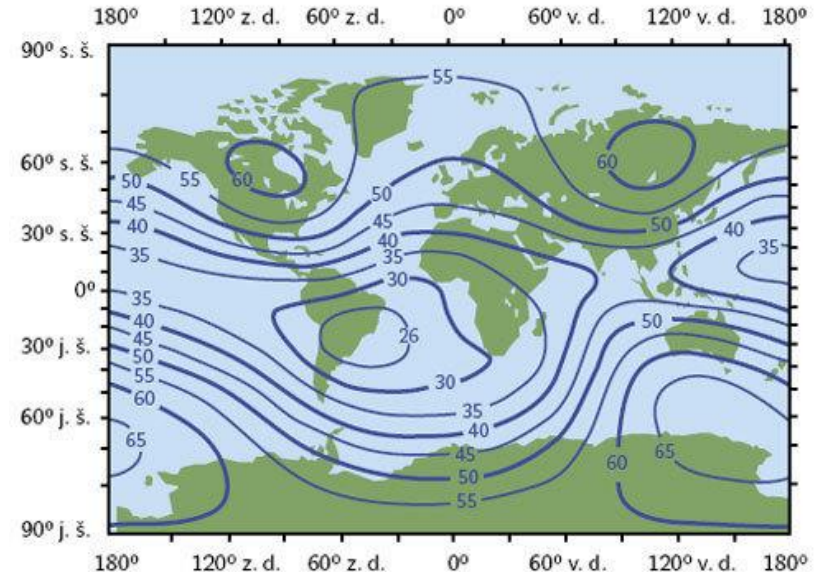
- Uspořádání souhvězdí není vrozené, ale je vrozený mechanismus, jak si během kritické periody vývoje souhvězdí do paměti vštípit.
- Nedochozí k časové kompenzaci, jen se ptáci naučí vzhledem k rotaci hvězd vnímat sever/jih
- Většina ptačích druhů migruje v noci, a tudíž se orientuje dle hvězdné oblohy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



# Magnetický kompas



inklinace



intenzita

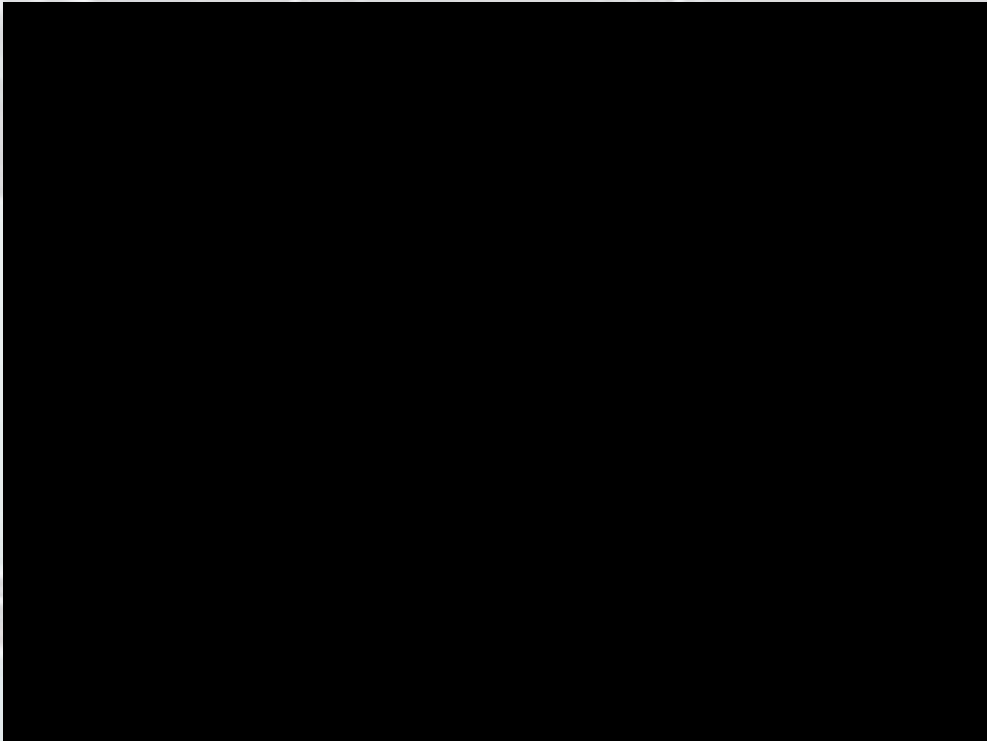
- Magnetorecepce – poměrně rozšířená - od hmyzu až po savce
- Registrují inklinaci (vlevo) a intenzitu (vpravo)

# ZEMĚPISNÁ, GEOGRAFICKÁ NAVIGACE

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

# KARETA OBROVSKÁ

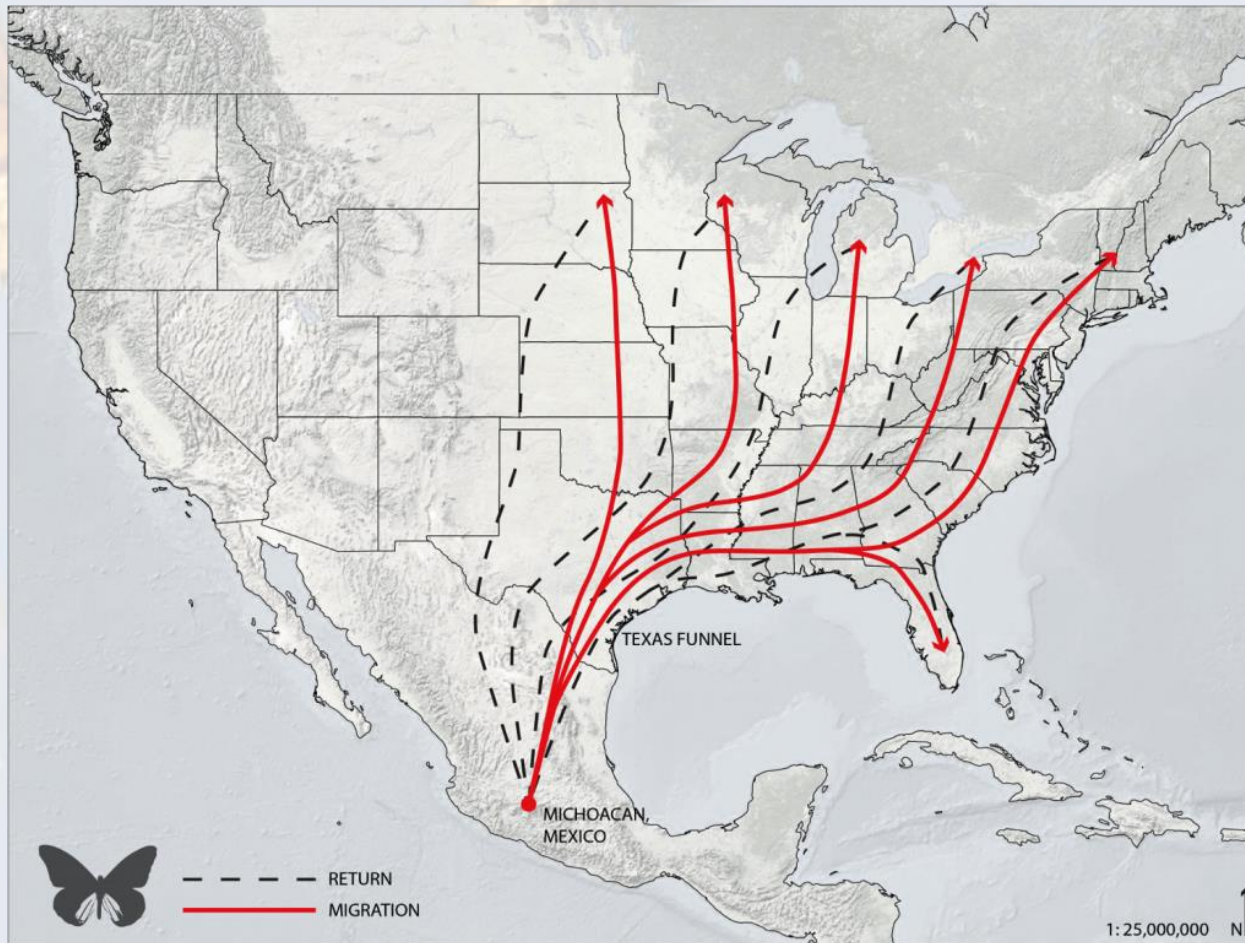
- velice pestré prostorové chování
  - po narození se vydá směrem ke světlé obloze (zrakové podněty)
  - po zanoření plave kolmo k vlnám (vestibulární podněty)
  - ve vodě používá magnetorecepci





# MONARCHA STĚHOVAVÝ

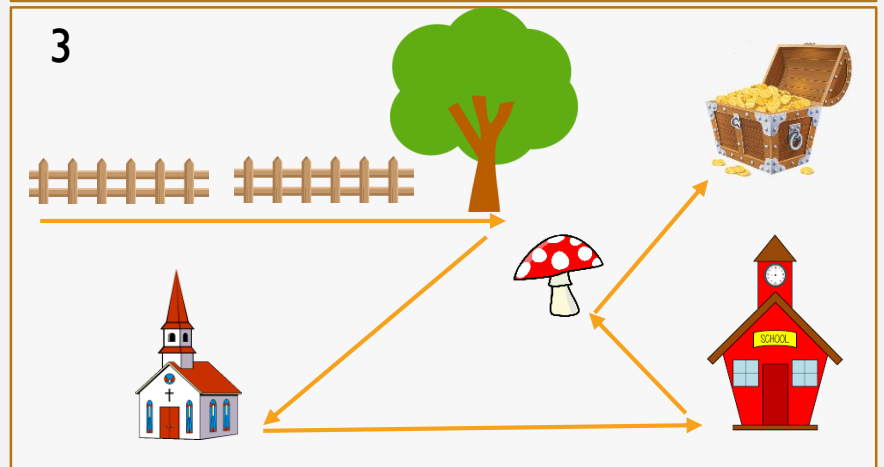
- *Danaus plexippus* – 4 000 km – sluneční kompas, orientace podle rysů krajiny, hypotézy o chemických značkách a genetické paměti



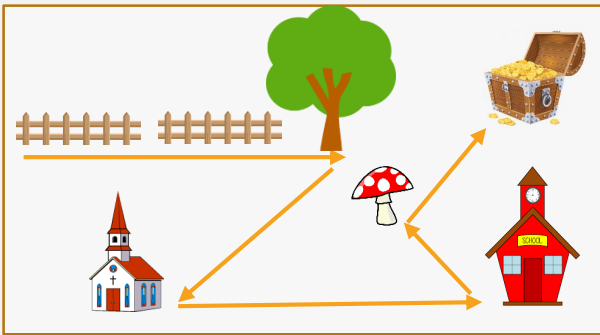
**NAVIGACE V MENŠÍM MĚŘÍTKU  
TOPOGRAFICKÁ NAVIGACE**

# 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 ji 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 nepřímo, 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)

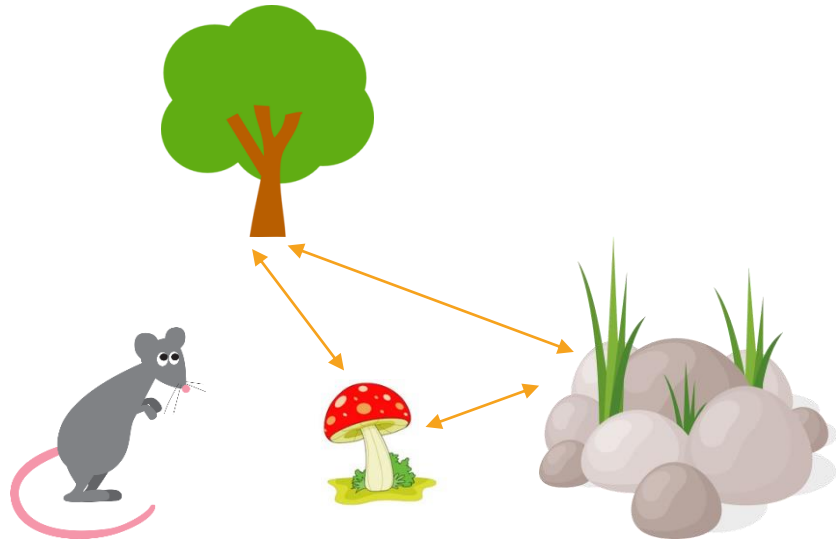




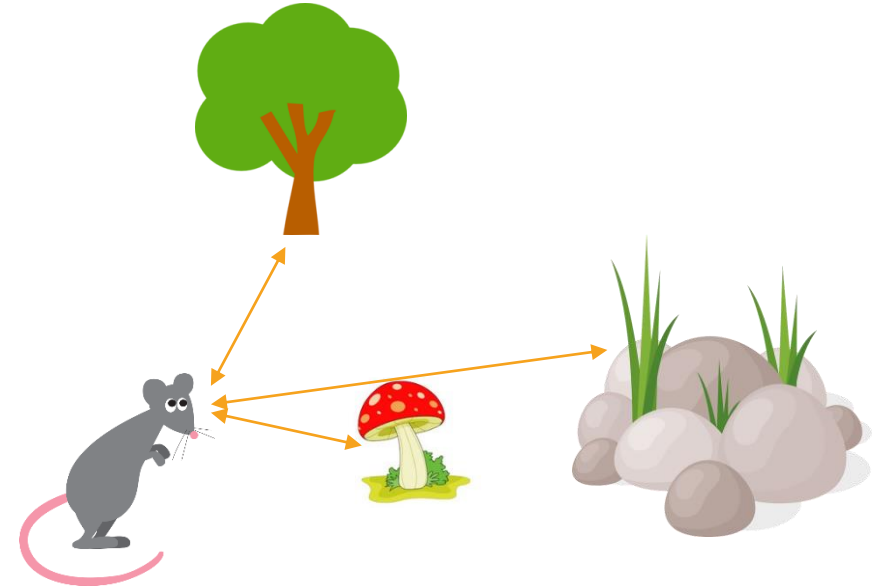


	navigace <b>TRASOU</b>	navigace <b>MAPOU</b>
<b>Prostředí</b>	heterogení	zpravidla velmi heterogení
<b>Cíl navigace</b>	konečný orientační bod je cíl cesty	žádné místo není obecným cílem
<b>Vytváření modelu</b>	trasa se tvoří cíleným zapamatováním posloupnosti „orientačně-rozhodovacích“ bodů	mapa se vytváří vlastně na základě explorační v prostoru
<b>Doba učení</b>	krátká	relativně dlouhá (mapa se stále obnovuje a zpřesňuje)
<b>Přizpůsobivost</b>	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
<b>Informační obsah</b>	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)
<b>Kódování</b>	není nezbytná znalost jakékoliv kódovací strategie	téměř vždy je nezbytná znalost kódování („značky“)
<b>Přenositelnost</b>	žádná, trasy jsou vždy jedinečné	mapy mezi sebou i místa na mapách mohou být navzájem porovnávána

# NAVIGACE MAPOU



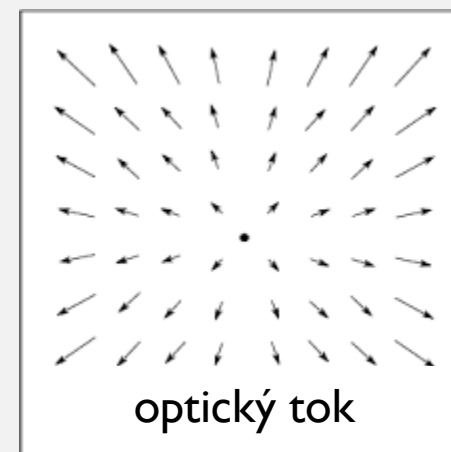
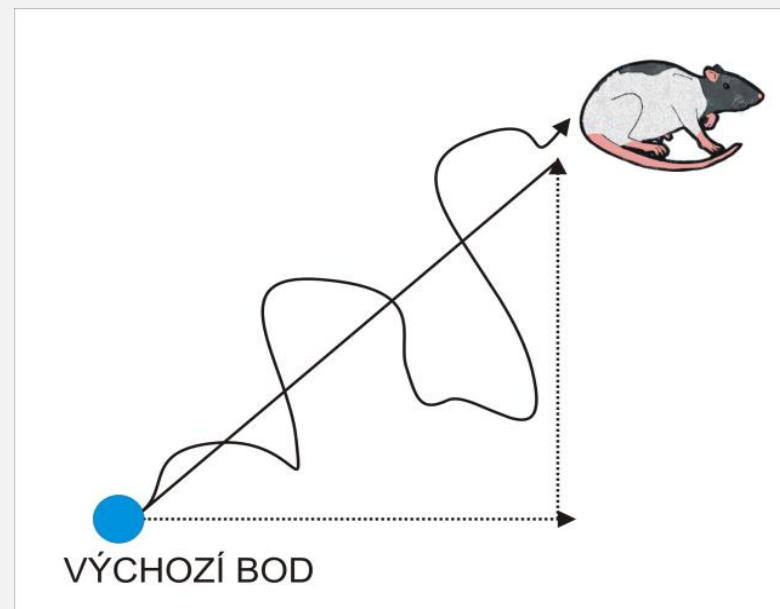
**Alocentrická navigace**



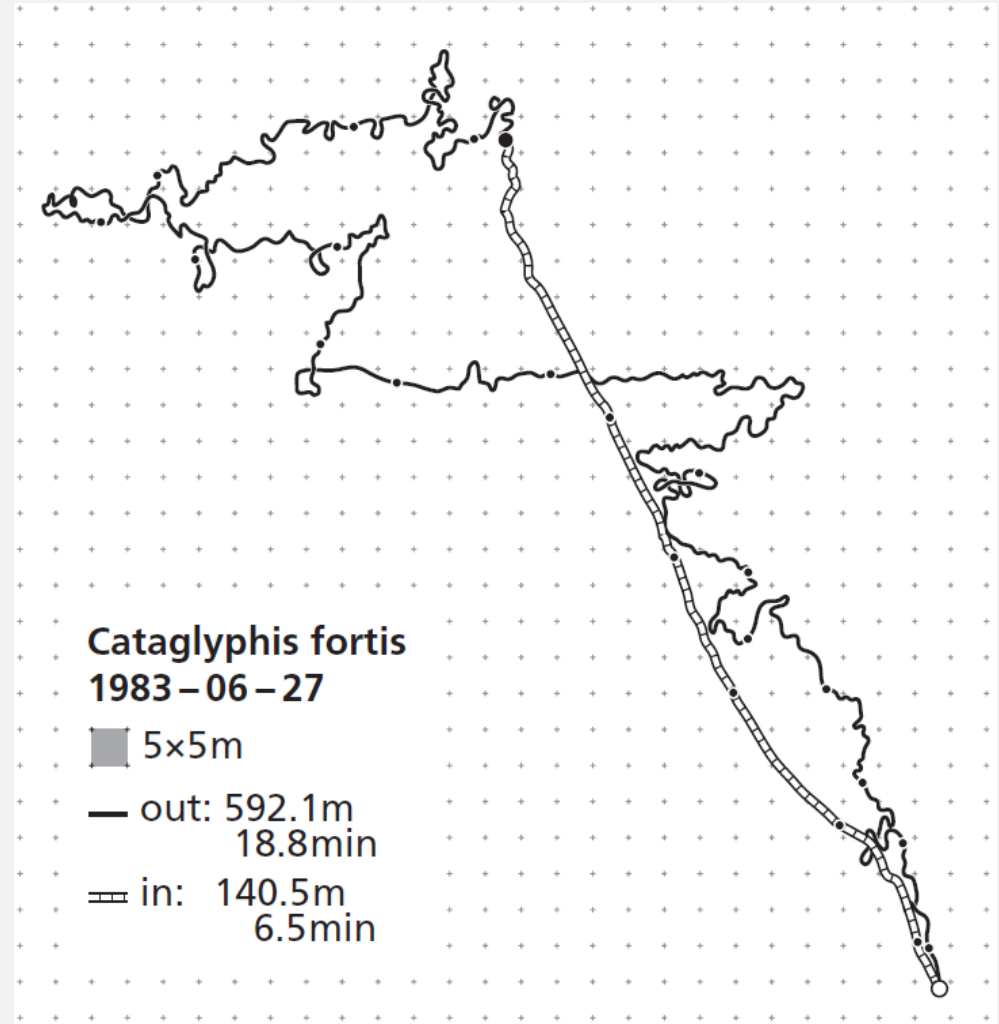
**Egocentrická navigace**

# 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



# KOGNITIVNÍ MAPA

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

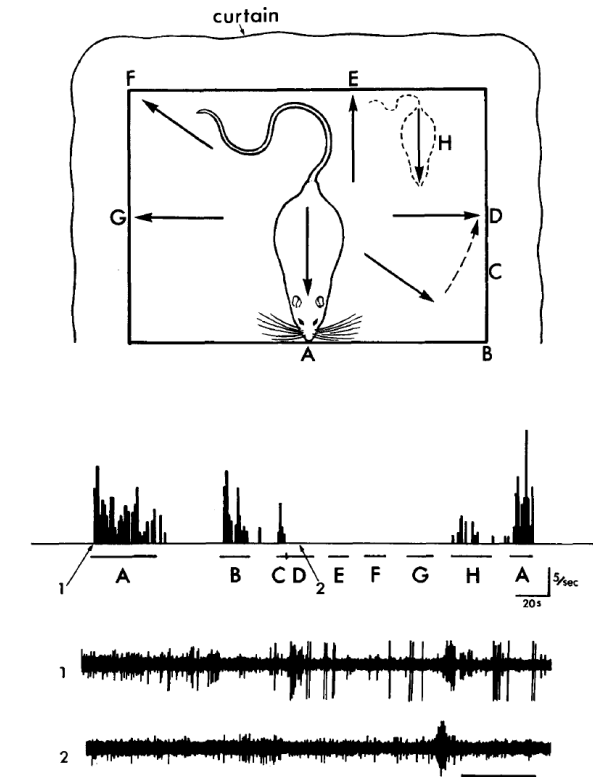
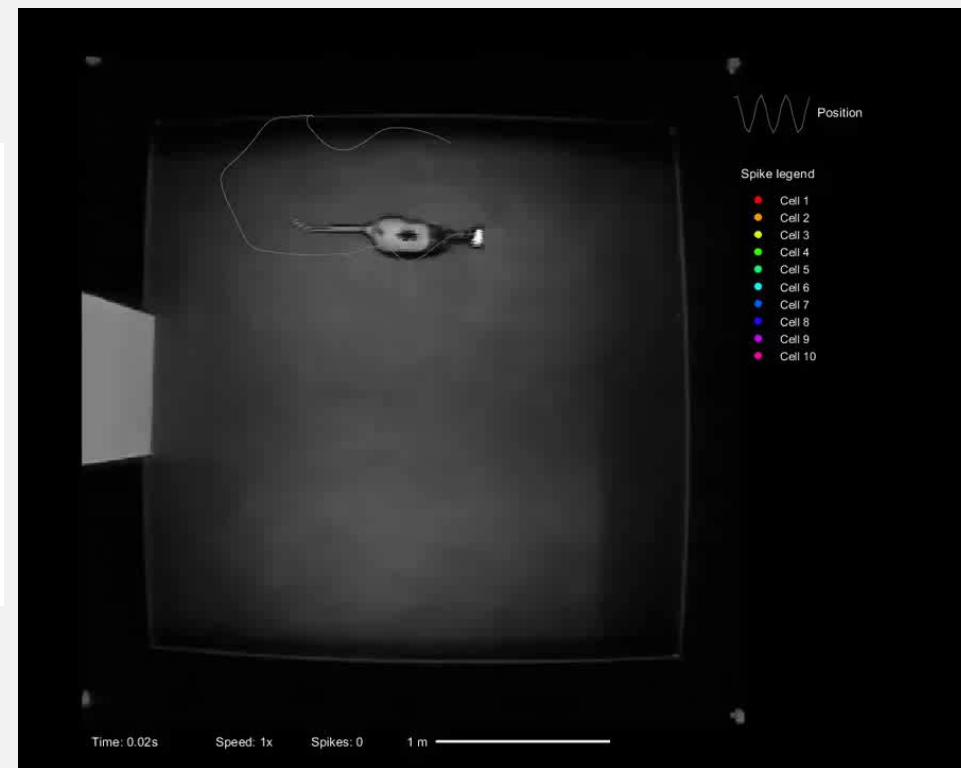
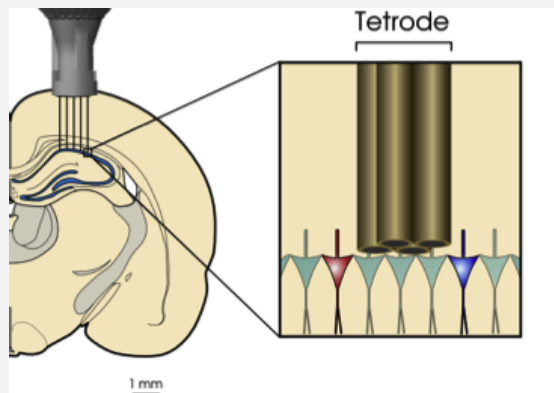


Fig. 1. Responses of a hippocampal (CA1) unit to a restraining tactile stimulus as a function of the rat's spatial orientation. The arrows and associated letters mark the positions at which the animal was restrained as it was pushed or coaxed in a counter-clockwise direction around the test platform. 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](http://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.

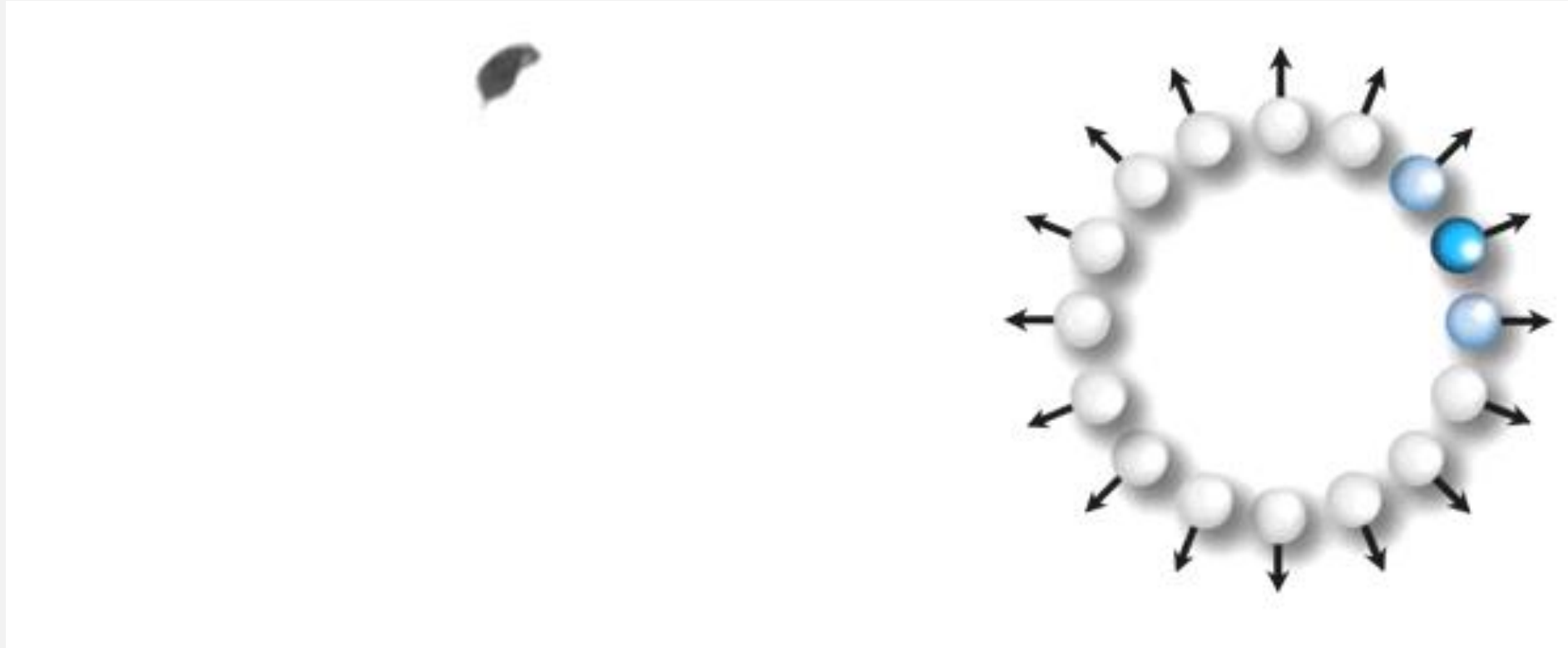
Download:

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

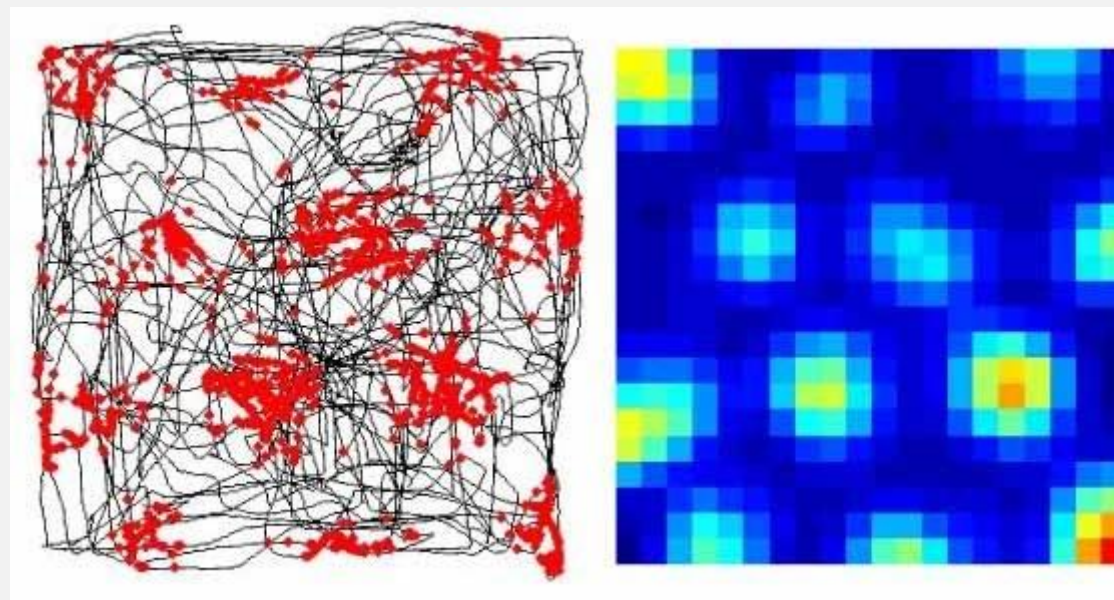
# The Hippocampus as a Cognitive Map

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

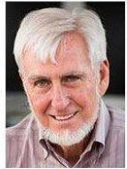


Photo: David Bishop,  
UCL



Photo: Wikimedia  
Commons CC



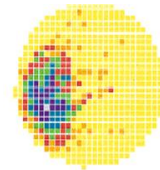
Photo: Wikimedia  
Commons CC

prof. John O'Keefe

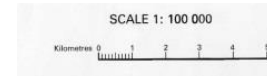
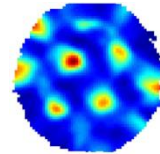
May-Britt Moser  
&  
Edvard Moser

## neuronální koreláty:

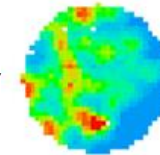
- poziční neurony



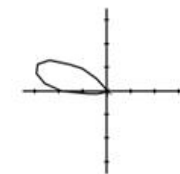
- mřížkové buňky



- neurony směru hlavy



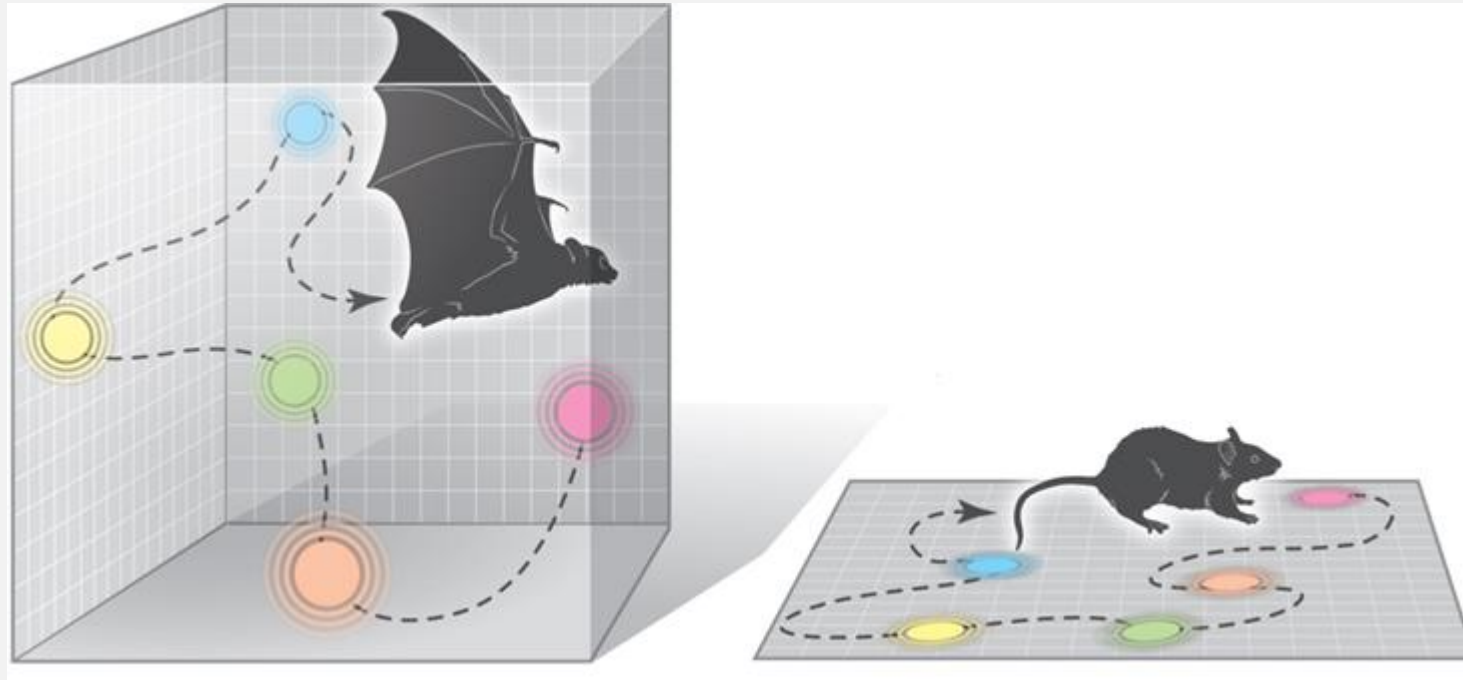
Spatial Firing Map



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?

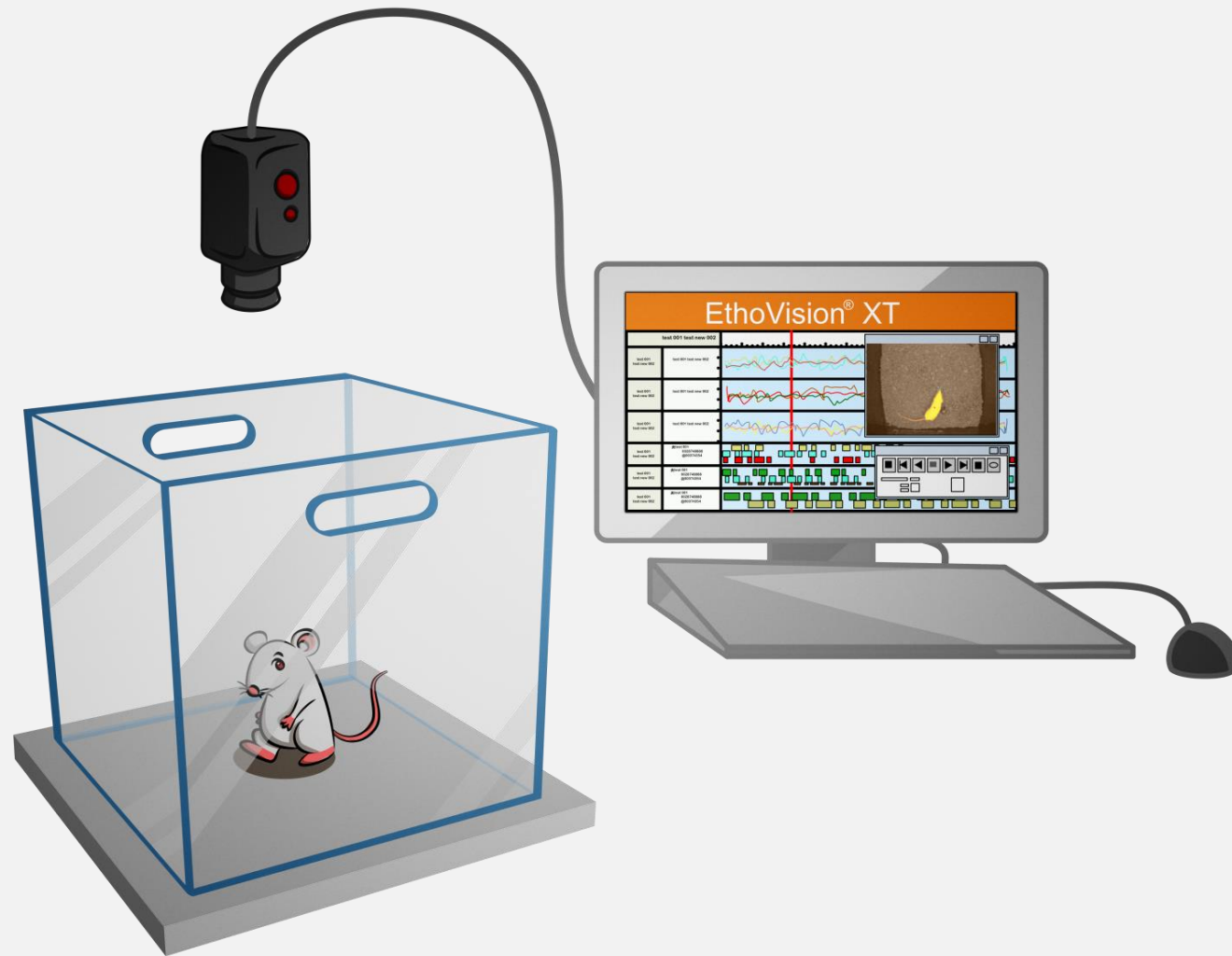
Ptáci nemají place cells, ale je možné, že 260 mil let evoluce, kdy se odštěpili od savců podnítilo rozvoj jiných procesů.



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 rectangular with rounded corners. 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**

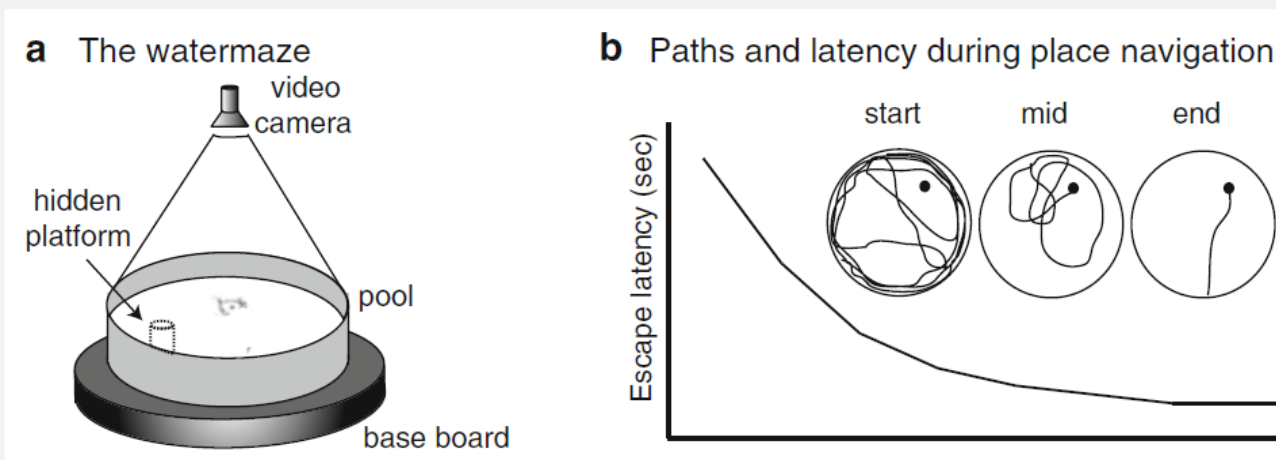
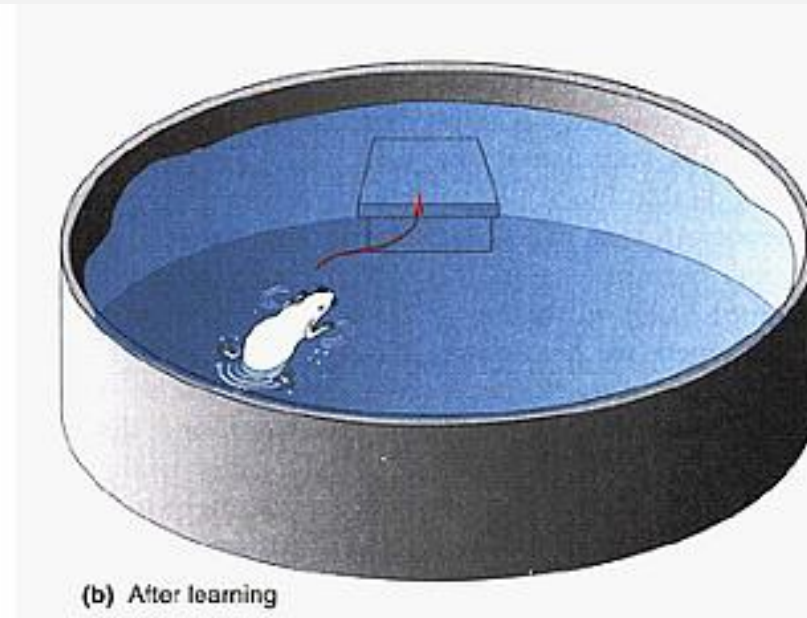
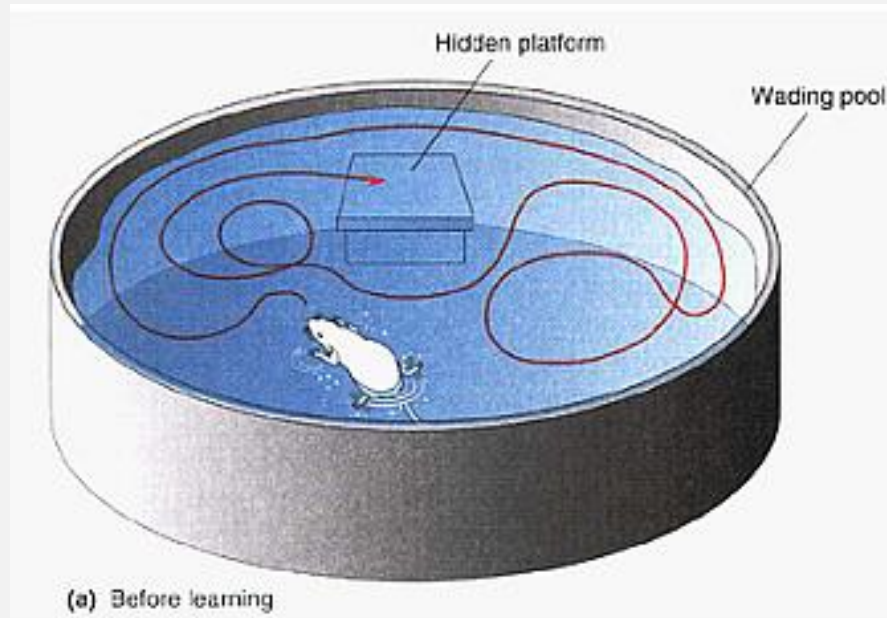
# TEST OTEVŘENÉHO POLE



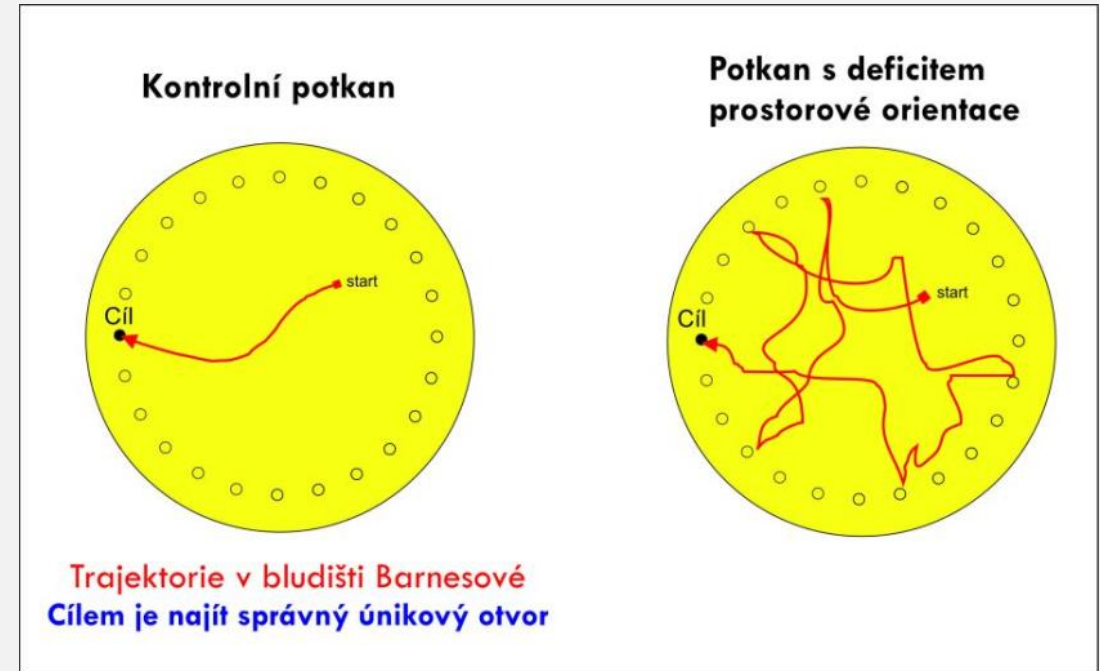
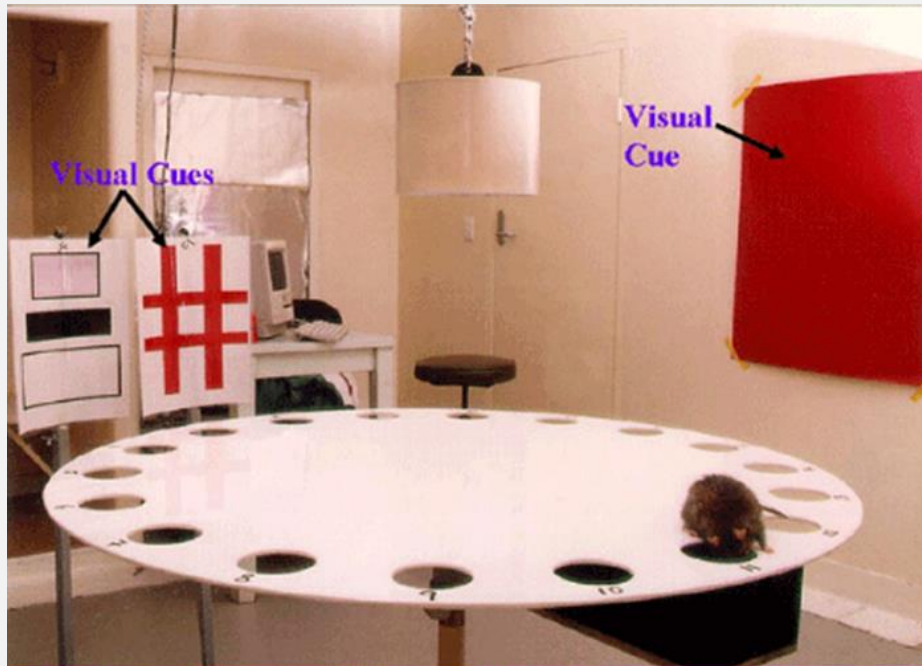
Spontánní chování, lokomoce – horizontální pohyb, vertikální pohyby (panáčkování) -  
Úzkostnost – měřena procentem času stráveného v centru arény, kde se potkani spíše bojí



# MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ

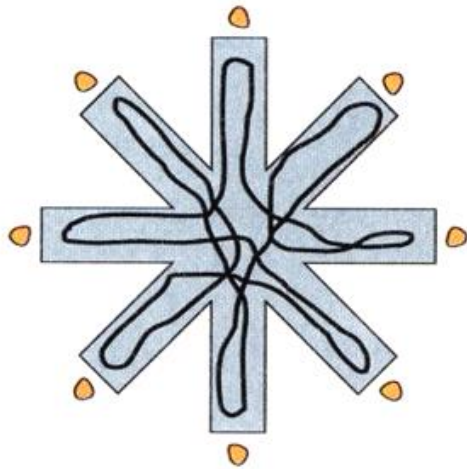
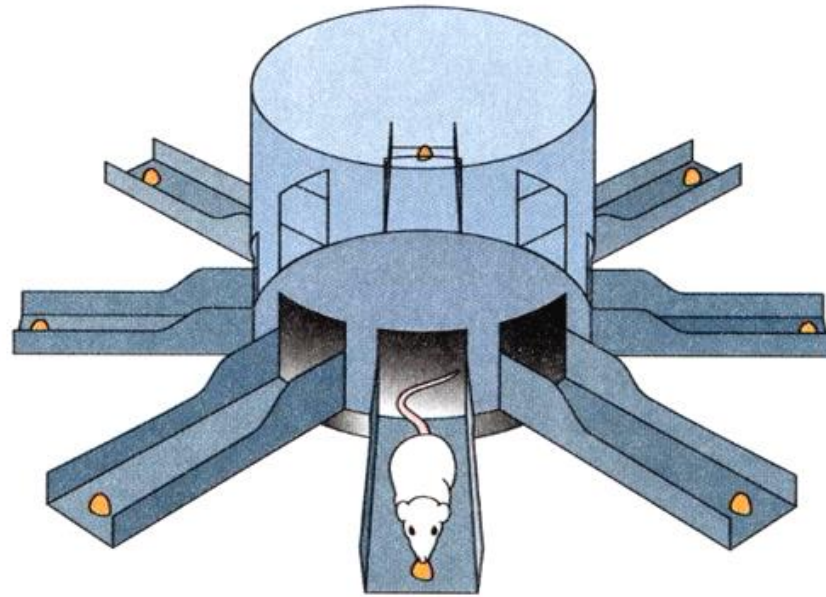


# BLUDIŠTĚ BARNESOVÉ

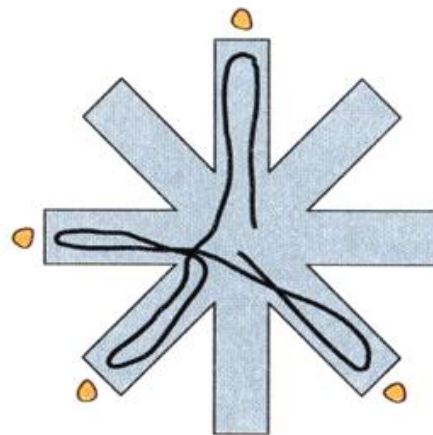


- Suchá varianta hledání skrytého cíle
- Menší stres
- Poprvé využito ve studiu stárnutí

# RADIÁLNÍ BLUDIŠTĚ

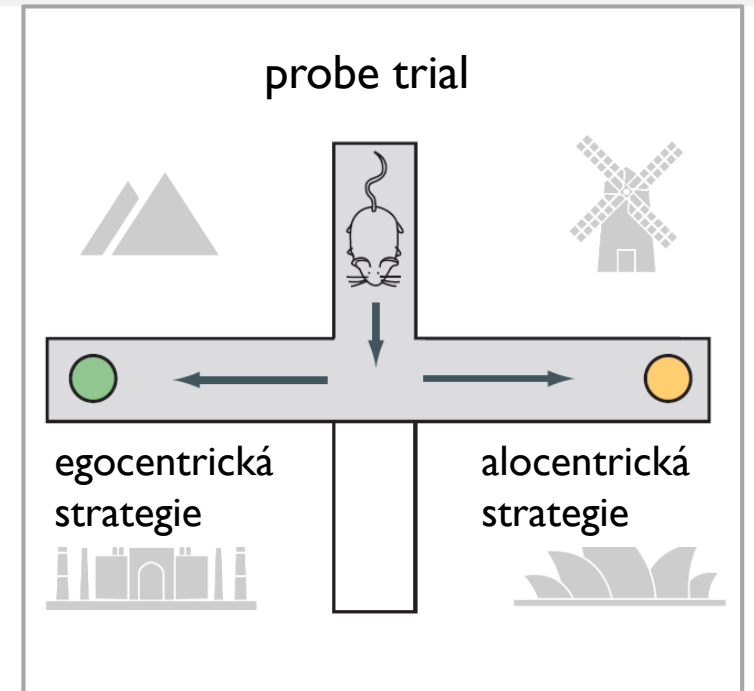
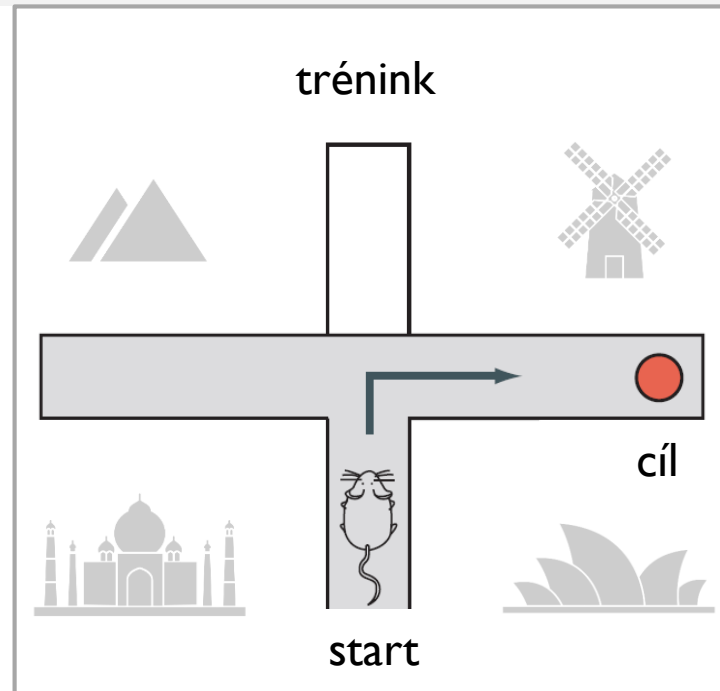


Pracovní paměť



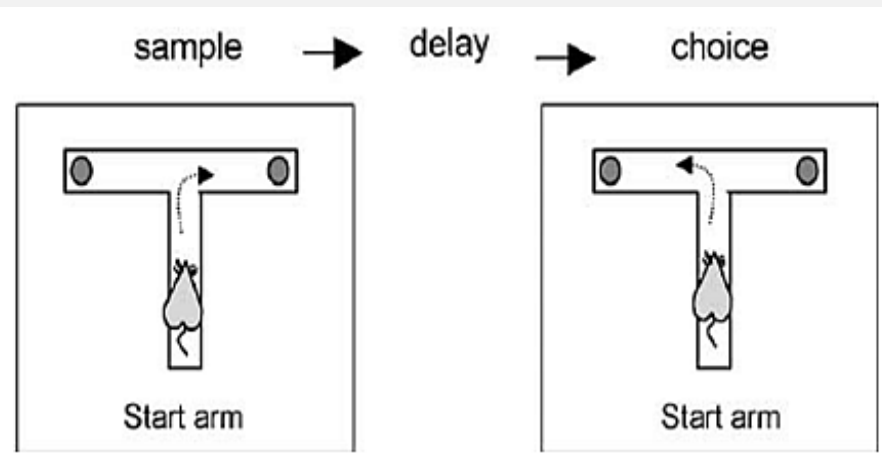
Dlouhodobá (či referenční) paměť

# T-BLUDIŠTĚ



# Y- A T-BLUDIŠTĚ

Spontánní alternace



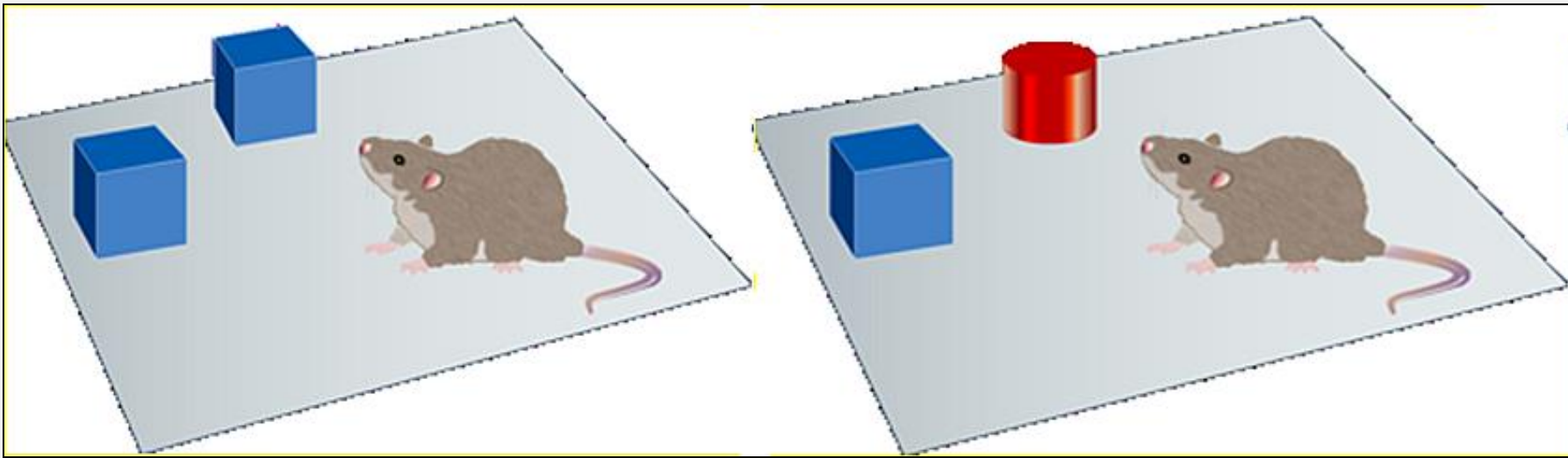
Zvláštní forma exploračního chování, v přírodě zřejmě velmi univerzální

Test pracovní krátkodobé paměti

Byla popsána i u dětí - metodicky prováděna výběrem ze dvou hraček na dvou místech po stranách

Vyvíjí se kolem 1. roku věku

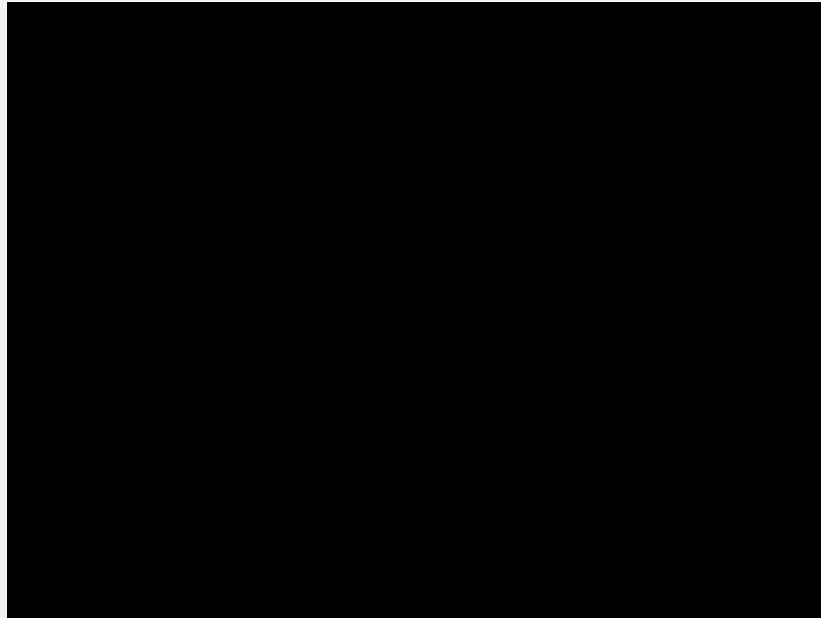
# PAMĚŤ PRO OBJEKTY V PROSTŘEDÍ



- Zvíře s neporušenou objektovou pamětí se věnuje více novému objektu
- Měřenou veličinou je doba prozkoumávání objektu, doba, kdy je zvíře v kontaktu s tímto objektem. Zvíře objekt očichává, kontaktuje, prozkoumává

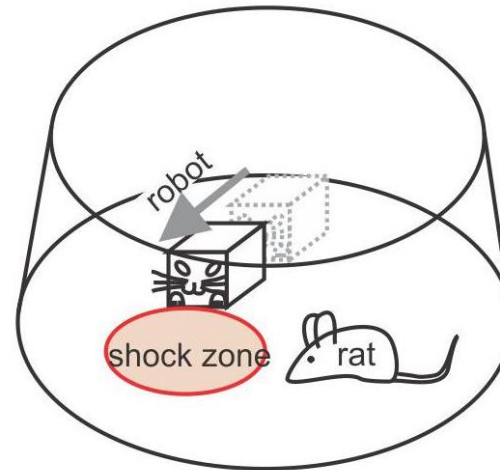


# AKTIVNÍ VYHÝBÁNÍ SE MÍSTU



- Potkan má za úkol se vyhýbat na rotující aréně stabilnímu sektoru definovanému v souřadnicích místnosti
- Zvířata musejí rozlišit mezi orientačními body na aréně a v místnosti a vybrat souřadnicový rámec místnosti jako relevantní pro navigaci
- Kromě alocentrické navigace vyžaduje tzv. „kognitivní koordinaci“
- Úloha je citlivá i k jednostranné inaktivaci hipokampu (větší nárok na integritu hipokampu)

# VYHÝBÁNÍ SE ROBOTOVÍ



- úkol – nedostat se robotu blíže než na 25cm
- úloha závislá na hipokampu a předním cingulu
- existují neurony kódující pozici robota?