

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Fyziologie živočichů



MUDr. Jana Kalinová

**EEG koreláty egocentrických a allocentrických odhadů vzdáleností ve
virtuálním prostředí u lidí**

**EEG correlates of egocentric and allocentric distance estimates in virtual
environment in humans**

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Kamil Vlček, Ph.D.

Praha 2019

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12. 8. 2019

.....

MUDr. Jana Kalinová

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji svému školiteli Mgr. Kamilu Vlčkovi, Ph.D. za vedení mé diplomové práce, mnoho nových zkušeností, a především pak za velkou trpělivost, ochotu a pomoc při vyhodnocování výsledků.

Dále patří můj velký dík Mgr. Michalu Vavrečkovi, Ph.D. za možnost využít jeho EEG laboratoř v prostorách Českého institutu informatiky, robotiky a kybernetiky, ČVUT a notnou dávku pomoci v začátcích práce s EEGLABem.

Ráda bych vyjádřila své díky i Mgr. Michaelu Tesařovi, který se významně zasloužil o naprogramování experimentu a díky němuž probíhala experimentální sezení zcela hladce.

Také bych zde chtěla velmi poděkovat všem dobrovolníkům, kteří se projektu ochotně zúčastnili.

V neposlední řadě si velké poděkování zaslouží moje rodina a přítel Chris za svou podporu během všech mých studií.

Tato práce byla realizována za finanční podpory grantu GA16-07690S poskytnutého GAČR.

ABSTRAKT

Kognitivní procesy spojené s prostorovou orientací mohou využívat odlišných referenčních rámců: egocentrického, soustředěného na pozorovatele a allocentrického, soustředěného na objekty v prostředí. V této práci jsme pomocí EEG studovali dynamiku mozkových procesů doprovázejících prostorovou orientaci založenou na použití těchto referenčních rámců. Účastníci byli instruováni, aby odhadli vzdálenosti mezi objekty nebo objekty a sami sebou v prostředí virtuální kruhové arény; tato úloha byla prezentována ve 2D i 3D zobrazení. Změny EEG vázané na danou úlohu byly analyzovány pomocí časově-frekvenční analýzy a analýzy event-related potenciálů z EEG záznamů čítajících 128 kanálů. Časově-frekvenční analýzou jsme zjistili významné rozdíly výkonu v pásmech delta, theta, alfa, beta i gama mezi kontrolní, egocentrickou a allocentrickou testovací podmínkou. Zaznamenali jsme pokles výkonu v pásmu alfa v okcipitálních a parietálních oblastech, signifikantně silnější pokles byl pozorován pro allocentrickou podmínku ve srovnání s egocentrickou i kontrolní podmínkou. Podobný vzorec byl viditelný i pro pásmo beta. Dále jsme zaznamenali také nárůst výkonu theta a delta v temporálních, fronto-temporálních a laterálních frontálních oblastech, který byl výrazně silnější pro egocentrickou podmínku ve srovnání s kontrolní a na části elektrod i s allocentrickou podmínkou. Pozorovali jsme i zvýšení výkonu v pásmu gama, nejvýrazněji v prefrontálních, centrálních, fronto-temporálních a laterálních frontálních oblastech. V komponentách ERP jsme našli signifikantní rozdíly v amplitudě mezi egocentrickou a allocentrickou podmínkou v okcipitálních, parietálních a frontálních oblastech. Co se týče rozdílů mezi 2D a 3D zobrazením, signifikantní rozdíly byly zaznamenány ve výkonu pásma beta v okcipito-parietální oblasti; v okcipitálních, parietálních a frontálních oblastech jsme našli i signifikantní rozdíly v amplitudě některých komponent ERP.

Klíčová slova: EEG, elektroencefalografie, prostorová kognice, egocentrický, allocentrický, virtuální prostředí

ABSTRACT

Cognitive processes associated with spatial orientation can use different reference frames: egocentric, centered on observer and allocentric, centered on objects in the environment. In this thesis, we use EEG to investigate the dynamics of brain processes accompanying spatial orientation based on these reference frames. Participants were instructed to estimate distances between objects or themselves and objects located in a virtual circular arena; this task was presented in both 2D and 3D displays. Task-related EEG changes were analyzed using a time-frequency analysis and event-related potential analysis of 128-channel EEG recordings. Through time-frequency analysis we found significant power differences in delta, theta, alpha, beta and gamma bands amongst the control, egocentric and allocentric testing conditions. We noted a decrease in alpha power in occipital and parietal regions, while a significantly stronger decrease was observed for the allocentric condition compared to both egocentric and control conditions. A similar pattern was also detectable for the beta band. We also report an increase in theta and delta power in temporal, fronto-temporal and lateral frontal regions that was significantly stronger for the egocentric condition compared to control and, in some electrodes, even allocentric conditions. We also observed an increase in gamma power, most notably in prefrontal, central, fronto-temporal and lateral frontal regions. As for the ERP components, we found significant differences in amplitude between egocentric and allocentric conditions in occipital, parietal and frontal regions. Regarding the differences between 2D and 3D displays, significant power differences were observed in the beta band in occipito-parietal regions; in occipital, parietal and frontal regions we also found significant differences in amplitude of some ERP components.

Key words: EEG, electroencephalography, spatial cognition, egocentric, allocentric, virtual environment

OBSAH

1	ÚVOD	1
2	LITERÁRNÍ PŘEHLED	2
2.1	PROSTOROVÁ ORIENTACE	2
2.1.1	PROSTOROVÉ REFERENČNÍ RÁMCE	2
2.1.2	MODELÝ PROPOJENÍ PROSTOROVÝCH REFERENČNÍCH RÁMCŮ	7
2.1.3	TYPY PROSTOROVÉ PAMĚTI A JEJICH FUNKČNÍ ROZLIŠENÍ	11
2.2	ELEKTROENCEFALOGRAFIE	13
2.2.1	ELEKTRICKÉ VLASTNOSTI NEURONŮ A MECHANISMUS VZNIKU EEG SIGNÁLU	14
2.2.2	EEG RYTMY	15
2.2.3	EVOKOVANÉ POTENCIÁLY A EVENT-RELATED POTENCIÁLY	18
2.2.4	ROZMÍSTĚNÍ ELEKTROD	20
2.3	EEG A PROSTOROVÁ KOGNICE	22
2.4	PROSTOROVÉ VNÍMÁNÍ VE VIRTUÁLNÍM 2D A 3D PROSTŘEDÍ	26
2.4.1	TROJROZMĚRNÉ VNÍMÁNÍ PROSTORU	26
2.4.2	3D ZOBRAZOVACÍ SYSTÉMY	27
2.4.3	PROSTOROVÁ ORIENTACE A PAMĚŤ VE 2D A 3D PROSTŘEDÍ	30
3	EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST	32
3.1	CÍLE	32
3.2	MATERIÁL A METODY	33
3.2.1	TESTOVÁ ÚLOHA	33
3.2.2	TESTOVANÉ OSOBY	35
3.2.3	NAHRÁVÁNÍ EEG SIGNÁLU	35
3.2.4	PRE-PROCESSING EEG SIGNÁLU	37
3.3	VÝSLEDKY	39
3.3.1	BEHAVIORÁLNÍ DATA	39
3.3.2	ČASOVĚ-FREKVENČNÍ ANALÝZA	43
3.3.3	EVENT-RELATED POTENCIÁLY	62
3.4	DISKUSE	72
3.4.1	BEHAVIORÁLNÍ DATA	72
3.4.2	ČASOVĚ-FREKVENČNÍ ANALÝZA	73
3.4.3	EVENT-RELATED POTENCIÁLY	77
4	ZÁVĚR	79
5	LITERATURA	80

SEZNAM ZKRATEK

2D – dvojrozměrné zobrazení

3D – trojrozměrné zobrazení

ANOVA – analysis of variance

AP – akční potenciál (action potential)

ECoG – elektrokortikografie

EEG – elektroencefalografie

EOG – elektrookulografie

EP – evokované potenciály

EPSP – excitační postsynaptický potenciál (excitatory postsynaptic potential)

ERD – desynchronizace vázaná na událost (event-related desynchronization)

ERP – potenciály vázané na událost (event-related potentials)

ERS – synchronizace vázaná na událost (event-related synchronization)

FDR – false discovery rate

fMRI – funkční magnetická rezonance (functional magnetic resonance imaging)

ICA – analýza nezávislých komponent (independent component analysis)

iEEG – intrakraniální EEG

IPSP – inhibiční postsynaptický potenciál (inhibitory postsynaptic potential)

LED – elektroluminiscenční dioda (light-emitting diode)

MEG – magnetoencefalografie

MRI – magnetická rezonance (magnetic resonance imaging)

PET – pozitronová emisní tomografie (positron emission tomography)

1 ÚVOD

Prostorová orientace, jakožto jedna z fundamentálních kognitivních funkcí, je hojně studována u zvířat i lidí. Existuje nespočet studií zabývajících se studiem neurálních procesů tvořících podklad pro úspěšnou orientaci v prostoru a zapojení jednotlivých mozkových oblastí do mechanismů prostorové orientace, navigace a paměti. Neurobiologický podklad na celulární úrovni známe především z animálních modelů díky single-cell nahrávání mozkové elektrické aktivity, mnoho důkazů o preferenčním zapojení specifických mozkových oblastí do různých aspektů zpracování prostorových informací máme však i ze studií lidských; zde se jedná především o výsledky získané pomocí EEG, iEEG, MEG, fMRI a neuropsychologických metod.

Zpracování prostorových informací zahrnující prostorovou orientaci, navigaci a paměť tradičně využívá dvou odlišných prostorových referenčních rámců: egocentrického neboli soustředěného na pozorovatele a jeho aktuální pozici a allocentrického neboli soustředěného na objekty v prostředí a jejich vzájemné vztahy nezávisle na pozici a orientaci pozorovatele. V této práci jsme se věnovali studiu EEG korelátů zapojení jednotlivých mozkových oblastí do formování allocentrické a egocentrické reprezentace prostředí a jejich případné interakce. Jádrem experimentu bylo nahrávání povrchového EEG u zdravých subjektů při řešení úlohy testující prostorovou orientaci ve virtuálním prostředí skrze odhady vzdáleností. Pomocí časově-frekvenční analýzy a ERP analýzy EEG signálu jsme chtěli alespoň částečně objasnit dynamiku mozkových procesů při tvorbě prostorových reprezentací v jednotlivých referenčních rámcích. Dále jsme se věnovali rozdílu ve zpracování prostorových informací ve 2D a 3D variantě virtuálního prostředí. EEG jakožto hlavní metodu jsme si vybrali proto, že je zejména vhodnou metodou pro studium časového aspektu a dynamiky kognitivních procesů díky svému skvělému časovému rozlišení.

2 LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 PROSTOROVÁ ORIENTACE

Schopnost prostorové orientace je komplexní kognitivní funkce, která umožňuje široké spektrum interakcí s naším prostředím a hraje důležitou roli v každodenním životě. Umožňuje jednotlivcům navigovat ve známém i neznámém prostředí, lokalizovat objekty, interagovat s nimi a zapamatovat si jejich postavení. Během orientování se v prostoru používáme mnoho informací z několika smyslů, zejména pak zraku, sluchu a vestibulárního systému. Tyto informace jsou dále integrovány a koordinovány s chováním a plánováním. Prostor je tak jednou z fundamentálních dimenzí, kolem které organizujeme své vnímání (Colombo et al., 2017; Gramann, 2011; Herweg & Kahana, 2018).

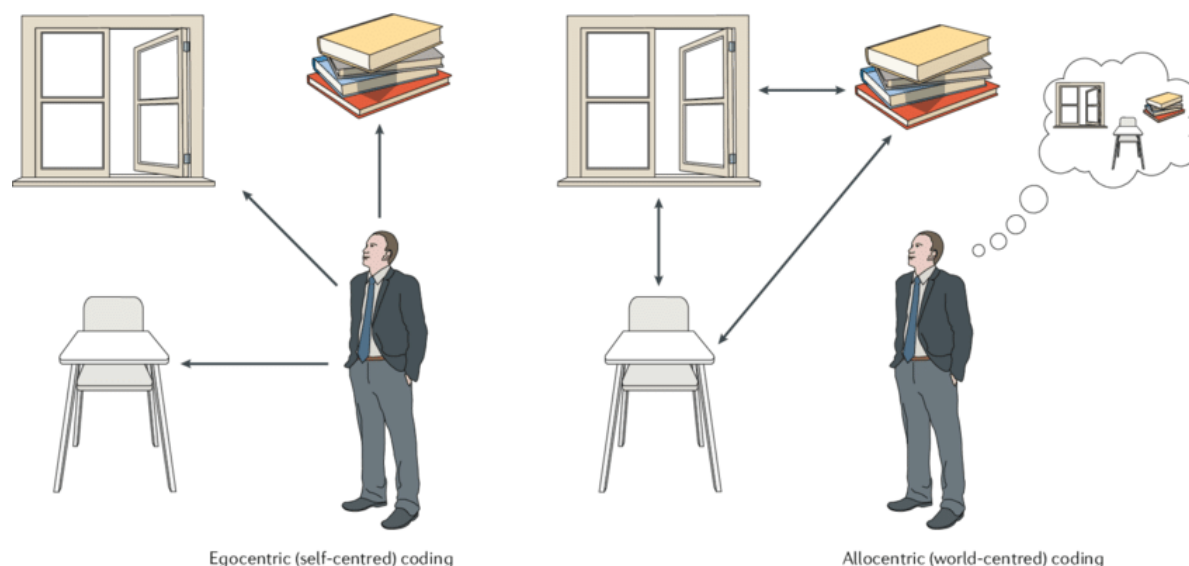
2.1.1 PROSTOROVÉ REFERENČNÍ RÁMCE

Obecně se rozlišuje mezi dvěma typy referenčních rámců používaných k reprezentaci prostorových informací: egocentrický rámec, který zahrnuje prostorové informace o umístění jednotlivce v prostředí a allocentrický rámec, který zahrnuje prostorové informace o poloze objektů vůči sobě (Colombo et al., 2017). Volba navigace subjektem buď v egocentrickém nebo v allocentrickém referenčním rámci částečně závisí na smyslové modalitě aktivované během navigace, jakož i na perspektivě, z níž se subjekt poprvé s prostředím seznámil a naučil se jej (Plank et al., 2010).

Různé zdroje důkazů, počínaje single-cell záznamy u zvířat, až po fMRI a neuropsychologická pozorování u lidí, naznačují, že tyto dva typy prostorové reprezentace závisí zejména na okcipito-temporo-parietálních oblastech mozku. Z těchto oblastí posteriorní parietální kortex tradičně zodpovídá za egocentrické zpracování, zatímco medio-temporální oblasti jsou potřebné pro allocentrické zpracování (Gomez et al., 2014). Mnoho studií přisoudilo primární roli v allocentrické reprezentaci hipokampu (Ekstrom et al., 2014).

Pokroky na poli prostorové orientace nicméně ukazují, že základem naší schopnosti navigovat a orientovat se je zřejmě velká síť mozkových oblastí, zahrnující oblasti mediálního temporálního laloku (hipokampus, entorhinální kortex, parahipokampální

oblast), oblasti parietálního laloku (posteriorní cingulární kortex, precuneus, retrosplenální kortex), oblasti frontálního laloku a další subkortikální struktury (nucleus caudatus, thalamus) (Coughlan et al., 2018).



Obr. 1 Egocentrický a allocentrický prostorový referenční rámec. Egocentrický rámec zahrnuje prostorové informace o umístění pozorovatele vůči ostatním objektům, allocentrický rámec zahrnuje prostorové informace o poloze objektů vůči sobě. Převzato z Coughlan et al. (2018) ©.

Rozdělení mezi egocentrickou a allocentrickou informací je spojeno s neuropsychologickým rozlišením mezi dorzální, respektive ventrální drahou vizuálního zpracování. Myšlenka rozdělení přenosu vizuální informace na dorsální a ventrální proud je jedním z nejzákladnějších principů vizuálního zpracování v mozku. Dorzální proud vzniká v primární vizuální kůře a pokračuje do parietálního kortexu; ventrální proud vzniká také v primárním vizuálním kortexu, ale prochází do temporálního kortexu. Předpokládá se, že ventrální proud hlavně podporuje rozpoznávání a rozlišování tvarů a objektů, zatímco dorsální proud je primárně spojován s analýzou prostorového umístění a orientace objektů. Prostorová informace je kódována v egocentrických souřadnicích v dorzální dráze, ventrální projekce do temporálního kortexu představují progresivně komplexnější informace o vlastnostech objektu. I současný výzkum naznačuje, že prostorové informace projikující ventrální drahou jsou reprezentovány z hlediska vztahů mezi objekty v prostředí (Aagten-Murphy & Bays, 2019; Goodale & Milner, 1992; Hebart & Hesselmann, 2012).

Není zcela jasné, zda kódování míst u zvířat (zejména hlodavců) má u člověka svůj korelát, nebo zda je lidská navigace poháněna jiným nervovým mechanismem (Ekstrom et al., 2003). Jednou hypotézou je, že vývoj mozkových kognitivních funkcí od zvířat po člověka by mohl vést k odlišné neurální specializaci v kódování prostorové paměti ve specifických oblastech, jako jsou hipokampální a retrosplenální kortex. Na druhou stranu, vzhledem k neuropsychologickým výsledkům lze očekávat, že prostorové kognitivní funkce sdílejí podobné struktury u zvířat i lidí (Gomez et al., 2014).

2.1.1.1 EGOCENTRICKÝ REFERENČNÍ RÁMEC

Egocentrický referenční rámec je založen na vztazích “subjekt k objektu” a vede k vytvoření reprezentace na základě umístění sebe sama (self-centered representations). Egocentrický rámec je zásadní ve visuo-motorické kontrole, protože plánování a realizace akce vyžaduje reprezentaci cílové lokalizace ve vztahu k tělu (Colombo et al., 2017).

Egocentrický rámec závisí obecně na mediálním parietálním laloku s hlavním zapojením posteriorní parietální oblasti A7 v integraci různých egocentrických reprezentací (Colombo et al., 2017). Posteriorní parietální oblasti získávají informace o pozici objektů v prostoru vůči subjektu na základě smyslové informace (Madl et al., 2015). Prostorové souřadnice mohou být extrahovány z různých sensorických vstupů včetně vizuálního, sluchového a somato-sensorického signálu. Na základě studií na lidech a primátech existuje silný konsenzus, že tyto signály jsou integrovány v posteriorním parietálním kortexu. Tyto informace se zde kombinují s proprioceptivními a jsou přeloženy mezi jednotlivými egocentrickými referenčními rámci soustředěnými na různé části těla, např. oko, hlava nebo ruka (Herweg & Kahana, 2018). Zda mozek také reprezentuje prostorová umístění externích objektů vzhledem k jiným objektům nezávisle na egocentrickém pohledu je diskutováno (Filimon, 2015).

V lidském mozku pak pravděpodobně existuje více drah, z nichž každá spojuje oblasti posteriorního parietálního kortexu s motorickými, premotorickými a suplementárními motorickými oblastmi ve frontálním laloku, za účelem usnadnění smyslově řízeného jednání, nebo se strukturami mediálního temporálního laloku pro usnadnění prostorové navigace (Szczepanski & Saalman, 2013).

Léze lidského parietálního kortexu narušují schopnost pacientů představit si objekty na jedné straně vůči druhé a navigaci zahrnující sekvenci zataček; tyto léze mají tendenci zanechat allocentrické formy navigace intaktní (Ekstrom et al., 2017). Léze posteriorního parietálního kortexu a premotorických oblastí frontálního laloku, mnohem častěji v pravé než levé hemisféře, způsobují unilaterální prostorový neglect syndrom, který ve většině případů zahrnuje i narušení egocentrických reprezentací (Galati et al., 2000).

2.1.1.2 ALLOCENTRICKÝ REFERENČNÍ RÁMEC

Allocentrický referenční rámec je založen na vztahu „objekt k objektu“ a vede k vytvoření reprezentace na základě umístění těchto objektů v prostoru bez ohledu na pozici pozorovatele (world-centered representations) (Colombo et al., 2017). Allocentrická reprezentace nám dovoluje nejen uchovávat a vybavovat zapamatované trasy, ale také vypočítat nové trasy, zkratky či okliky, což je důležité zejména při změně prostředí, kdy jsou známé trasy blokovány (Madl et al., 2015).

V behaviorálních studiích na hlodavcích byly identifikovány základní složky allocentrické prostorové mapy, jako pálení individuálních neuronů a neuronální oscilace v medio-temporálním laloku (Herweg & Kahana, 2018). Při zpracování allocentrických prostorových reprezentací v savčím mozku tak pravděpodobně hraje důležitou roli několik typů buněk, objevených většinou prostřednictvím elektrofyziologických single-cell záznamů (Madl et al., 2014; 2015).

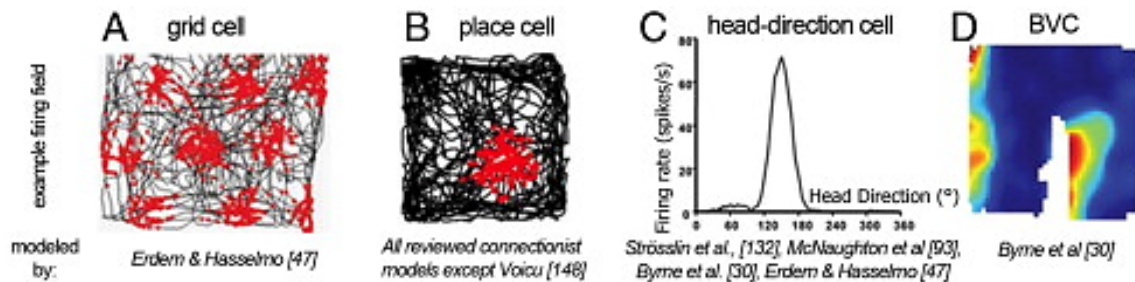
Jedněmi z těchto buněk jsou **place cells** (místové buňky), pyramidální neurony v hipokampu, které zvyšují množství výbojů v závislosti na specifické lokalizaci (Madl et al., 2015; O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Single-cell záznamy už prokázaly přítomnost hipokampálních buněk s podobnými vlastnostmi i u primátů a lidí (White et al., 2012). Place cells byly nedávno nalezeny v retrosplenálním kortexu u hlodavců a bylo navrženo, že hrají roli v epizodické paměti a navigaci (Ekstrom et al., 2017; Mao et al., 2017).

Dalším typem jsou **grid cells** (mřížkové buňky) v mediální entorhinální kůře, které vykazují vyšší frekvenci výbojů ve více lokalizacích, které jsou rozmístěny v pravidelné mřížce napříč prostředím sestavené z rovnostranných trojúhelníků (Hafting et al., 2005;

Madl et al., 2015). Existují důkazy naznačující, že mřížkové buňky existují nejen u zvířat, ale také v lidské entorhinální kůře (Doeller et al., 2012).

Dále existují **head direction cells** (buňky směru hlavy), které se vyskytují v několika kortikálních a subkortikálních strukturách a spouští výboje na základě orientace hlavy v navigační rovině (Epstein et al., 2017; Taube, 2007). Existují důkazy, že tyto buňky existují v lidském mozku v mediální parietální kůře (Baumann & Mattingley, 2010).

Border cells (hraniční buňky) jsou buňky v entorhinálním kortexu, které spouští výboje v blízkosti k hraničním prostředí. Výboje **boundary vector cells** (okrajové vektorové buňky) nalezených v subikulu závisí jednak na blízkosti hranice, ale také na jejím směru vzhledem k hlavě zvířete. Také existují určité behaviorální důkazy, které dokládají jejich existenci u lidí (Epstein et al., 2017; Madl et al., 2015).



Obr. 2 Aktivita grid cells, place cells, head direction cells a boundary vector cells. (A) Grid cells spouští výboje ve více lokalizacích rozmístěných v pravidelné mřížce napříč prostředím, (B) place cells spouští výboje v závislosti na specifické lokalizaci v prostoru, (C) head direction cells spouští výboje na základě orientace hlavy v navigační rovině, (D) boundary vector cells spouští výboje v závislosti na hraničním prostředí. Převzato z Madl et al. (2015) ©.

Allocentrický rámec je tedy závislý hlavně na hipokampálních place cells a zároveň dalších oblastech mozku podporujících allocentrické zpracování, zejména pak parahipokampálním a retrosplenálním kortexu (Colombo et al., 2017).

Léze hipokampu u potkanů vyvolávají hluboké deficity v učení v Morrisově vodním bludišti, což zahrnuje zapamatování si pozice skrytého místa vzhledem k poloze orientačních bodů mimo bludiště; stejné léze obecně ponechávají schopnost navigovat pomocí egocentrické strategie intaktní. Léze lidského hipokampu mají také tendenci narušovat schopnost používat orientační značky k navigaci, ačkoli tento efekt je napříč studiemi více variabilní (Ekstrom et al., 2017).

fMRI studie u lidí během navigace shodně ukázaly, že aktivace hipokampálních a parahipokampálních oblastí korelovala s užitím relevantních informací o významných orientačních bodech. Nicméně, několik zdrojů dat naznačuje, že hipokampus není vždy zapojen nebo nutný pro allocentrické zpracování. Jak bylo zjištěno pomocí fMRI, některé varianty allocentrického zpracování se zdají být zajištěny velkou sítí oblastí, včetně parietálních, retrosplenálních a parahipokampálních (Gomez et al., 2014).

2.1.2 MODEL PROPOJENÍ PROSTOROVÝCH REFERENČNÍCH RÁMCŮ

Většina situací ve skutečnosti zahrnuje kombinaci obou typů reprezentací. V současné době neexistuje žádná jasná situace, ve které lze použít allocentrickou reprezentaci v úplné nepřítomnosti egocentrické. Navigace, zejména v reálném světě, je ze své podstaty multimodální proces zahrnující dynamickou souhru vnímání, paměti, rozhodování, pozornosti k orientačním bodům a krátkodobé paměti pro aktuální cíl. Navíc, léze většiny oblastí mozku, včetně hipokampu, zřídka poškozují pouze jeden aspekt behaviorálního fungování. Podobně se ve funkčních neuro-zobrazovacích studiích často stejné oblasti mozku aktivují přes paletu různých behaviorálních úkolů (Ekstrom et al., 2014, 2017).

Stále větší počet kognitivních modelů se zaměřuje na vztah mezi egocentrickým a allocentrickým rámcem a snaží se vysvětlit, jak se tyto procesy kombinují. Prostorové informace jsou získávány egocentricky skrze smysly, proto tvorba allocentrických reprezentací musí záviset na dalším systému, který převádí informace z egocentrických na allocentrické (Avraamides & Kelly, 2010; Colombo et al., 2017).

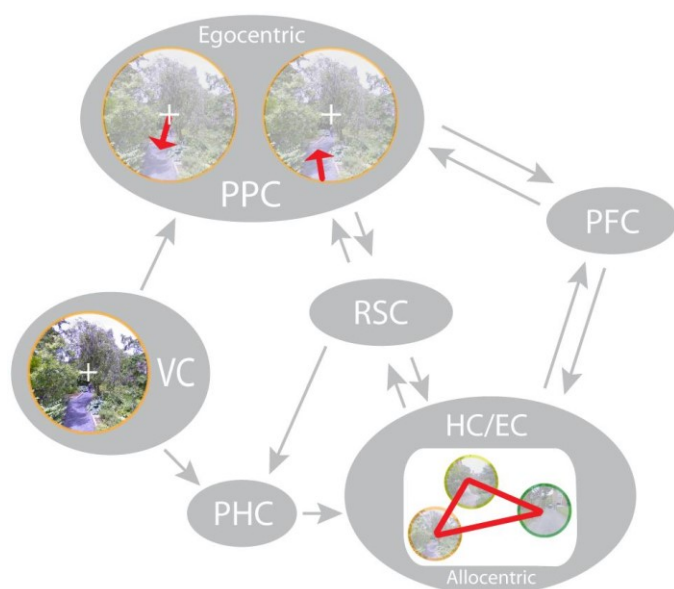
Ekstrom et al. (2014) navrhuje několik perspektiv, pomocí kterých lze uchopit zapojení jednotlivých mozkových oblastí do formování egocentrických a allocentrických reprezentací.

První perspektiva je taková, že allocentrická reprezentace závisí primárně na jediné oblasti mozku, přičemž většina studií se zaměřuje na hipokampus. Tato perspektiva tvrdí, že hipokampus hraje primární roli v allocentrické reprezentaci a primární predikcí tohoto modelu je, že hipokampus je nezbytný pro všechny formy allocentrické reprezentace (Ekstrom et al., 2014). Pokud by tomu tak bylo, i malé poškození by mělo vážně narušit schopnost použít allocentrickou strategii. Nicméně v mnoha případech pacienti s poškozením hipokampu vykazují určitou zachovanou schopnost orientovat se v situacích,

které by vyžadovaly allocentrickou navigaci a v jiných případech není tato schopnost poškozena téměř vůbec. Navíc poškození posteriorního parietálního kortexu, často považovaného za centrum egocentrické reprezentace, má za následek určité zhoršení úkolů, které vyžadují allocentrickou navigaci. Dalším problémem je fakt, že hipokampus je důležitý pro mnohem širší rozsah úkolů než pouze allocentrickou navigaci. Léze hipokampu u lidí způsobují hlubokou amnézii s neschopností uložit a znovu vyvolat nové zkušenosti a události a lidský hipokampus tak pravděpodobně hraje i obecnější roli v procesech epizodické paměti, které přesahují rámec navigace (Ekstrom et al., 2017).

Druhým pohledem, který je v literatuře formulován v různých formách, je ten, že hipokampus je jednou z několika struktur účastnících se prostorového zpracování, ale aktivně interaguje s jinými strukturami za účelem konstrukce allocentrické reprezentace. Tento pohled naznačuje, že hipokampus je součástí komplexní sítě společně s dalšími oblastmi mozku, přičemž každá oblast přidává do procesu formování allocentrické reprezentace specifickou složku (Ekstrom et al., 2014). Model Byrne et al. (2007), také „BBB model“ (podle jmen autorů Byrne, Becker, Burgess) tvrdí, že téměř všechny situace vyžadují translaci mezi egocentrickou a allocentrickou reprezentací, což naznačuje, že většina situací pravděpodobně zahrnuje směs obou forem reprezentace. Podstatou modelu je myšlenka, že egocentrické reprezentace jsou primárně umístěny v parietálním kortexu a představují informace o aktuálním pohledu založeném na vlastní aktuální pozici. Allocentrické reprezentace se nacházejí v mediálním temporálním laloku a zahrnují účast place cells. Retrosplenální kortex, mozková oblast, která dostává přímé signály ze zrakových oblastí, egocentrickou smyslovou informaci z parietálních oblastí a zároveň získává vstupy z hipokampální formace a anteriorního thalamu, provádí translaci mezi egocentrickým a allocentrickým rámcem (Byrne et al., 2007; Ekstrom et al., 2014; Madl et al., 2015).

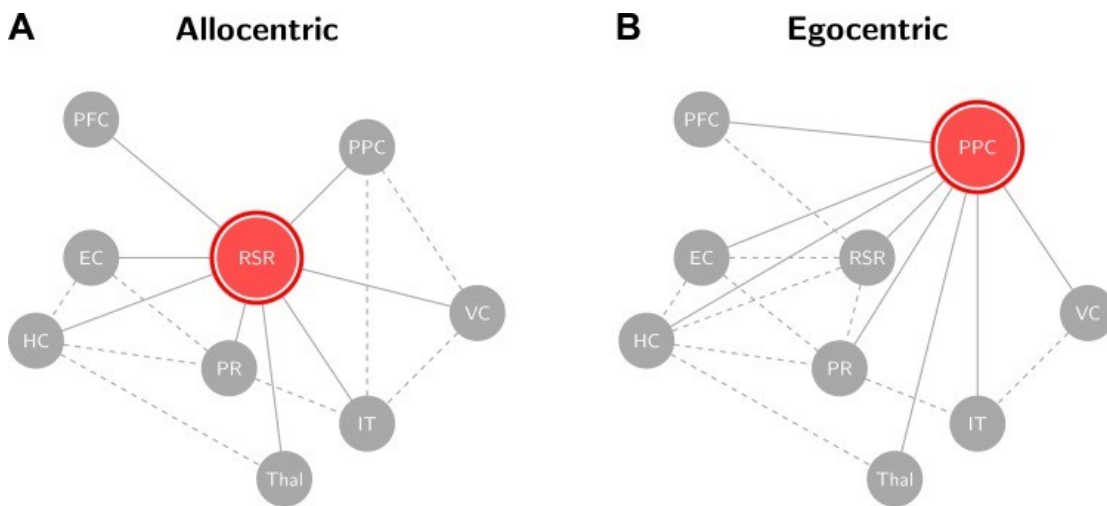
Jedná se tedy o spojení aktuální „mapy“ v mediálním temporálním laloku s vlastní aktuální pozicí; specifická mapa založená na aktuálním pohledu je vypočítána v retrosplenálním kortexu. Podobá se to situaci, kdy bychom si zorientovali mapu na základě naší aktuální polohy. Tento model tak vysvětluje, proč většina situací zabraňuje použití čistě allocentrických reprezentací; retrosplenální kortex sladí jakékoliv mapové znalosti, které máme, s naší současnou polohou (Ekstrom et al., 2014).



Obr. 3 Klíčové oblasti mozku zapojené do tvorby prostorových reprezentací. Posteriošní parietální kortex, umístěný podél dorsální vizuální dráhy, extrahuje prostorové informace z vizuálního vstupu a překládá mezi různými egocentrickými referenčními rámci. Tyto lze použít k plánování pohybu v koordinaci s prefrontálním kortexem. Parahipokampální kortex přijímá vstup nejen prostřednictvím ventrální vizuální dráhy, ale také z dorsální vizuální dráhy prostřednictvím retrosplenálního kortexu. Prostřednictvím entorhinálního kortexu projikuje do hipokampu, kde dominuje allocentrické kódování. Retrosplenální kortex tak může překládat mezi parietálními egocentrickými a medio-temporálními allocentrickými reprezentacemi. EC = entorhinální kortex; HC = hipokampus; MTL = mediální temporální lalok; PHC = parahipokampální kortex; PPC = posteriošní parietální kortex; RSC = retrosplenální kortex; VC = vizuální kortex. Převzato z Herweg & Kahana (2018) ©.

Důkazy z fMRI studií podporují některé z předpovědí BBB modelu. Když subjekty prováděly change detection task (úloha detekce změny), při které si prohlížely konfiguraci objektů, pokusy spojené se změnou pohledu byly spojeny s aktivací precuneu, parieto-okcipitálního sulku, retrosplenálního kortexu a hipokampu (Dhindsa et al., 2014). Neuropsychologické studie na lidech také poskytují důkaz pro roli retrosplenálního kortexu v navigaci a prostorové paměti. Poškození retrosplenálního kortexu může způsobit selektivní deficit v prostorové orientaci; ve většině těchto případů mohou pacienti rozpoznat sousedící orientační body, ale nedokážou efektivně navigovat ve známých prostředích, což naznačuje, že nejsou schopni odvodit směrové informace z orientačních bodů. Poškození retrosplenálního kortexu může také poškodit učení navigace v nových prostředích (Vann et al., 2009).

Třetí možností je myšlenka, že k allocentrické reprezentaci přispívá neaditivním způsobem více mozkových oblastí. Jádrem této myšlenky je, že žádná oblast mozku není specializovaná pouze na allocentrické reprezentace a žádná struktura mozku nepřispívá specifickou, oddělitelnou složkou k allocentrické reprezentaci. Allocentrické a egocentrické reprezentace by tak zřejmě mohly zahrnovat kontinuum zprostředkované dynamickými interakcemi mezi vícečetnými oblastmi mozku s centrem v retrosplenálním a posteriorním parietálním kortexu, viz obr. 4 (Ekstrom et al., 2014, 2017).



Obr. 4 Schéma síťového modelu pro allocentrické a egocentrické reprezentace. (A) Allocentrické reprezentace s centrem v retrosplenálním kortexu. (B) Egocentrické reprezentace v posteriorním parietálním kortexu. Allocentrické a egocentrické reprezentace zahrnují zpracování informací soustředěné v různých centrech, přesto stále zahrnují převážně se překrývající oblasti mozku. RSR = retrosplenální oblast, PPC = posteriorní parietální kortex, EC = entorhinální kortex, HC = hipokampus, IT = inferiorní temporální kortex, PFC = prefrontální kortex, PR = parahipokampální oblast, Thal = thalamus, VC = vizuální kortex. Převzato z Ekstrom et al. (2017) ©.

Tento model se však nesnaží tvrdit, že by jednotlivým oblastem mozku chyběla jakákoliv jedinečná funkční specializace; neuroanatomické a neurofyzilogické výsledky jasně argumentují pro existenci určité specializace mozkových oblastí. Spíše navrhuje, že mezi těmito oblastmi probíhá více interakcí, které jsou rozhodující pro vznik prostorových reprezentací. Síťová konceptualizace se zdá být přirozenější vzhledem k dynamické povaze prostorových reprezentací (Ekstrom et al., 2017). Tato perspektiva však vyžaduje další výzkum a testování.

2.1.3 TYPY PROSTOROVÉ PAMĚTI A JEJICH FUNKČNÍ ROZLIŠENÍ

Prostorová navigace je schopností najít a udržovat trasu z jednoho místa do druhého. Představuje komplexní kognitivní proces, protože zahrnuje zpracování různých typů informací. Prostorová paměť je na druhé straně schopnost kódovat, ukládat a získávat prostorové informace skrze konstrukci a ukládání prostorových reprezentací. Tyto dva procesy jsou úzce spojeny (Colombo et al., 2017).

Prostorová paměť se tedy týká části paměťového systému, který kóduje, ukládá, rozpoznává a vyvolává prostorové informace o prostředí a orientaci v něm (Madl et al., 2015). Procesy prostorové paměti lze rozdělit do tří hlavních typů, viz níže (Morris & Parslow, 2004).

2.1.3.1 *Cue guidance (navedení pomocí orientačních bodů)*

Prostorová orientace a navigace často závisí na použití orientačních bodů. Pokud je používán zrak, jsou výrazné body zapamatovány díky své dominantní podobě, zvláštnosti jejich struktury nebo jejich významu. Jednoduchá forma navigace je přiblížení se přímo k orientačnímu bodu. Tento typ zpracování závisí na schopnosti vizuálního znovurozpoznání (visual recognition memory) a není závislé na paměti pro umístění. Tudíž cue-based orientace typicky kombinuje vnímání vzoru nebo objektu s pamětí na předchozí setkání, která řídí odpověď (Morris & Parslow, 2004).

2.1.3.2 *Cognitive mapping (kognitivní mapování)*

Myšlenku kognitivní mapy původně navrhl Tolman (Tolman, 1948) ve snaze vysvětlit navigační chování u hlodavců, které nemohlo být logicky omezeno na pouhé sdružování mezi specifickými podněty a odměněnými reakcemi. Tolman například pozoroval, že potkani, kteří se naučili v bludišti cestu k cíli, rychle přepnuli na jinou přímou cestu, pokud jim známá trasa byla zablokována. Dospěl tedy k závěru, že zvířata musí mít přístup k prostorovým znalostem o svém prostředí podobným mapě, které mohou být použity pro flexibilní vedení chování. Tato myšlenka získala neurobiologickou podporu po tom, co O'Keefe a Dostrovsky objevili place cells v hipokampu hlodavců (O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Následné objevy rozvinuly hypotézu kognitivní mapy objevením dalších součástí předpokládaného prostorového navigačního systému: grid cells, head direction cells, border cells a boundary vector cells (Epstein et al., 2017).

Tyto reprezentace jsou podobné mapě v tom smyslu, že v nich není žádné privilegované místo, k němuž se všechny ostatní reprezentace vztahují. Namísto toho poskytují základ, z něhož lze vypočítat současnou polohu a orientaci v závislosti na smyslových podnětech z prostředí. Soubor umístění reprezentovaných v allocentrickém rámci může být považován za kognitivní mapu (Hartley & Burgess, 2002).

2.1.3.3 Path integration (integrace dráhy)

Jinou formou navigace, která je někdy brána za příklad allocentrické reprezentace, je integrace dráhy. Jedná se o situaci, ve které subjekt vytvoří novou cestu po dokončení dvou (nebo více) jiných částí cesty. I když se může zdát, že integrace dráhy vyžaduje znalosti o prostředí podobné mapě, není tomu vždy tak. Integrace dráhy může být uskutečněna pomocí egocentrické strategie, tedy sledování umístění sebe sama a vzdálenosti a porovnávání tohoto umístění se startovní pozicí. Toto může fungovat v zásadě bez vnějších orientačních bodů, a proto není potřeba allocentrické reprezentace. V praxi však, alespoň u člověka, integrace dráhy v prostředí bez orientačních bodů obsahuje podstatné chyby a případně úplnou dezorientaci na dlouhých vzdálenostech. I když je integrace dráhy u člověka přesnější, když jsou dostupné orientační body, zda probíhají další allocentrické výpočty založené na egocentrických pozicích vzhledem k orientačním bodům, zůstává nejasné (Ekstrom et al., 2014).

2.2 ELEKTROENCEFALOGRAFIE

Elektroencefalografie (EEG) je elektrofyziologická metoda pro zaznamenávání elektrické aktivity mozku. K dispozici je více typů nahrávání EEG. Povrchové (skalповé) EEG je neinvazivní technika schopná zaznamenávat mozkovou aktivitu pocházející z povrchového neokortexu pomocí elektrod umístěných na povrchu hlavy. Jelikož je povrchové EEG neinvazivní, je široce používáno ke studiu kognitivních procesů, jako jsou vnímání, paměť, pozornost, jazyk a emoce. Dále existuje elektrokortikografie (ECoG), kdy je signál nahráván přímo z povrchu mozkové kůry a intrakraniální EEG (iEEG), což je invazivní technika s vynikající citlivostí, nicméně vyžadující chirurgický zákrok k implantaci elektrod přímo do mozku. iEEG umí detekovat slabší mozkovou aktivitu, která někdy nemůže být identifikována na pokožce hlavy (Britton et al., 2016b; Hawsawi et al., 2017; Teplan, 2002).

Vzhledem k vynikajícímu časovému rozlišení je EEG zejména vhodné k hodnocení dynamického mozkového fungování (Britton et al., 2016b). Největší výhodou EEG je tedy rychlost; komplexní vzorce nervové aktivity mohou být zaznamenány během zlomků sekundy po prezentaci podnětu. EEG však poskytuje horší prostorové rozlišení ve srovnání s MRI či PET, proto je pro lepší lokalizaci zdroje v mozku EEG často kombinována s MRI (Teplan, 2002). High-density EEG (64–256 elektrod) nicméně dovoluje zobrazení s až sublobární přesností (Seeck et al., 2017).

Nevýhodou EEG je, že mozková aktivita může být zastíněna jinou elektrickou aktivitou, kterou vytváří tělo nebo prostředí. EEG signál musí nejprve projít více biologickými bariérami (mozek, mozkomíšní mok, meningy, lebka, kůže) než dorazí do místa, kde může být detekován. Tyto bariéry snižují amplitudu signálu a šíří aktivitu EEG mimo její původní zdroj. Navíc, další biologicky generovaná elektrická aktivita (svaly, oči, jazyk, a dokonce i srdce) může zastínit elektrickou aktivitu vycházející z mozku (Britton et al., 2016b).

Příbuzná technika k elektroencefalografii je magnetoencefalografie (MEG), která nezaznamenává elektrickou aktivitu, ale spíše magnetická pole generované mozkem (Britton et al., 2016b).

2.2.1 ELEKTRICKÉ VLASTNOSTI NEURONŮ A MECHANISMUS VZNIKU EEG SIGNÁLU

Elektrická aktivita neuronů je založena na koncentračních a elektrostatických gradientech iontů uvnitř buňky a v extracelulární tekutině, jakožto i na typech iontových kanálů přítomných v neuronu. Neurony komunikují tak, že způsobují změny v membránovém potenciálu na jiných neuronech. Lokální změna napětí, která způsobuje pozitivní potenciál membrány, se nazývá excitační postsynaptický potenciál (EPSP), zatímco lokální změna napětí, která způsobuje negativní membránový potenciál se nazývá inhibiční postsynaptický potenciál (IPSP). Různé EPSP a IPSP se skládají do celkového signálu v postsynaptickém neuronu. Tyto lokalizované potenciály se mohou skládat v prostoru – prostorová sumace nebo čase – časová sumace. Pokud se složí dohromady dostatek lokalizovaných potenciálů nutných k depolarizaci membrány na prahovou hodnotu, obvykle kolem -55 mV, nastane akční potenciál (AP) (Carter & Shieh, 2010a).

Předpokládá se, že EEG signál je primárně generován kortikálními pyramidálními neurony v mozkové kůře, které jsou orientovány kolmo k povrchu mozku. Neurální aktivita detekovatelná EEG je součtem EPSP a IPSP poměrně velkých skupin neuronů, které spouští výboje synchronně (Britton et al., 2016b). Pomocí EEG tedy není možné zaznamenávat elektrickou aktivitu z jediného neuronu, ale lze zjistit, kdy dojde v mozku k významné události, například když subjekt detekuje v experimentu výrazný podnět (Carter & Shieh, 2010b). EEG signál měřený na povrchu hlavy tak nepochází přímo z místa snímání, tj. přímo pod určitou elektrodou, ale lze jej charakterizovat jako součet mnoha elektrických procesů, včetně těch s nervovým nebo svalovým původem (Plank et al., 2010).

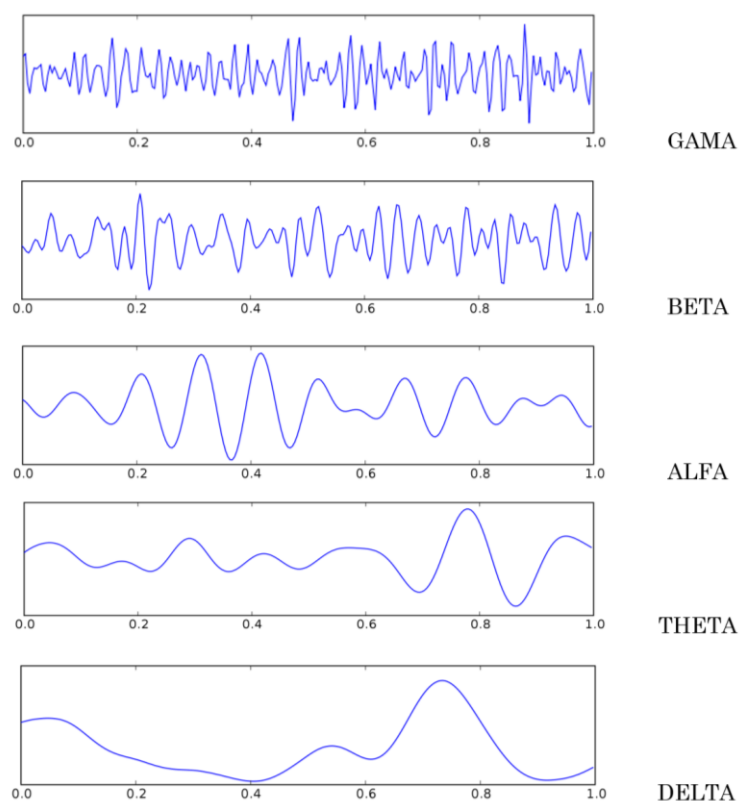
Elektrická aktivita měřená povrchovým EEG na pokožce hlavy je tedy generována podobně orientovanými skupinami kortikálních neuronů v blízkosti skalpu, kde jsou umístěny snímající elektrody. Každá elektroda na pokožce hlavy shromažďuje minimálně 6 cm^2 synchronní kortikální aktivity. Elektrická aktivita zaznamenaná na pokožce hlavy představuje součet EPSP a IPSP (nikoliv AP – ty jsou příliš krátké na to, aby byly zaznamenatebné) z tisíců pyramidových buněk v blízkosti každé snímající elektrody. Nicméně rytmy viditelné na EEG, viz níže, vznikají jenom částečně přímo v kůře; nízkofrekvenční vlny pocházejí z jiných částí mozku, např. alfa vychází z thalamu, theta

vychází z hipokampu. Kolísání potenciálů na EEG je smluvně označováno tak, že směrem dolů se jedná o pozitivní výchylku (Britton et al., 2016a; Silbernagl & Despopoulos, 2004).

2.2.2 EEG RYTMY

Klinicky a psychofyziologicky nejvíce relevantní EEG rytmy leží ve frekvenčním rozmezí 0,1–100 Hz. EEG rytmus v tomto rozmezí je pak rozdělen do několika pásem:

- Gama – nad 30 Hz,
- Beta – 14–30 Hz,
- Alfa – 8–13 Hz,
- Theta – 4–7,5 Hz,
- Delta – pod 3,5 Hz (Chang et al., 2011).



Obr. 5 *Vzhled EEG křivky pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa x reprezentuje čas (s). Převzato a upraveno z Gamboa (2005a, 2005b, 2005c, 2005d, 2005e) ©.*

2.2.2.1 Gama rytmus

Gama rytmus leží v ve frekvenčním pásmu nad 30 Hz (Chang et al., 2011). V rámci frekvenčního pásma gama je možné rozlišovat mezi low gamma (nízká gama) v rozmezí 30–60 Hz a high gamma (vysoká gama) v rozsahu 60–200 Hz (Amo et al., 2017). Nicméně údaje o ohraničení pásma gama se v literatuře velmi liší. Pro potřeby této práce jsme low gamma aktivitu posuzovali v pásmu 31–50 Hz a high gamma aktivitu v pásmu 51–120 Hz. U lidí i zvířat jsou oscilace gama obecným markerem lokální aktivace a často naznačují, že mezi oblastmi mozku dochází k výměně informací. Společně s oscilacemi theta se podílejí na celé řadě lidských kognitivních procesů, včetně vnímání, pozornosti, učení a paměti (Jacobs et al., 2009; Kahana, 2006).

2.2.2.2 Beta rytmus

Jedná se o rytmus s frekvencí 14–30 Hz (Chang et al., 2011). Amplituda vln je 10–30 μ V (Bucci et al., 2011). Oscilace v pásmu beta jsou tradičně spojovány se senzo-motorickým zpracováním. Při přípravě a provádění pohybů klesá výkon v tomto pásmu v senzo-motorickém kortexu, následně dochází k navrácení síly výkonu po provedení pohybu. Dynamika aktivity beta v senzo-motorickém kortexu se často podobá modulaci aktivity pásma alfa, přičemž výkon se snižuje s aktivním zapojením, například během prostorové pozornosti. Nad rámec své zavedené role senzo-motorického rytmu byla beta aktivita pozorována v dalších různých kortikálních oblastech a je tak zřejmě zapojena do širšího rozsahu kognitivních funkcí. Modulace beta oscilační aktivity mimo senzo-motorické oblasti (např. frontálně, parietálně, okcipitálně) byla spojena s vizuálním vnímáním, zpracováním jazyka, pracovní pamětí, uložením a vybavením dlouhodobé paměti, rozhodováním, inhibicí odpovědi a procesy odměny. V některých z těchto kontextů dochází k modulaci beta pásma v relativně úzkém frekvenčním pásmu „nižší“ beta (do 20 Hz) a zároveň s alfou. V jiných případech se beta rytmy s různými frekvencemi (včetně „vyšší“ beta, 20–30 Hz) chovají způsobem, který je více podobný gama aktivitě a zvyšují se, spíše než snižují, v souvislosti se zapojením dané oblasti do úlohy (Spitzer & Haegens, 2017).

2.2.2.3 Alfa rytmus

Jedná se o rytmus s frekvencí 8–13 Hz a amplitudou 20–100 μ V, u dospělých obvykle pod 50 μ V. Amplituda je u zhruba 60 % zdravých osob asymetrická a má častěji vyšší hodnoty

v pravé hemisféře (bez konzistentní korelace s lateralitou). Objevuje se při vědomí v posteriorních oblastech hlavy. Nejlépe jsou alfa vlny patrné při zavřených očích a při relaxaci, mizí při upoutání pozornosti, zejména vizuálně, a mentálním úsilí. Při otevření očí se zeslabují jak v amplitudě, tak frekvenci a často zcela mizí (Britton et al., 2016c; Bucci et al., 2011; Chang et al., 2011). Odpověď alfa aktivity lze zaznamenat v souvislosti s mnoha kognitivními procesy jako jsou pozornost, smyslové vnímání, či paměť. Při prezentaci stimulu reaguje alfa aktivita zvýšením nebo snížením amplitudy výkonu, kterou nazýváme event-related synchronization (ERS, synchronizace vázaná na událost), respektive event-related desynchronization (ERD, desynchronizace vázaná na událost). Toto je částečně v rozporu s klasickým pohledem, který prezentuje snížení aktivity alfa, tedy ERD jako typickou odpověď alfa pásma na prezentaci stimulu. Četné studie však naznačily, že mozkové oblasti, které jsou aktivovány během úkolu, vykazují ERD, zatímco oblasti spojené s irelevantními a potenciálně rušivými procesy vykazují ERS. ERS tak reflektuje inhibici, ERD pak uvolnění z inhibice. Velikost ERD pravděpodobně odráží stupeň kortikální aktivace (Klimesch, 2012).

Někdy je v EEG záznamu patrná výrazná oscilace ve frekvenčním pásmu alfa v centrálních oblastech hlavy nazvaná mu rytmus. Mu rytmus je pozorován u 20–40 % zdravých dospělých a je charakterizován obloukovitými vlnami, které se vyskytují buď jednostranně nebo bilaterálně přes centrální oblasti. Mu rytmus nesouvisí s otevíráním nebo zavíráním očí, ale reaguje na pohyb, somato-senzorické podněty nebo i myšlenku na pohyb (Britton et al., 2016c).

2.2.2.4 Theta rytmus

Theta rytmus spadá do rozmezí frekvencí 4–7,5 Hz. Vlny mají proměnlivou morfologii a amplitudu v rozmezí 10–150 μ V. Theta aktivita je mnohem výraznější v dětství než v dospělosti, dále pak v ospalosti a spánku. Zvyšuje se s mentálním úsilím (Bucci et al., 2011; Chang et al., 2011). U zdravých osob se objevují v centrální, temporální a parietální oblasti (Rieger et al., 2005).

Oscilace v theta pásmu (obvykle 4–8 Hz) byly dlouho studovány u zvířat, u kterých se prominentně objevují v záznamech z hipokampu potkanů. U hlodavců se theta oscilace zvyšují během lokomoce, orientace, podmiňování, učení a paměťových procesů (Kahana, 2006). Lidský hipokampus také vykazuje oscilace, které se podobají oscilacím theta

pozorovaným u hlodavců, ale tyto rytmy se místo toho objevují v pomalejším frekvenčním rozsahu 1–4 Hz. Existence lidských hipokampálních oscilací v rozsahu 1–4 Hz naznačuje, že různé theta-řízené modely paměti a navigace jsou skutečně relevantní i pro člověka, ale mohou vyžadovat úpravu za účelem zohlednění mezidruhových odchylek ve frekvenci, amplitudě a trvání oscilací. K popisu lidských hipokampálních signálů s frekvencí 1–4 Hz se používá mnoho různých termínů, včetně „theta“ (za předpokladu lokalizace v hipokampu a podobného chování jako theta hlodavců), „delta“ i kompromis „theta/delta“ (Jacobs, 2014).

2.2.2.5 Delta rytmus

Delta rytmus má frekvenci pod 3,5 Hz (Chang et al., 2011). Amplituda se pohybuje v rozsahu 50–350 μ V. U dospělých osob při vědomí je považován za abnormální (za předpokladu dostatečné amplitudy nebo ložiskového výskytu). Běžně je lze pozorovat při ospalosti a v hlubokém spánku. U malých dětí jsou však normálním nálezem (Bucci et al., 2011; Rieger et al., 2005). Pouze několik studií se zabývalo delta aktivitou během různých kognitivních procesů. Zdá se, že se delta oscilace podílejí na synchronizaci mozkové aktivity s autonomními funkcemi, motivačních procesech, kognitivních procesech souvisejících s pozorností a detekcí významných podnětů v prostředí a behaviorální inhibici (Harmony, 2013).

2.2.3 EVOKOVANÉ POTENCIÁLY A EVENT-RELATED POTENCIÁLY

Evokované potenciály (EP) a event-related potenciály (ERP) jsou potenciály, které představují neurální aktivitu, která je časově svázána se specifickým podnětem (Britton et al., 2016b). EP je termín popisující obligátní senzorické odpovědi, ERP popisuje neobligátní odpovědi spojené s kognitivními procesy (Luck, 2014a). Jedná se o milisekundový záznam zpracování informace v neuronech, který může být spojen s konkrétními operacemi souvisejícími se senzorickými a kognitivními procesy. Jedná se o velmi malé napětí generované v mozkových strukturách v reakci na specifické události nebo podněty. Předpokládá se, že odrážejí souhrnnou aktivitu postsynaptických potenciálů, které vznikají, když velké množství podobně orientovaných kortikálních pyramidálních neuronů (v řádu tisíců nebo milionů) spouští výboje synchronně při zpracování informací (Sur & Sinha, 2009). EP a ERP jsou používány v klinické praxi a

výzkumu pro analýzu zrakového, sluchového, somato-senzorického a vyššího kognitivního fungování (Britton et al., 2016b).

Amplitudy EP a ERP komponent jsou často mnohem menší než spontánní EEG komponenty, takže nemohou být rozpoznány v nezpracovaném EEG záznamu. Jsou extrahovány ze souboru jednotlivých záznamů digitálním zprůměrováním epoch, specifických úseků EEG záznamu, které jsou časově spojeny s opakovanými prezentacemi senzorických, kognitivních nebo motorických stimulů. Spontánní fluktuace pozadí, které jsou vzhledem k danému časovému období stimulu náhodné, jsou zprůměrováním odstraněny. Tyto elektrické signály tak odrážejí pouze tu aktivitu, která je konzistentně spojena se zpracováním stimulu (Teplan, 2002). Vzhledem k tomu, že musíme spoléhat na zprůměrování signálu, je třeba většího množství pokusů a delšího experimentu, než kdybychom shromažďovali pouze behaviorální data. Počet pokusů, které jsou obvykle nezbytné k přesnému měření konkrétní složky ERP se pohybuje v rozsahu 35–1000 pokusů a závisí na konkrétní komponentě, která nás zajímá (Woodman, 2010).

Výsledná vlna sestává ze sekvencí pozitivních a negativních výchylek napětí, které se nazývají vrcholy (peaks), vlny (waves), nebo komponenty (components). Tradičně se využívají písmena P a N k označení pozitivních a negativních výchylek a čísla, které označují pozici výchylky uvnitř celé vlny (např. P2 značí druhou významně pozitivní výchylku). Alternativně lze využít čísla označujícího latenci výchylky (např. N170 značí negativní výchylku v čase 170 ms). Komponenty mohou mít také jména založená na jejich funkci (např. error-related negativity je pozorovaná, pokud subjekt udělá chybu) (Luck, 2014b).

ERP komponenty lze rozdělit do 3 hlavních kategorií: (1) exogenní (senzorické) komponenty, které jsou spouštěny přítomností stimulu a závisí převážně na fyzických parametrech stimulu; (2) endogenní, které reflektují nervové procesy vázané na úlohu a odrážejí způsob, jakým daný subjekt vyhodnocuje podnět; (3) motorické komponenty, které doprovázejí přípravu a provedení dané motorické odpovědi (Luck, 2014b; Sur & Sinha, 2009). Dále jsou ve stručnosti popsány základní ERP komponenty relevantní pro tuto práci.

Komponenta **C1** je nejvýraznější posteriorně ve střední linii. Oproti většině ostatních komponent se neznačí P nebo N, protože její polarita se může měnit. Tato komponenta je

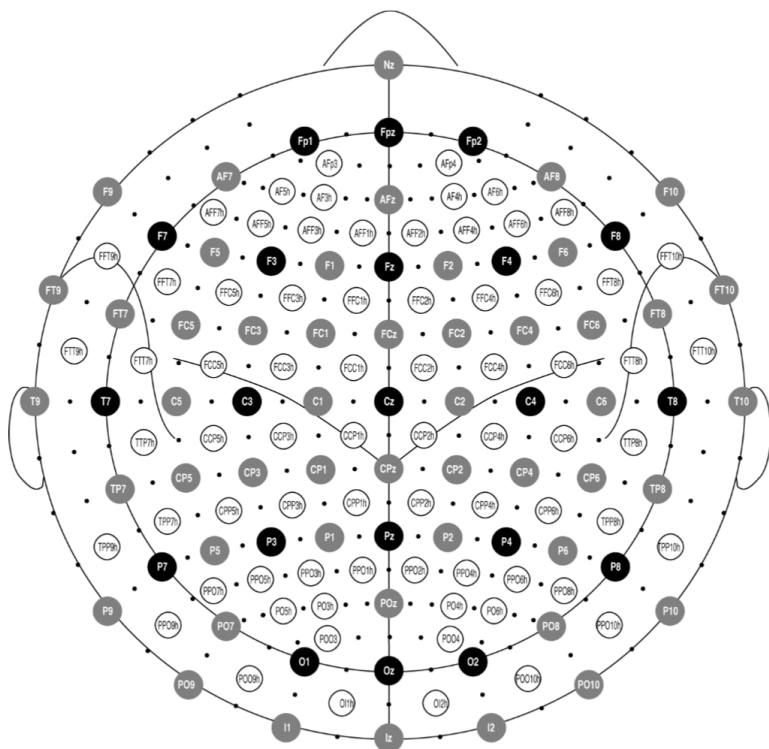
pravděpodobně generována v primárním vizuálním kortexu. Pokud je C1 pozitivní, sečte se dohromady s vlnou P1 a tvoří tak jednu společnou pozitivní vlnu; C1 je tedy dobře patrná pouze za předpokladu, že je její výchylka negativní. Čas nástupu je obvykle 40–60 ms po stimulu s vrcholem v čase 80–100 ms. Vlna **P1** je nejvýraznější v laterálních okcipitálních elektrodách a její typický čas nástupu je 60–90 ms po stimulu s vrcholem v čase 100–130 ms. Po vlně P1 následuje **N1**, která má ještě několik subkomponent. Tato vlna má vrchol jednak kolem 100–150 ms v parietálním kortexu a je ovlivňována prostorovou pozorností, další vrchol má kolem 150–200 ms v laterálním okcipitálním kortexu a je ovlivněna procesy diskriminace. Jasná **P2** komponenta následuje vlnu N1 v anteriorních a centrálních oblastech skalpu, většinou jakožto druhá významná pozitivní výchylka. Vrcholy v rozsahu latence 200–300 ms po stimulu jsou spojeny s procesy diskriminace stimulu a výběru odpovědi. **N2** komponenta je negativní výchylka s vrcholem asi 200 ms po prezentaci stimulu, existuje několik různých podtypů této výchylky. Může následovat komponenta **P3**, která má také ve stejném čase několik rozdílných podtypů (Luck, 2014b; Saavedra & Bougrain, 2012; Sur & Sinha, 2009).

2.2.4 ROZMÍSTĚNÍ ELEKTROD

Standardem jak pro klinické EEG, tak pro studium v neklinických podmínkách je systém rozmístění elektrod **10–20**. Rozmístění elektrod je založeno na orientačních bodech na lebce: nasion (prohlubeň mezi očima, těsně nad kořenem nosu v místě protnutí frontálních a nasálních kostí), inion (nejvyšší bod protuberance okcipitální kosti ve střední linii) a levý a pravý preaurikulární bod (prohlubeň těsně před tragem). Konkrétní rozmístění a pozice jednotlivých elektrod jsou pak založeny na procentech obvodových rozměrů hlavy. Pojem 10–20 tedy odkazuje na skutečnost, že vzdálenosti mezi sousedními elektrodami jsou buď 10% nebo 20% celkového daného obvodového rozměru (Oostenveld, 2006; Oostenveld & Praamstra, 2001; Seeck et al., 2017).

Původní standard pro systém 10–20 se skládal pouze z 21 elektrod. Proto bylo navrženo rozšíření původního systému 10–20, které zvyšuje počet elektrod z 21 až na 74. Tento rozšířený systém 10–20 byl přijat a je známý také jako systém 10% nebo systém **10–10**. Původní systém umístí elektrody ve vzdálenosti 10% a 20% podél určitých kontur hlavy, tento systém je pak rozšířen tak, že jsou elektrody umístěny každých 10% podél existujících kontur a zároveň jsou zavedeny kontury nové (Oostenveld, 2006; Oostenveld & Praamstra, 2001).

Dalším rozšířením, které má kapacitu pojmout velké množství elektrod, je systém 5%, neboli **10–5**. Teoreticky tak lze využít až 345 pozic pro umístění elektrod, komerčně vyráběné systémy v současné době pojmu až 256 elektrod (Seeck et al., 2017). Tento systém obsahuje standardní umístění původního systému 10–20 a systému 10–10. Dále navíc používá poměrné 5% vzdálenosti celkové délky podél kontur hlavy (Oostenveld, 2006). Využití většího množství elektrod a hustější pokrytí skalpu, potažmo oblastí mozku, umožňují lepší lokalizaci zdrojů (Seeck et al., 2017).



Obr. 6 Systémy rozmístění elektrod. Pozice elektrod v systému 10–20 (černá) doplněné pozicemi elektrod v systému 10–10 (šedá) a navrhované možné pozice elektrod pro systém 10–5 (bílá). Převzato z Oostenveld & Praamstra (2001) ©.

2.3 EEG A PROSTOROVÁ KOGNICE

Dynamika mozkových funkcí v čase doprovázející prostorovou orientaci a navigaci může být studována pomocí EEG. Obecně je spontánní EEG aktivita tvořena asynchronními kortikálními zdroji, které produkují náhodnou oscilační aktivitu v širokém frekvenčním pásmu; senzorická stimulace pak způsobuje synchronizaci těchto zdrojů (Plank et al., 2010). EEG studiemi bylo prokázáno, že vizuálně-prostorové navigační úkoly jsou spojeny s modulací specifických frekvenčních pásem (Chiu et al., 2012).

Nejvíce studována frekvenční pásma v kontextu prostorové navigace tvoří alfa a theta. Aktivita ve frekvenčním pásmu alfa má několik funkčních korelátů odrážejících smyslové, motorické a paměťové funkce; snížená alfa aktivita je tradičně znakem aktivace nebo kognitivní pohotovosti dané kortikální domény ke zpracování informací souvisejících se zadaným úkolem. Několik studií uvádělo alfa oscilační odezvy ve frontálních, parietálních a okcipitálních oblastech během úkolů testujících prostorovou pracovní paměť. Výsledky těchto studií však nebyly konzistentní, některé poukazovaly na zvýšení, jiné na snížení aktivity alfa ve stejných oblastech. Činnost ve frekvenčním pásmu theta je přímo spojena s udržením paměti a zvyšuje se při obtížnosti úkolu (memory load). Neinvazivní EEG studie odhalily zvýšení theta aktivity během simulované navigace u zdravých jedinců. Mnohé studie zabývající se prostorovou pracovní pamětí dále poukazovaly na beta oscilace v posteriorních oblastech, zvýšenou aktivitu v pásmu theta ve frontálním a parieto-okcipitálním kortexu a zvýšené oscilace gama ve frontálních, temporálních a parietálních oblastech; několik studií také objevilo zvýšenou i sníženou aktivitu gama v okcipitálních oblastech (Gramann et al., 2010; Plank et al., 2010; Proskovec et al., 2018).

Oscilační aktivita mozku spojená s lidskou prostorovou navigací je však k výzkumu obtížná vzhledem k hloubce umístění některých zásadních mozkových oblastí. Povrchové EEG sice může měřit agregovanou neuronální aktivitu z vnějších vrstev neokortexu, ale nemůže spolehlivě zaznamenat aktivitu hlubokých struktur. Mnoho studií zkoumajících oscilační koreláty lidské prostorové navigace tak kvůli obtížím při nahrávání aktivity z hlubokých mozkových (zejména temporálních) oblastí, využilo iEEG (Jacobs, 2014; White et al., 2012). Tato technika je často používána pro zkoumání neuronální aktivity u hlodavců, kteří navigují laboratorními bludišti. Mezi nejvýznamnějšími zjištění těchto studií patří, že hipokampální theta oscilace zvyšují amplitudu během navigačního

chování. Poté co byly nejprve objeveny u hlodavců, byly theta oscilace související s navigací pozorovány i u lidí během virtuálních navigačních úkolů – nejprve v iEEG záznamech neurochirurgických pacientů a následně v MEG záznamech zdravých subjektů (Jacobs et al., 2009). Práce de Araujo et al. (2002) využívající metody MEG ukázala, že spontánní MEG aktivita s přibližnou frekvencí 4 Hz (theta) byla silnější během navigace než v obdobích, kdy subjekty nemusely navigovat.

V lidském hipokampu se tedy skutečně objevují rytmy, které jsou funkčně podobné oscilacím theta u hlodavců, ale tyto signály mají pomalejší frekvenci kolem 1–4 Hz (Jacobs, 2014). Existují lidské iEEG a MEG studie, které identifikovaly významnou aktivitu centrovanou kolem 3 Hz (tedy ležící na rozhraní pásem theta a delta) související s hipokampem a mediálním temporálním lalokem; jiné však pozorovaly v lidském hipokampu změny v pásmech theta i delta (Watrous et al., 2013). Možnou funkcí těchto nízkofrekvenčních oscilací je koordinace smyslových a motorických oblastí během navigace či role v prostorovém kódování a paměti (Herweg & Kahana, 2018).

I když se mnoho výzkumů zaměřovalo právě na theta oscilace, existují studie uvádějící v souvislosti s navigací také mozkové oscilace v širokém rozsahu frekvencí, včetně pásma gama. Oscilace theta a gama se obecně podílejí na celé řadě lidských kognitivních procesů, včetně vnímání, pozornosti, učení a paměti (Jacobs et al., 2009). V souladu s nálezy u hlodavců, navrhuje Byrne et al. (2007), že theta rytmus facilituje komunikaci mezi medio-temporálními a parietálními oblastmi, nicméně pro tvorbu dlouhodobých prostorových reprezentací v hipokampu u hlodavců, byl prokázán význam nejen theta, ale i gama aktivity. Záznamy z hipokampu a neokortexu hlodavců naznačují, že fáze neokortikální gama je modulována hipokampální theta, a theta/gama spřažení bylo navrženo jako neurální kódovací systém. Z toho lze usuzovat, že aktivita theta a gama usnadňuje přenos informací o různých prostorových reprezentacích potřebných pro úspěšnou navigaci (Byrne et al., 2007; Lisman & Buzsáki, 2008; White et al., 2012). Jacobs et al. (2009) pozorovali u lidí v parietálních, okcipitálních a temporálních oblastech pravostranně lateralizovanou gama aktivitu spojenou s pohybem ve virtuálním prostředí; tento vzorec aktivity však neprokázali pro hipokampus.

Výsledky studie Proskovec et al. (2018) studující prostorovou pracovní paměť pomocí MEG poukázaly na změny v několika frekvenčních pásmech. Silné přechodné zvýšení theta aktivity frontálně by mohlo odrážet výběr a integraci vizuálních informací

relevantních pro aktuální behaviorální cíl. Naproti tom déle trvající snížení aktivity alfa a beta v parietálním, okcipitálním a temporálním kortexu může být úzce zapojeno do procesů udržování pozornosti a aktivního udržení reprezentací prostorových umístění. Snížení beta aktivity prefrontálně může odrážet aktivitu exekutivních kontrolních systémů a být důležité pro přesnost v dané úloze.

Gramann et al. (2010) studovali dynamiku zapojení egocentrických a allocentrických referenčních rámců u lidí pomocí úlohy, během které subjekty procházely virtuálním tunelem. Během průchodu byly subjekty požádány, aby sledovaly svou polohu vzhledem k jejich počáteční poloze. Po průchodu tunelem subjekty vybraly směr předpokládané polohy vstupu do tunelu. V souhlasu s funkčními zobrazovacími studiemi vykazujícími zvýšenou hemodynamickou aktivitu v parietálních a okcipitálních oblastech během navigace, bylo vizuálně-prostorové zpracování doprovázeno blokováním alfa aktivity rozšířeným v okcipitálním a parietálním kortexu. Alfa blokování (desynchronizace) ve vizuálních kortikálních oblastech pravděpodobně odráží zvýšenou vizuální pozornost a kortikální excitabilitu během zpracování měnících se informací přicházejících vizuálními drahami na vstupech do tunelu, během a při přibližování se k zatáčkám a na výjezdech z tunelu. Během otáčení v tunelu docházelo u jedinců, u nichž byly odpovědi kompatibilní s použitím egocentrického referenčního rámce, k silnější blokádě alfa aktivity v nebo blízko pravého primárního vizuálního kortexu. Na rozdíl od toho subjekty, které reagovaly způsobem slučitelným s použitím allocentrického referenčního rámce, vykazovaly během přibližování se k zatáčkám a zatáčení v tunelu silnější blokování alfa aktivity v okcipito-temporální, inferiorní parietální a retrosplenální kortikální oblasti. Silnější aktivace retrosplenální a příbuzných kortikálních oblastí během zatáček u těchto subjektů podporuje ideu neustálé translace egocentricky vnímaného vizuálního toku do allocentrického modelu jejich virtuální pozice a pohybu. Před a během zatáčení v tunelu docházelo ke zvýšení theta výkonu v nebo blízko mediálního frontálního kortexu u obou strategických skupin. To pravděpodobně odráží zvýšené pracovní zatížení spojené s prostorovou integrací během zatáček a možná i zapojení procesů zahrnujících aktivní prostorovou pracovní paměť.

Práci s využitím obdobné úlohy publikovali i Chiu et al. (2012). Testová úloha ve virtuálním tunelu měla taktéž dvě fáze, průchod tunelem a určení směru výchozí polohy. V první fázi bylo pozorováno snížení výkonu alfa aktivity v nebo blízko parietálního,

okcipitálního a retrosplenálního kortexu pro strategické skupiny užívající jak egocentrickou, tak allocentrickou navigaci. To podporuje předpoklad, že všechny subjekty získávaly informace na základě egocentrického a allocentrického referenčního rámce paralelně, i když je pravděpodobné, že různé kortikální struktury jsou použity dominantním způsobem v závislosti na preferovaném referenčním rámci. V následující fázi dominuje parietální alfa desynchronizace u subjektů používajících egocentrický referenční rámec a retrosplenální a okcipitální alfa desynchronizace u subjektů používajících allocentrický referenční rámec. Tyto výsledky podporují předpoklad odlišných neurálních podkladů pro jednotlivé referenční rámce.

Lithfous et al. (2014) studovali egocentrickou a allocentrickou orientaci u lidí a její změny během stárnutí pomocí ERP. Signifikantní rozdíly mezi skupinami (mladí a staří) a prostorovými podmínkami (allo a ego) našli pouze na parietálních elektrodách. Jak allocentrické, tak egocentrické prostorové podmínky vyvolávají v těchto oblastech komponenty P1 a N1, které odrážejí top-down modulaci a zároveň selektivní komponenty pozornosti P2 a N2. Amplituda N1 a latence N2 je rozdílná pro allocentrické a egocentrické podmínky, což naznačuje, že allocentrický a egocentrický referenční rámec se liší od časných procesů. I trend kratší latence P1 během egocentrických podmínek naznačuje, že rozdíly v prostorovém referenčním rámci se objevují již v raných fázích zpracování informací. Dále uvádějí, že vyšší amplituda N1 byla dříve pozorována v úlohách vyžadujících diskriminaci navštěvované lokality než v jednoduchých detekčních úkolech, což naznačuje, že komponenta N1 odráží procesy diskriminace. P2 komponenta vyvolaná allocentrickými i egocentrickými podmínkami může odrážet selektivní pozornost pro prostorové zpracování podle toho, zda je referenční rámec egocentrický nebo allocentrický; mezi těmito dvěma prostorovými podmínkami nebyl v komponentě P2 zaznamenán rozdíl, což naznačuje, že na stimuly bylo přiděleno stejné množství pozornosti za obou podmínek. N2 komponenta pozorovaná během allocentrických i egocentrických podmínek byla dříve popsána v reakci na cílové stimuly. N2 v parietálních oblastech během allocentrické a egocentrické podmínky tak může odrážet procesy prostorové analýzy pro lokalizaci cílového stimulu specifického pro daný referenční rámec.

2.4 PROSTOROVÉ VNÍMÁNÍ VE VIRTUÁLNÍM 2D A 3D PROSTŘEDÍ

Svět kolem nás je trojrozměrný (3D), ale tradiční zobrazovací zařízení mohou zobrazovat pouze dvourozměrné (2D) ploché obrázky, které postrádají hloubku, tedy třetí rozměr (Geng, 2013). Prostorová data tak mohou být prezentována ve dvojrozměrném zobrazení, které poskytuje informace pouze o dvou dimenzích nebo trojrozměrném zobrazení, které poskytuje informace o 3D struktuře (Tory et al., 2006). Technologie 3D zobrazení zlepšují vnímání a interakci s 3D scénami pomocí simulace hloubkových podnětů a vodítek používaných lidským vizuálním systémem pro 3D vnímání (Mehrabi et al., 2013).

2.4.1 TROJROZMĚRNÉ VNÍMÁNÍ PROSTORU

Existuje několik typů podnětů či vodítek, pomocí kterých může lidský mozek vnímat třetí vizuální dimenzi, tedy hloubku (depth cues). Můžeme je rozdělit do dvou hlavních typů: fyziologické a psychologické. Fyziologická vodítka mohou být evokována pouze skutečnými 3D objekty, psychologická vodítka mohou být vyvolána i 2D obrazy (Geng, 2013; Mehrabi et al., 2013).

2.4.1.1 Fyziologická hloubková vodítka

Hloubkovým vodítkem nejdůležitějším pro 3D zobrazovací systémy je **binokulární disparita**. Naše oči jsou umístěny přibližně 50–60 mm od sebe a vidí tedy obrazy z mírně odlišné perspektivy. V mozku jsou tyto dva obrazy spojeny a jsou podkladem trojrozměrného vnímání. **Pohybová paralaxa** znamená že, objekty, které jsou ve scéně dále, se zdají pohybovat pomaleji než objekty, které jsou blíže. Poskytuje tak vnímání kinetické hloubky. **Akomodace** popisuje stav, kdy se ohniskové vzdálenosti čoček očí mění při zaměřování se na objekty v různých vzdálenostech. Toto je však pouze slabá hloubková indikace a může poskytovat přesné informace pouze o vzdálenosti objektů, které jsou v blízkosti pozorovatele. **Konvergence** znamená úhel, pod kterým se osy z obou očí sbíhají při zaostřování na objekt. Čím je objekt blíže, tím více se musí oči sbíhat. Poskytuje přesné informace o vzdálenosti objektů, nicméně úhel konvergence se blíží nule, když se objekt pohybuje dál od pozorovatele a nefunguje tak na velké vzdálenosti. Pomocí **míry rozostření** dokáže mozek odhadnout hloubku nebo vzdálenost objektů na vnímaném obrázku, kde objekty s různým množstvím rozmazání mají různou hloubku.

Hloubka pole optického systému (např. oční čočky) je vzdálenost objektu, který zůstává jasně zaostřen, zatímco objekty za ním jsou rozmazané (Geng, 2013; Mehrabi et al., 2013).

2.4.1.2 Psychologická hloubková vodítka

Pokud známe skutečnou velikost objektu, můžeme odhadnout jeho vzdálenost porovnáním jeho vnímané velikosti, tedy **velikosti obrazu na sítnici**, s jeho skutečnou známou velikostí. **Lineární perspektiva** využívá skutečnosti, že paralelní linie vypadají blíže sobě, když se pohybují směrem k horizontu a v nekonečnu se sbíhají. **Gradient textury** popisuje situaci, kdy jsou detaily povrchových textur jasnější, když je povrch blízko, a mizí, když se objekt pohybuje dál. Ve vnímání hloubky nám také pomáhá vzájemný **překryv objektů**. mozek dokáže vnímat přesné informace o pořadí a vzdálenosti objektů tím, že rozpoznává objekty, které překrývají nebo zakrývají ostatní jako bližší a ty, které jsou překryté jako vzdálenější. **Stínování a odstíny** napomáhají vnímání vzájemných prostorových vztahů mezi objekty tak, že objekty, které vrhají stín na jiné objekty, jsou obecně vnímány jako bližší a navíc objekty, které jsou blíže ke světelnému zdroji, mají jasnější povrch ve srovnání s těmi, které jsou dále (Geng, 2013; Mehrabi et al., 2013).

2.4.2 3D ZOBRAZOVACÍ SYSTÉMY

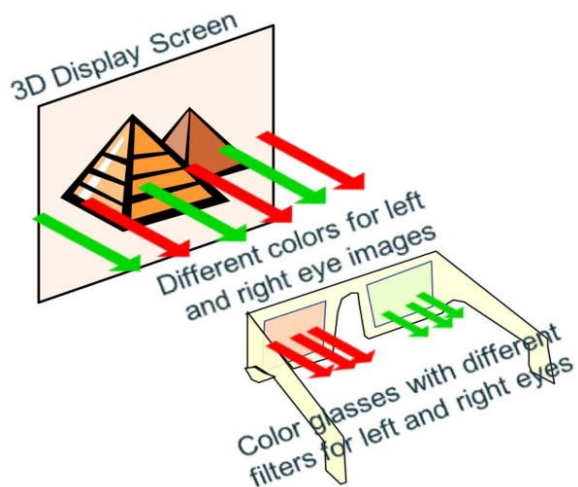
Existují čtyři hlavní typy technologií 3D zobrazení: stereoskopické, autostereoskopické, volumetrické a holografické (Yang et al., 2015). V našem experimentu jsme využili jedné ze stereoskopických technologií, proto se v následujícím textu budu věnovat právě jim. Ostatní technologické možnosti 3D zobrazení jsou nad rámec této práce a jsou pouze stručně zmíněny.

2.4.2.1 Stereoskopické 3D systémy

Stereoskopické techniky jsou založeny hlavně na simulaci binokulární disparity tím, že levé a pravé oko pozorovatele získávají různé obrazy či perspektivy oddělené stereoskopickým zařízením, které má pozorovatel na sobě. Tato technologie vyžaduje, aby pozorovatel ke 3D vnímání používal speciální brýle. Dva různé obrazy jsou integrovány jako jeden 3D obraz ve vizuálním kortexu. Stereoskopická zobrazení nejsou považována za skutečná 3D zobrazení, protože pozorovatel nemůže najít více informací o obrázku pohybem hlavy, není tedy simulována pohybová paralaxa; akomodace a konvergence se

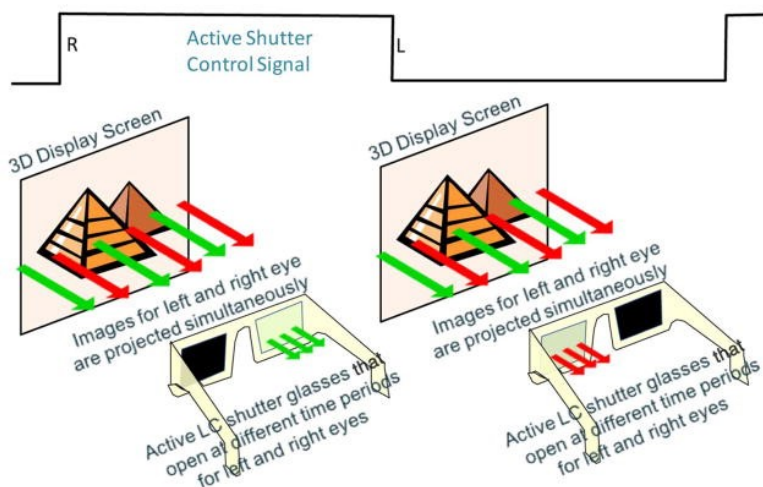
taktéž neuplatňují, protože všechny obrazy jsou vnímány ze stejné roviny. Stereoskopické zobrazení většinou používá anaglyfy, LC shutter technologii (liquid crystal shutter, závěrky tekutých krystalů) nebo polarizační technologii (Kim et al., 2013; Mehrabi et al., 2013; Yang et al., 2015).

Anaglyfické stereoskopické systémy používají dva barevně filtrované obrázky a brýle, které obvykle používají kombinaci červené či purpurové a zelené či modré barvy. Tento systém umožňuje 3D prezentaci jednoduše a za nízké náklady. Hlavní nevýhody systému spočívají v tom, že v důsledku filtrace barev může dojít ke ztrátě mnoha barev z obrazu a pokud je jas dvou obrazů odlišný, může obraz blikat (Kim et al., 2013).



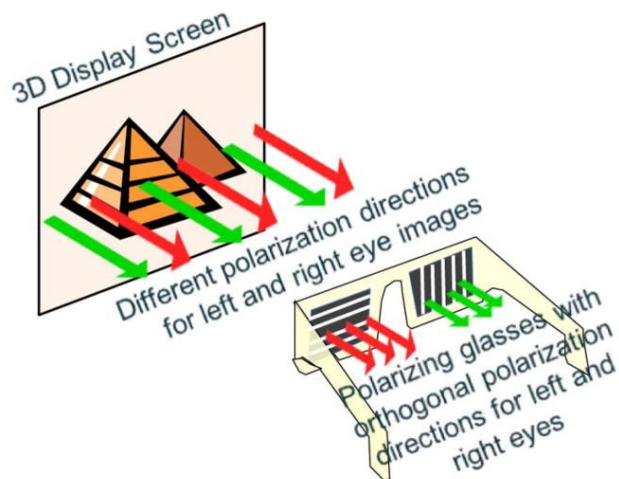
Obr. 7 Anaglyf. Díky kombinaci dvou barevných filtrů dostává pravé a levé oko rozdílný obraz. Převzato z Geng (2013) ©.

LC shutter systém, známý také jako active shutter systém (systém aktivní závěrky), je stereoskopická 3D zobrazovací technika, která posílá levý obrázek levému oku, zatímco zobrazení pravého oka je blokováno zobrazovacím zařízením a brýlemi pozorovatele, a poté představuje pravý obraz pravému oku zatímco pohled levého oka je blokován. Proces tohoto blikání pokračuje během celého zobrazení. Toto střídání probíhá s rychlou frekvencí, obvykle 120 Hz. Tento typ stereoskopického displeje umožňuje zobrazení barev v plném barevném spektru. Brýle však vyžadují speciální synchronizaci mezi brýlemi a zobrazovacím zařízením (monitorem) (Kim et al., 2013; Yang et al., 2015). Právě tuto technologii jsme využili pro náš experiment.



Obr. 8 LC shutter. *Obrázek dostává střídavě buď pouze pravé, nebo pouze levé oko. Převzato z Geng (2013) ©.*

Polarizační 3D systém posílá očím obrazy prostřednictvím polarizačních brýlí. Ve srovnání s předchozím systémem prezentuje pravostranné i levostranné obrazy současně. Brýle v tomto případě obsahují optické filtry, které propouštějí paprsky světla pouze pro specifický polarizační úhel a blokuji paprsky jiných polarizačních úhlů. V porovnání s jinými stereoskopickými technikami poskytuje polarizovaný 3D systém plně barevné obrazy bez blikání a je obecně levným systémem, který nevyžaduje synchronizaci mezi zařízeními (Kim et al., 2013).



Obr. 9 Polarizační 3D systém. *Optické filtry propouštějí paprsky světla pouze pro specifický polarizační úhel a pravé a levé oko tak dostává odlišný obraz. Převzato z Geng (2013) ©.*

2.4.2.2 Ostatní 3D systémy

Autostereoskopické zobrazování zahrnuje metody zobrazování stereoskopických obrazů způsobem, který zajišťuje binokulární 3D vnímání hloubky, aniž by bylo třeba využívat speciálních brýlí. **Volumetrické** technologie zobrazování vytvářejí v prostoru voxely za pomoci médií jako jsou zrcadla a LED (light-emitting diode, elektroluminiscenční dioda) panely. Protože tyto technologie fyzicky vytvářejí voxely v prostoru, teoreticky splňují všechna hloubková vodítka a nemají žádná omezení, pokud jde o rozsah prostoru sledování. Většina volumetrických zobrazovacích zařízení vytváří 3D obrazy v prostoru rekonstrukcí světelného pole původního objektu. **Hologram** je obraz na speciálním optickém filmu, který zaznamenává interferenci a difrakci ze všech bodových světelných zdrojů na povrchu skutečného 3D objektu, který chceme promítat. Optický film tedy zaznamenává informace o světelném vlnění všech bodových zdrojů světla původního objektu. Holografické projekce splňují všechny typy hloubkových vodítek (Yang et al., 2015).

2.4.3 PROSTOROVÁ ORIENTACE A PAMĚŤ VE 2D A 3D PROSTŘEDÍ

2D a 3D způsoby zobrazení jsou různě efektivní pro různé úkoly. Práce Tory et al. (2006) udává, že 2D zobrazení mohou umožnit analýzu detailů, přesnou navigaci a měření vzdálenosti, zatímco 3D pohledy usnadňují prozkoumávání prostoru a tvarů a přibližnou navigaci. V této práci však pojem „3D“ znamená simulaci 3D struktury na 2D obrazovce.

Existují důkazy podporující zlepšení prostorové paměti se 3D zobrazením. Tavanti & Lind (2001) popsali experiment porovnávající efektivitu prostorové paměti v počítačově generovaných 2D a 3D prostředích. Jejich úkoly posuzovaly vybavení umístění písmen abecedy skrytých za kartami zobrazenými ve 2D a 3D provedení. Prostorová paměť účastníků byla ve 3D variantě mnohem lepší. Došli tedy k závěru, že 3D zobrazení lépe podporuje naučení místa objektu. Nicméně výsledky studie Cockburn (2004), kde byla použita obdobná úloha se zapamatováním si umístění písmen a vlajek, s tímto tvrzením nesouhlasí a silně naznačují, že 3D zobrazení nemá vliv na efektivitu prostorové paměti (Cockburn, 2004; Tavanti & Lind, 2001). Nutno poznamenat, že i v těchto pracích se pod pojmem „3D“ rozumí projekce 3D prostředí ve 2D perspektivě, nebylo využito žádné z technologií 3D zobrazení.

Úspěch použití virtuální reality závisí do značné míry na sense of presence (pocitu přítomnosti) subjektu. Pocit přítomnosti znamená prožitek či pocit, že virtuální prostředí představuje skutečnou situaci ve světě. Tento pocit přítomnosti je spojen se silnějšími behaviorálními reakcemi, což ovlivňuje výkonnost v úkolu (Slobounov et al., 2015).

Studie Kober et al. (2012) se zabývala právě konceptem prostorové přítomnosti. Porovnány byly dva systémy zobrazení ve virtuální realitě: Single-Wall-VR-systém (3D, větší monitor) a Desktop-VR-systém (2D, menší monitor). Jako metody pro projekci 3D prostředí bylo využito stereoskopického 3D zobrazování pomocí shutter brýlí (aktivní závěrka, viz výše). Subjektivní hodnocení prostorové přítomnosti bylo vyšší ve 3D než ve 2D prostředí. Zvýšený pocit prostorové přítomnosti ve 3D verzi virtuálního prostředí byl doprovázen silnější aktivací parietálních oblastí mozku ve srovnání s 2D verzí. Pro zkoumání kortikálních korelátů prostorové přítomnosti bylo analyzováno snížení/zvýšení výkonu ve frekvenčním pásmu alfa na povrchovém EEG. Procházení virtuálním bludištěm ve 3D prostředí bylo doprovázeno výraznějším snížením výkonu v pásmu alfa v parietálních oblastech mozku, indikujícím kortikální aktivaci této oblasti, oproti 2D prostředí. Ve 3D zobrazení bylo snížení výkonu v pásmu alfa výraznější v parietálních oblastech ve srovnání s centrálními a frontálními oblastmi mozku; tato topografická distribuce nebyla pozorována ve 2D zobrazení.

Slobounov et al. (2015) ve své práci konstatují, že 3D prostředí usnadňuje úlohy prostorové navigace. Pro zobrazení 3D prostředí bylo obdobně jako v předchozí studii použito shutter brýlí. Na povrchovém EEG analyzovali výkon v pásmu theta. Experimentální paradigma použité v této studii se skládalo z virtuálního koridoru, ve kterém byla subjektům nejprve ukázána cesta (fáze kódování, encoding phase) a poté se subjekty musely v koridoru cíleně pohybovat za účelem dosáhnout specifického místa (fáze vybavování, retrieval phase). Nejprve byl během fáze kódování zaznamenán trend zvýšení výkonu v pásmu theta jak pro 3D, tak pro 2D podmínku. Dále během fáze kódování byl výkon v pásmu theta signifikantně vyšší pro 3D podmínku ve srovnání s 2D podmínkou. Pro 3D podmínku byl vysoký theta výkon rozprostřen přes frontální a centrální elektrody. Toto rozložení bylo méně zřetelné pro 2D podmínku. Během fáze vybavování bylo pozorováno zvýšení výkonu v pásmu theta v pravostranné parietální oblasti pro 3D podmínku a v levostranné visuální (okcipitální) oblasti pro 2D podmínku.

3 EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

3.1 CÍLE

Hlavním cílem projektu bylo experimentálně ověřit teoretické předpovědi týkající se zapojení jednotlivých mozkových oblastí do mechanismů tvorby egocentrické a allocentrické reprezentace prostředí a jejich vzájemného propojení.

Konkrétně jsme pomocí snímání povrchového EEG u lidí chtěli objasnit účast jednotlivých oblastí mozku v procesech formování egocentrické a allocentrické reprezentace prostředí skrze projekce jejich oscilační elektrické aktivity na povrchu hlavy. Vzhledem k výbornému časovému rozlišení EEG nás zajímal především časový aspekt a dynamika těchto procesů. V souvislosti s tím bylo naším zájmem i zjistit, zda se v těchto povrchových projekcích mozkové aktivity mají možnost nějak projevit i procesy translace prostorové informace mezi egocentrickou a allocentrickou reprezentací navrhované BBB modelem (Byrne et al., 2007), popřípadě i jiné interakce mezi mozkovými oblastmi, které by podporovaly myšlenku síťového modelu (Ekstrom et al., 2014, 2017). Dále nás zajímaly případné rozdíly v tvorbě prostorových reprezentací ve 2D a 3D virtuálním prostředí, proto byla naše behaviorální úloha administrována v obou variantách.

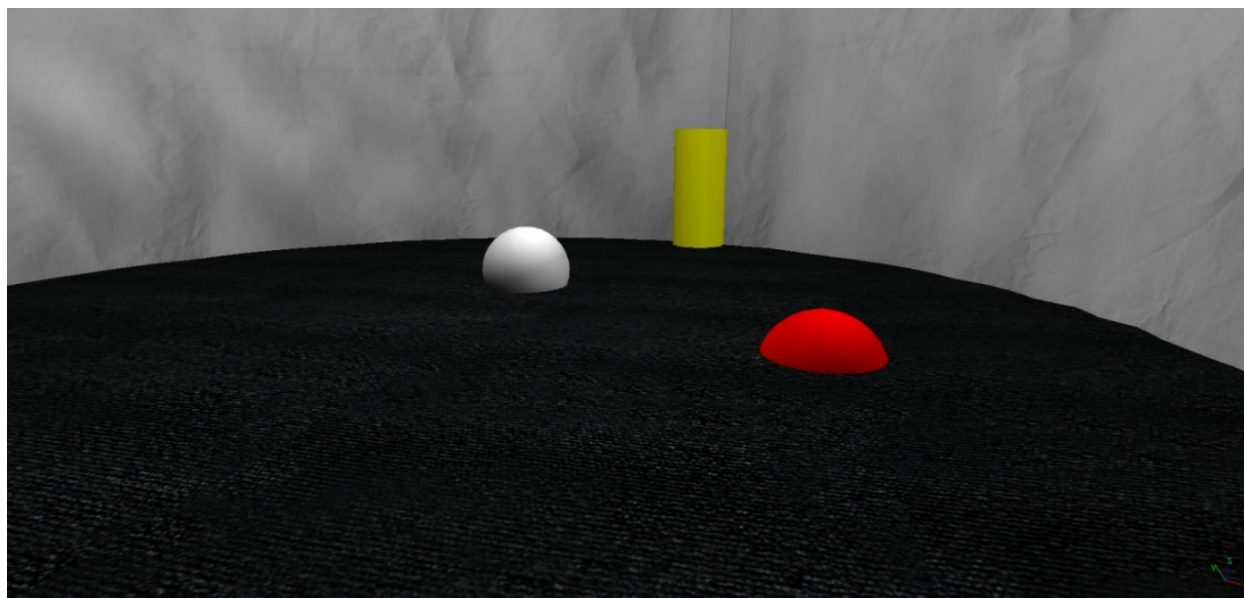
3.2 MATERIÁL A METODY

Veškerá měření probíhala v prostorách EEG laboratoře Mgr. Michala Vavrečky, Ph.D. v areálu Českého institutu informatiky, robotiky a kybernetiky, ČVUT.

3.2.1 TESTOVÁ ÚLOHA

Pro testování prostorové orientace jsme používali behaviorální úlohu ve virtuálním prostředí naprogramovanou v softwaru MATLAB (MATLAB, The MathWorks Inc., Natick, MA, USA). Subjekt byl usazen před 24" počítačovou obrazovku (LCD LED monitor ASUS VG248QE, ASUSTeK Computer Inc., Taipei City, Taiwan) v tlumeně osvětlené místnosti tak, že vzdálenost očí od obrazovky byla vždy cca. 70 cm. Během celého trvání testové úlohy měl subjekt zároveň nasazený 3D brýle (NVIDIA 3D Vision 2, Santa Clara, CA, USA) využívající LC shutter technologii a synchronizované s monitorem.

Na počítačové obrazovce byl subjektu prezentován obraz kruhové arény, která vždy obsahovala tři objekty: bílou kouli, červenou kouli a žlutou orientační značku na stěně, viz obr. 10. Obrázky byly vytvořeny s různými variantami rozmístění objektů v prostoru.



Obr. 10 *Příklad obrázku virtuální kruhové arény použitého během experimentu. V kruhové aréně vždy subjekt viděl 3 objekty: bílou kouli, červenou kouli a žlutou orientační značku.*

Během testování subjekt odpovídal na tři typy otázek:

- 1) *Která koule je blíže k Vám?* Tato úloha byla zaměřena na testování egocentrického referenčního rámce (dále ego).
- 2) *Která koule je blíže ke žluté značce?* Tato úloha byla zaměřena na testování allocentrického referenčního rámce (dále allo).
- 3) *Která koule je červená?* Tato část byla použita jako kontrolní (dále kontrola).

K odpovědi na otázku měl subjekt celkem 3 vteřiny, přičemž každý obrázek byl vždy prezentován na 1,5 vteřiny, následující 1,5 vteřiny mohl ještě subjekt odpovídat, ale už viděl pouze černou obrazovku.

Subjektům bylo prezentováno celkem 594 obrázků rozdělených do bloků. Na samém začátku testování byl umístěn 1 zkrácený tréninkový blok za účelem efektivnějšího seznámení subjektů s úlohou. V tomto tréninkovém bloku bylo celkem 18 obrázků rozdělených do 3 subčástí po 6 obrázcích – kontrola, ego, allo; v každé subčásti byly 3 obrázky ve 2D provedení a 3 obrázky ve 3D provedení. Data získané z této části nebyla zahrnuta do hodnocení výsledků. V testové části bylo použito zbylých 576 obrázků rozdělených do 12 bloků. Každý blok měl 3 subčásti – kontrola, ego, allo, každá subčást obsahovala 16 obrázků, tedy 48 obrázků v bloku. Pořadí subčástí v rámci bloku nebylo pro všechny bloky stejné, pravidelně se střídaly 3 varianty (1. kontrola, 2. ego, 3. allo; 1. ego, 2. allo, 3. kontrola; 1. allo, 2. kontrola, 3. ego). Obrázky byly prezentovány ve 2D a 3D provedení. V testové části bylo použito 96 unikátních obrázků a subjekt tedy viděl každý obrázek během testu celkem 6krát, v provedení pro každou testovanou podmínku – kontrola 2D, kontrola 3D, ego 2D, ego 3D, allo 2D, allo 3D. Na začátku každé subčásti se na obrazovce objevilo zadání s informací, na kterou z otázek má subjekt odpovídat, na konci subčásti jsme zařadili kontrolní otázku, o jaký typ úlohy se v dané subčásti jednalo. Uspořádání obrázků v rámci bloků a subčástí zůstávalo mezi subjekty konstantní.

Subjekt ovládal úlohu pomocí šipek na klávesnici (levá koule = levá šipka, pravá koule = pravá šipka). Každý ze subjektů byl instruován, aby odpovídal, co nejrychleji, ale zároveň co nejpresněji. Zároveň byl každý subjekt upozorněn na citlivost EEG ke vzniku artefaktů a požádán o maximální omezení pohybů, včetně mrkání, polykání, zatínání zubů apod. Mezi jednotlivými subčástmi mohl subjekt využít libovolně dlouhou pauzu k odpočinku či

úpravě polohy, další subčást nezačala, dokud si ji subjekt sám nespustil. Celý test trval cca. 40–50 minut.

Tuto podobu zadání jsme optimalizovali a finalizovali v průběhu experimentu, prvních 9 vyhodnocených subjektů mělo proto pozměněné pořadí obrázků v blocích oproti zbylým subjektům (mezi sebou však konstantní). Všechny subjekty ale během testu viděly stejných 96 unikátních obrázků a celkový experimentální set-up (celkový počet obrázků, počet obrázků pro jednotlivé podmínky, rozdělení do bloků a subčástí) byl také pro všechny subjekty totožný, proto jsme se rozhodli zahrnout i data od těchto prvních 9 subjektů do souhrnného zpracování.

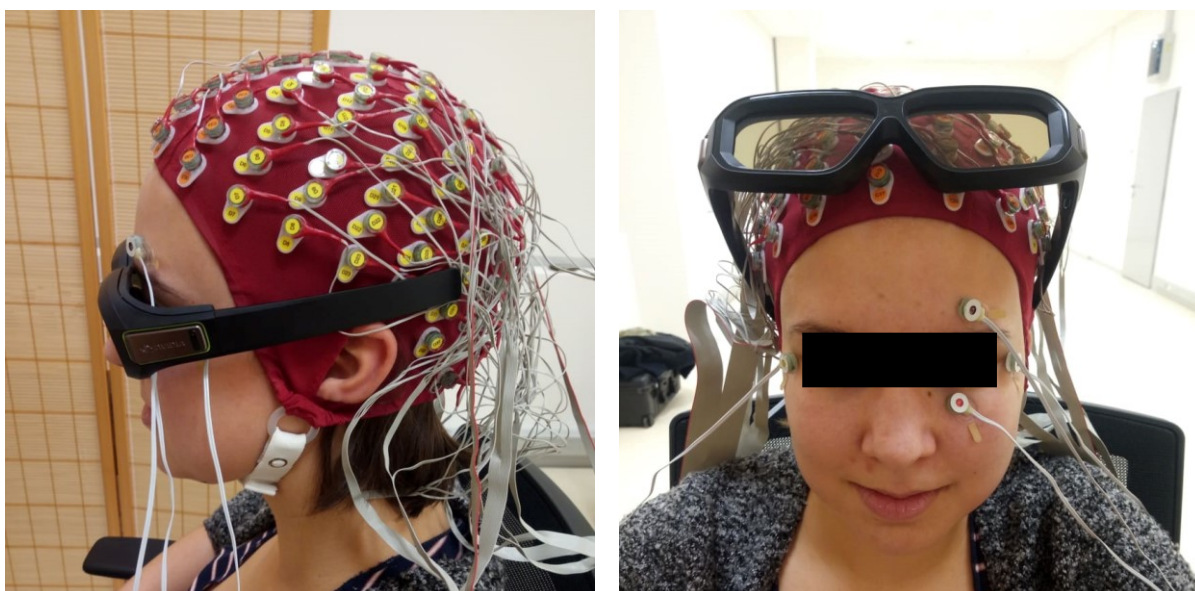
3.2.2 TESTOVANÉ OSOBY

Celkem jsme otestovali 23 dobrovolníků. Ze zpracování dat byli 2 subjekty vyřazeny pro velké množství artefaktů v EEG záznamu; vyhodnotili jsme tedy data od celkem 21 subjektů. Jednalo se o 12 žen a 9 mužů, 15 praváků a 6 leváků. Věkové rozmezí bylo 19–40 let včetně (průměr = 26.86, medián = 26, SD = 5.13). Žádný ze subjektů neměl osobní anamnézu neurologických či psychiatrických onemocnění a neužíval neurologickou či psychiatrickou medikaci, nebo jiné psychoaktivní látky. V den testování nesměly testované osoby užívat alkohol a minimálně 6 hodin před testem ani nápoje s obsahem kofeinu (káva, čaj, Coca-cola, energetické nápoje apod.). Kuřáci z testování vyřazeni nebyli. Všichni měli dle úvodního dotazníku normální nebo brýlemi či kontaktními čočkami korigovaný visus, zrakové testy administrovány nebyly. Každý ze subjektů vstupoval do testování dobrovolně a před započítím experimentu podepsal informovaný souhlas se zařazením do projektu. Účast nebyla motivována nárokem na odměnu. Projekt byl schválen Etickou komisí Fyziologického ústavu Akademie věd ČR.

3.2.3 NAHRÁVÁNÍ EEG SIGNÁLU

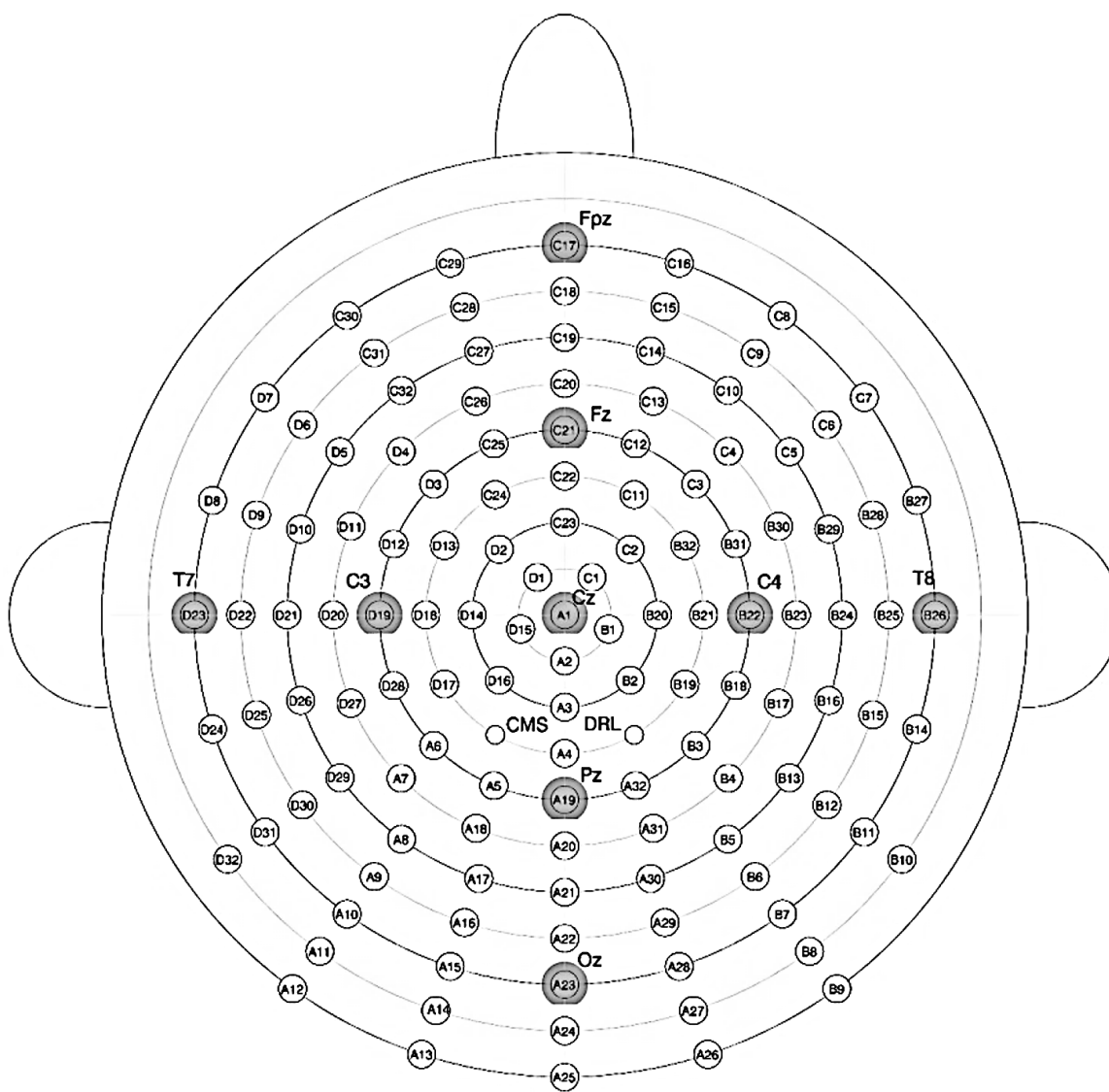
EEG signál byl nahráván kontinuálně z 128 elektrod (BioSemi ActiveTwo system, Biosemi B.V., Amsterdam, Nizozemsko); rozmístění elektrod viz obr. 13. Elektrody byly umístěny na elastickou čepici vhodně vybranou podle velikosti a tvaru hlavy; subjektu byla nejprve nasazena čepice, potom byl na každou pozici nanesen gel (SignaGel, Parker Laboratories, Inc., Fairfield, NJ, USA) pro zkvalitnění snímání signálu. Současně jsme kontinuálně nahrávali i EOG (elektrookulogram) pomocí 4 elektrod rozmístěných v okolí

očí podle schématu: (1) nad levým okem uprostřed, (2) pod levým okem uprostřed, (3) levé oko na kraji, (4) pravé oko na kraji, viz obr. 12. Kůže v těchto místech byla nejprve očištěna 60 % etanolem, na jednotlivé elektrody byl nanesen gel (SignaGel, Parker Laboratories, Inc., Fairfield, NJ, USA) a elektrody pak byly speciálními kulatými samolepkami přilepeny na kůži. Přesná pozice každé z elektrod byla před začátkem nahrávání naskenována pomocí skeneru Krios (Polaris Krios, Northern Digital Inc., Waterloo, Ontario, Kanada). Jako reference byly použity CMS (Common Mode Sense)/DRL (Driven Right Leg) elektrody kompatibilní s BioSemi ActiveTwo systémem; jejich umístění viz obr. 13. Sampling rate (vzorkovací frekvence) během nahrávání byla 2048 Hz, electrode offset před začátkem a během nahrávání byl držen pod 20 mV.



Obr. 11 *Fotografie dobrovolníka připraveného k experimentu. Všechny EEG elektrody jsou zapojeny na své konkrétní pozici na elastické čepici, kolem očí jsou nalepené EOG elektrody, nasazeny jsou 3D brýle.*

Obr. 12 *Fotografie zachycující pozice EOG elektrod kolem očí. Elektroda (1) nad levým okem uprostřed, elektroda (2) pod levým okem uprostřed, elektroda (3) levé oko na kraji, elektroda (4) pravé oko na kraji.*



Obr. 13 *Rozmístění 128 elektrod na povrchu hlavy během experimentu. Šedě označené pozice odkazují na umístění některých elektrod podle systému 10–20 (C = centrální, F = frontální, Fp = prefrontální, O = okcipitální, P = parietální, T = temporální; z = umístění v mediánní rovině, liché číslo = umístění na levé straně hlavy, sudé číslo = umístění na pravé straně hlavy). Referenčními elektrodami jsou CMS (Common Mode Sense) a DRL (Driven Right Leg). Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*

3.2.4 PRE-PROCESSING EEG SIGNÁLU

Zpracování EEG signálu proběhlo v softwaru MATLAB (MATLAB, The MathWorks Inc., Natick, MA, USA), verze R2016b, pomocí toolboxu EEGLAB (EEGLAB, UC San Diego, La Jolla, CA, USA), verze 14.1.1. Nejprve byla ke každé elektrodě přiřazena její příslušná pozice na povrchu hlavy; pro inkompatibilitu dat získaných pomocí Krios skeneru se

softwarem EEGLAB, nebyla nakonec tato data využita a pro každý subjekt byly použity standartní přednastavené pozice elektrod. Data byla re-referencována na average reference (průměrná reference), spočítanou na základě vstupů ze všech elektrod. Sampling rate (vzorkovací frekvence) byla upravena na hodnotu 512 Hz. Data byla následně filtrována v rozmezí 0,1–80 Hz pro analýzu ERP a v rozmezí 1–120 Hz pro časově-frekvenční analýzu. Od tohoto kroku byla EEG data zpracovávána paralelně ve dvou provedeních – pro analýzu ERP a pro časově-frekvenční analýzu. EEG záznam byl poté rozdělen na jednotlivé epochy pro každý prezentovaný obrázek; celý EEG záznam byl tedy rozdělen na celkem 594 epoch. Časové rozmezí pro každou epochu bylo nastaveno na -1000–2000 ms. Po rozepochování proběhla korekce baseline v čase -1000–0 ms. Tréninkové, špatně zodpovězené a vynechané pokusy (epochy) byly z vyhodnocení vyřazeny. Dále proběhlo čištění záznamu, kdy byly navíc vyřazeny epochy s velkým množstvím artefaktů. Pokud bylo během čištění zjištěno, že některá z elektrod špatně měřila a obsahovala artefakty po většinu trvání záznamu, byla ze záznamu odstraněna celá křivka této elektrody. V této situaci byla pak tato elektroda dodatečně interpolována do záznamu během fáze přepočítávání dat k závěrečné analýze, viz níže. Odstranění artefaktů bylo provedeno kompletně manuálně vizuální inspekci záznamů, automatické rejekce artefaktů jsme nevyužili. Drobné artefakty způsobené mrknutím byly v záznamu ponechány za účelem zachování dostatečného množství epoch k analýze. Po tom, co byl záznam takto zpracován, došlo k jeho rozdělení na části podle jednotlivých testovaných podmínek. Datasetsy od všech subjektů byly pak složeny do studie a proběhlo přepočítání nutné k závěrečné analýze. Během přepočítávání dat pro analýzu ERP proběhla další korekce baseline v rozmezí -200–0 ms.

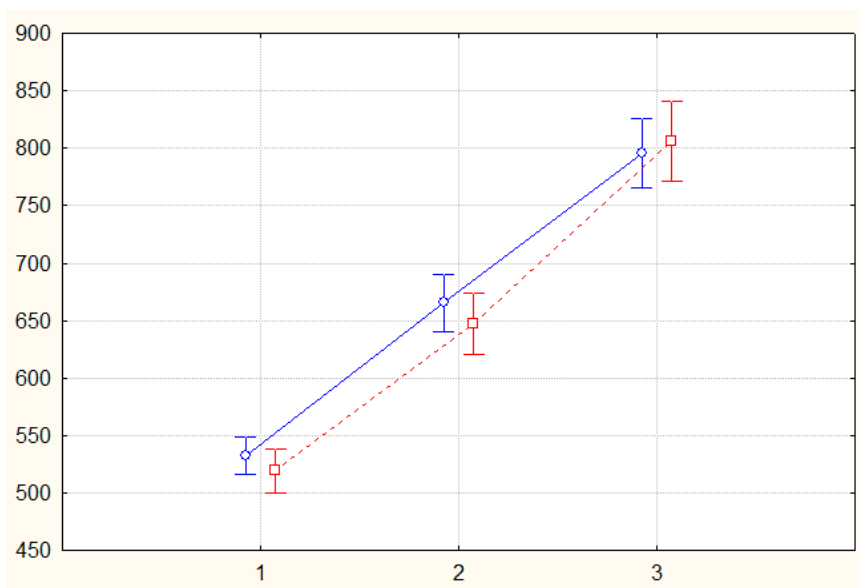
3.3 VÝSLEDKY

3.3.1 BEHAVIORÁLNÍ DATA

Pro analýzu behaviorálních dat, tj. hodnot reakčních časů a chybovosti, jsme zpracovávali pouze obrázky se správnou odpovědí, špatně zodpovězené a vynechané obrázky byly z analýzy vyřazeny. Z vyhodnocování dat byla také vyřazena tréninková část experimentu (prvních 18 obrázků, viz výše). Pro analýzu jsme použili Repeated Measures Analysis of Variance (ANOVA) a post-hoc Newman-Keuls test v softwaru STATISTICA.

3.3.1.1 Reakční časy

Nejrychlejší reakční čas byl zaznamenán pro kontrolní úlohu (průměr kontrola = 525,934 ms), dále pro ego úlohu (průměr ego = 656,236 ms), nejpomalejší reakční čas byl pozorován v allo úloze (průměr allo = 800,751 ms). Signifikantní rozdíly jsme našli mezi všemi těmito třemi podmínkami, viz Tab. 1 a Tab. 2. Signifikantní rozdíl mezi 2D a 3D variantou jsme v tomto souboru dat nepozorovali (průměr kontrola 2D = 532,633 ms, průměr kontrola 3D = 519,236 ms, průměr ego 2D = 665,606 ms, průměr ego 3D = 646,865 ms, průměr allo 2D = 795,614 ms, průměr allo 3D = 805,888), viz Tab. 1.



Graf 1 Grafické znázornění hodnot reakčních časů pro jednotlivé podmínky. Osa *x* reprezentuje jednotlivé podmínky: 1 = kontrola, 2 = ego, 3 = allo, osa *y* reprezentuje reakční čas (ms); modrá nepřerušovaná křivka = 2D, červená přerušovaná křivka = 3D.

Vytvořili jsme obecný lineární model, do kterého jsme zahrnuli i kategorické nezávislé prediktory pohlaví a laterality. Vzhledem k úzkému věkovému rozmezí dobrovolníků a velikosti skupiny jsme se nevěnovali vlivu věku. Co se týče pohlaví a laterality jsme signifikantní interakci nezaznamenali, viz Tab. 1.

Tab. 1 Obecný lineární model pro hodnoty reakčních časů. Signifikantní rozdíl lze vidět pro kontrolní, egocentrickou a allocentrickou podmínku (červeně). Žádnou signifikantní interakci mezi faktory nepozorujeme. CEA = kontrola, ego, allo; D23 = 2D verze, 3D verze.

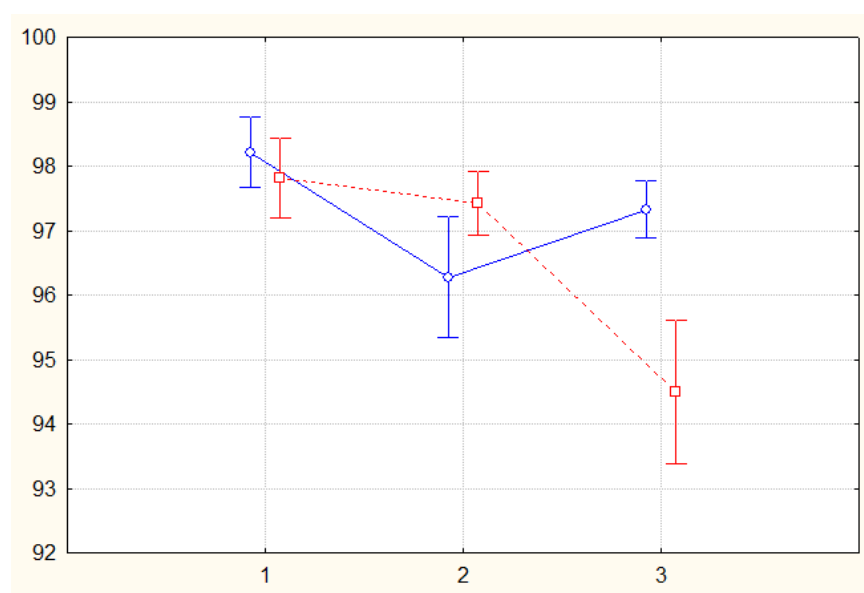
	F	p
pohlaví	0,1997	0,660609
lateralita	0,2989	0,591676
pohlaví*lateralita	0,8647	0,365436
CEA	90,3874	0,000000
CEA*pohlaví	1,1639	0,324397
CEA*lateralita	2,5935	0,089479
CEA*pohlaví*lateralita	1,5652	0,223728
D23	2,7724	0,114224
D23*pohlaví	0,0034	0,953984
D23*lateralita	1,4367	0,247109
D23*pohlaví*lateralita	0,0019	0,965326
CEA*D23	0,5708	0,570404
CEA*D23*pohlaví	0,6526	0,527077
CEA*D23*lateralita	1,1132	0,340182
CEA*D23*pohlaví*lateralita	2,0418	0,145414

Tab. 2 Newman-Keuls test pro hodnoty reakčních časů. Tabulka udává hodnoty p. Signifikantní rozdíly lze vidět mezi všemi třemi podmínkami.

	kontrola	ego	allo
kontrola		0,000120	0,000125
ego	0,000120		0,000120
allo	0,000125	0,000120	

3.3.1.2 Chybovost

Dále jsme vyhodnotili procentuální hodnoty správných odpovědí pro jednotlivé podmínky. Nejvíce správných odpovědí bylo v kontrolní úloze (průměr kontrola = 98,016 %), o něco menší úspěšnost byla v ego úloze (průměr ego = 96,850 %), nejméně správných odpovědí jsme zaznamenali v allo úloze (průměr allo = 95,912 %). Signifikantní rozdíl jsme pozorovali mezi allo 3D podmínkou (průměr allo 3D = 94,494 %) ve srovnání se všemi ostatními podmínkami (průměr kontrola 2D = 98,214 %, průměr kontrola 3D = 97,817 %, průměr ego 2D = 96,280 %, průměr ego 3D = 97,420 %, průměr allo 2D = 97,330 %), viz Tab. 3 a Tab. 4.



Graf 2 Grafické znázornění hodnot chybovosti pro jednotlivé podmínky. Osa *x* reprezentuje jednotlivé podmínky: 1 = kontrola, 2 = ego, 3 = allo, osa *y* reprezentuje reakční (ms); modrá nepřerušovaná křivka = 2D, červená přerušovaná křivka = 3D.

Opět jsme vytvořili obecný lineární model s kategoričnými nezávislými prediktory pohlaví a laterality, vliv věku do modelu zahrnut nebyl. Žádnou interakci týkající se pohlaví či laterality jsme ani v tomto souboru dat nepozorovali.

Tab. 3 Obecný lineární model pro hodnoty chybovosti. Signifikantní rozdíl lze vidět mezi kontrolní, egocentrickou a allocentrickou podmínkou (červeně). Signifikantní interakci lze vidět mezi faktorem prostorové podmínky (kontrola, ego, allo) a faktorem 2D/3D verze úlohy (červeně). CEA = kontrola, ego, allo; D23 = 2D verze, 3D verze.

	F	P
pohlaví	0,49	0,491254
lateralita	0,46	0,506758
pohlaví*lateralita	0,67	0,424584
CEA	3,35	0,046952
CEA*pohlaví	0,44	0,648805
CEA*lateralita	0,44	0,649657
CEA*pohlaví*lateralita	1,11	0,342557
D23	2,13	0,162596
D23*pohlaví	0,72	0,407266
D23*lateralita	0,65	0,429587
D23*pohlaví*lateralita	2,01	0,173927
CEA*D23	5,32	0,009763
CEA*D23*pohlaví	0,42	0,663510
CEA*D23*lateralita	0,91	0,413953
CEA*D23*pohlaví*lateralita	2,40	0,105944

Tab. 4 Newman-Keuls test pro hodnoty chybovosti. Tabulka udává hodnoty p. Signifikantní rozdíl lze vidět mezi allocentrickou 3D podmínkou a všemi ostatními podmínkami (kontrolní 2D, kontrolní 3D, egocentrická 2D, egocentrická 3D, allocentrická 2D).

	kontrola 2D	kontrola 3D	ego 2D	ego 3D	allo 2D	allo 3D
kontrola 2D		0,638401	0,165805	0,613769	0,717527	0,001255
kontrola 3D	0,638401		0,273705	0,638361	0,830325	0,003127
ego 2D	0,165805	0,273705		0,370953	0,217976	0,040174
ego 3D	0,613769	0,638361	0,370953		0,914519	0,007033
allo 2D	0,717527	0,830325	0,217976	0,914519		0,005044
allo 3D	0,001255	0,003127	0,040174	0,007033	0,005044	

3.3.2 ČASOVĚ-FREKVENČNÍ ANALÝZA

Prvním způsobem, který jsme zvolili k analýze EEG dat, byla časově-frekvenční analýza, tj. průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma v čase. Průběh výkonu jsme vyhodnocovali pro časové okno -500–1500 ms. Ke statickému vyhodnocení jsme použili párovou parametrickou statistiku (Repeated Measures ANOVA, t-test) s FDR korekcí. Za statisticky signifikantní byly považovány ty oblasti průběhu výkonu, kde byla mezi podmínkami p-hodnota $< 0,05$.

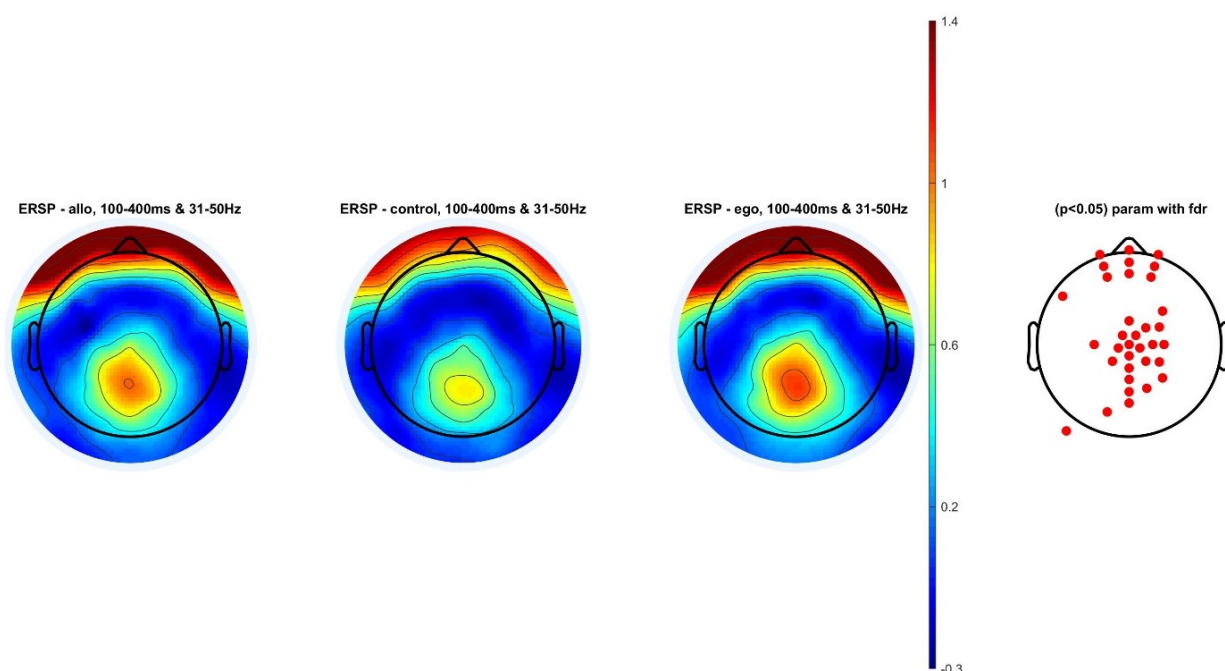
Přímo v návaznosti na text jsou k dispozici grafická vyobrazení průběhu výkonu ve formě topografických skalpových map, detailní vyobrazení průběhu výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma a mozkové oblasti je k dispozici v obrazové příloze na závěru této podkapitoly skrze odkazy přímo v textu.

3.3.2.1 *Pásmo gama (31–120 Hz)*

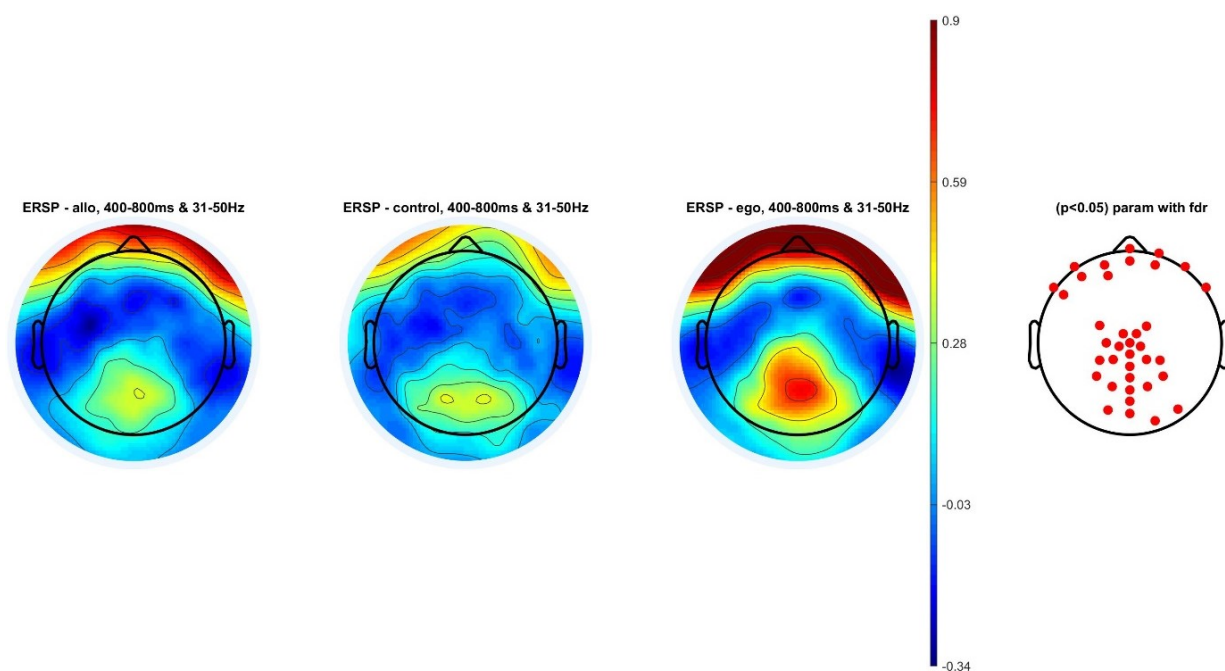
Pro obě pásma, low gamma (31–50 Hz) i high gamma (51–120 Hz) jsme zaznamenali téměř analogický průběh výkonu.

Parietálně (viz obr. 27), **centrálně** (viz obr. 32), **prefrontálně** (viz obr. 31) a ve **fronto-temporálních** a **laterálních frontálních** (viz obr. 29) oblastech bilaterálně pozorujeme ve většině svodů pro všechny podmínky krátkou výchylku zvýšení výkonu v čase 100–400 ms. Tento vrchol dosahuje v pásmu high gamma více pozitivních hodnot než v pásmu low gamma. Po zbytek epochy zůstává výkon v mírně pozitivních hodnotách, v nejvíce pozitivních hodnotách pro ego podmínku, poté pro allo, nejnižší (ale stále zvýšený) pro kontrolu. Signifikantní rozdíl jsme zaznamenali mezi ego a kontrolní podmínkou.

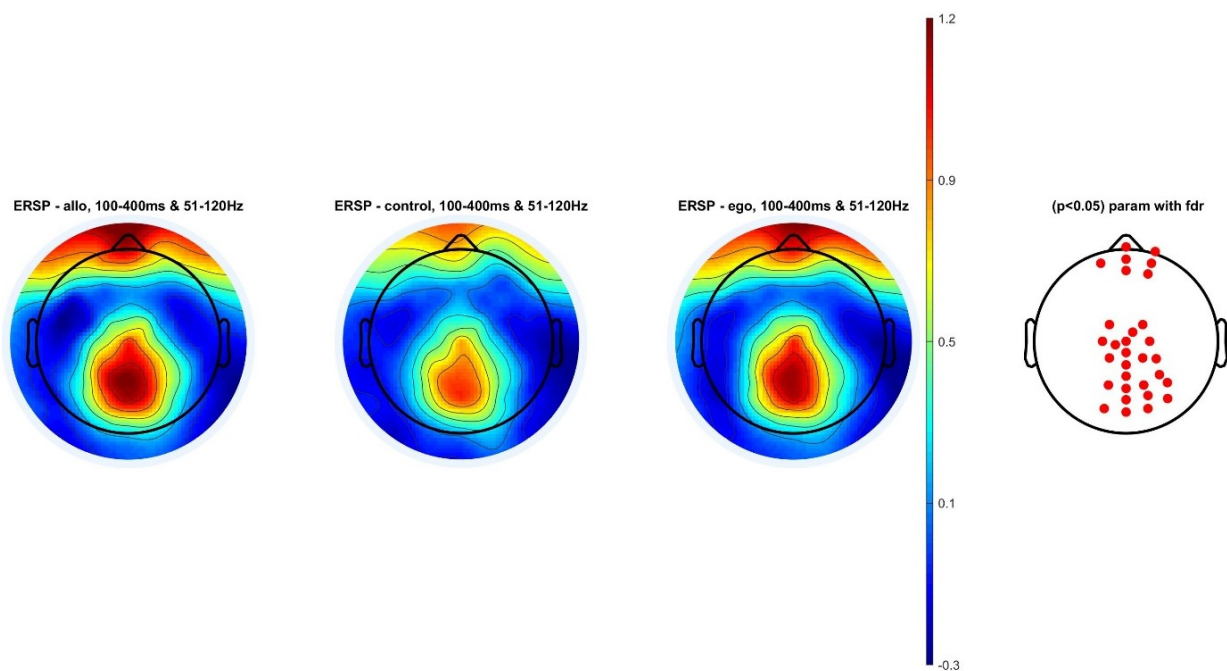
Okcipitálně (viz obr. 26), **temporálně** (viz obr. 28), **frontálně ve střední linii** (viz obr. 30) a v nejvíce laterálně umístěných parietálních elektrodách lze pozorovat během celé epochy oscilaci mezi pozitivními a negativními hodnotami výkonu bez rozdílu mezi podmínkami.



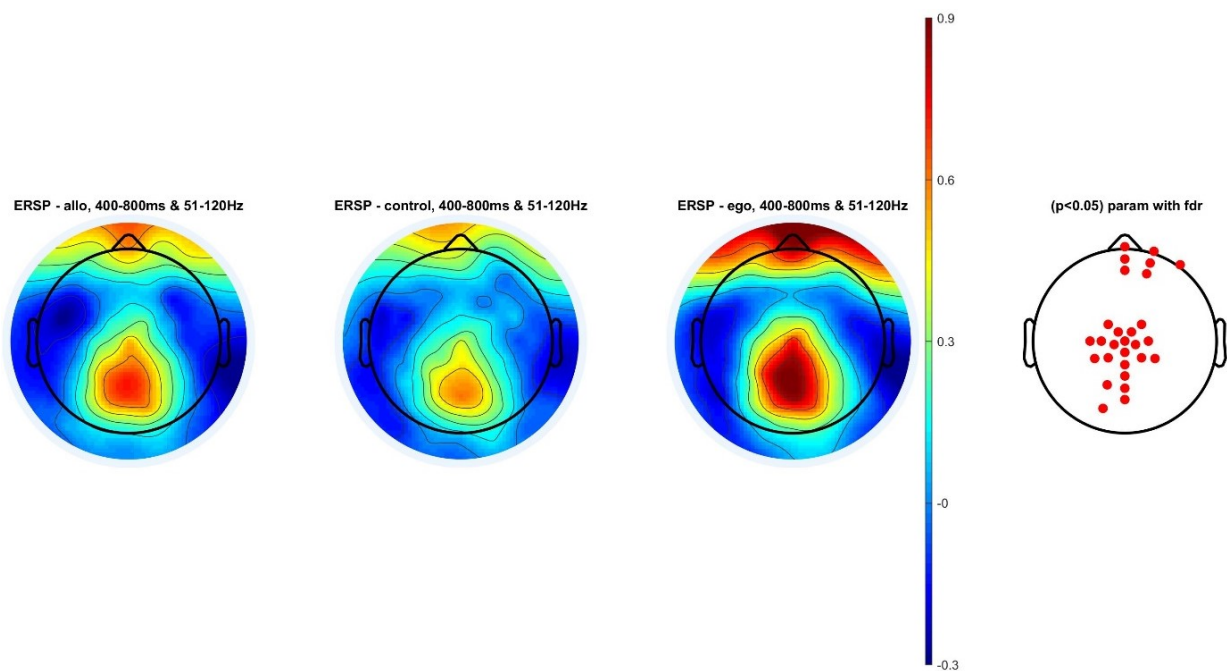
Obr. 14 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu low gamma v čase 100–400 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, upravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu upravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).



Obr. 15 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu low gamma v čase 400–800 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, upravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu upravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).



Obr. 16 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu high gamma v čase 100–400 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, upravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu upravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).



Obr. 17 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu high gamma v čase 400–800 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, upravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu upravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).

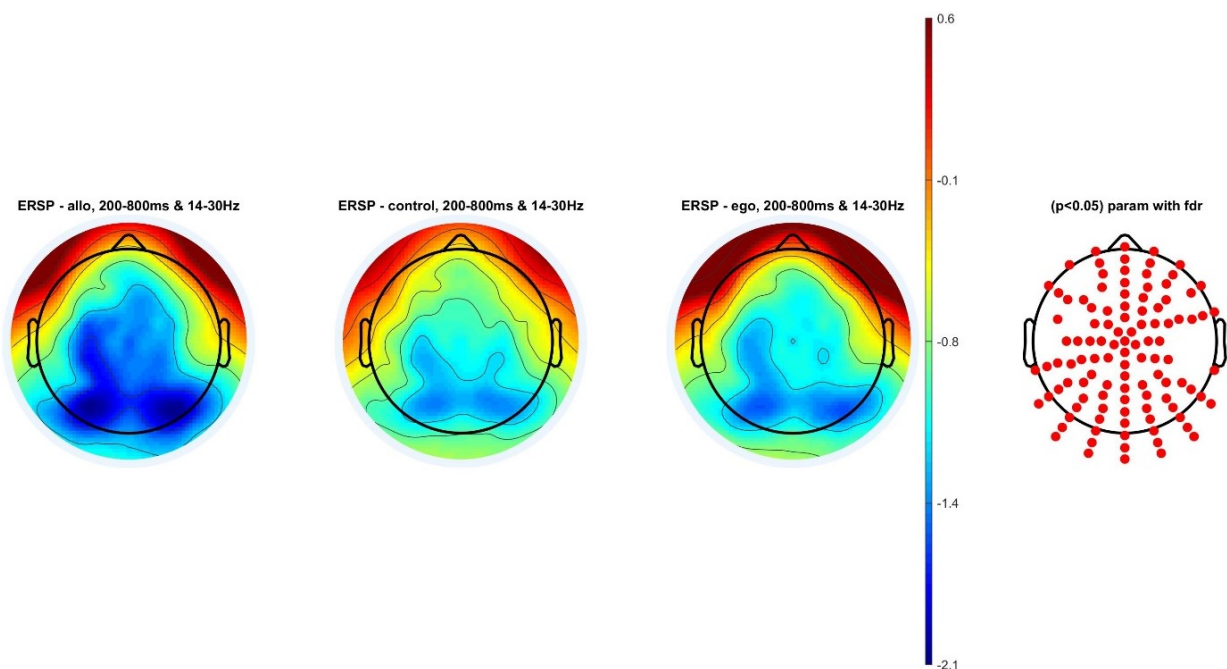
3.3.2.2 *Pásmo beta (14–30 Hz)*

Okcipitálně (viz obr. 26), **parietálně** (viz obr. 27), **centrálně** (viz obr. 32) a **frontálně ve střední linii** (viz obr. 30) má pásmo beta v první fázi podobný průběh jako pásmo alfa, viz níže. V části svodů lze pozorovat krátkou výchylku směrem do pozitivních hodnot na úplném počátku epochy bez signifikantního rozdílu mezi podmínkami. Poté výkon od cca. 200 ms strmě klesá a dosahuje svého nejnižšího vrcholu v čase cca. 500 ms. Tento vrchol dosahuje nejvíce negativních hodnot pro allo podmínku. Nicméně oproti pásmu alfa, dochází v pásmu beta ihned ke zvyšování výkonu. Pro kontrolní podmínku dochází k návratu na původní hodnotu výkonu již před 1000 ms, ego se vrací na původní hodnotu až na samém konci epochy v čase 1500 ms, hodnoty výkonu pro allo podmínku zůstávají až do konce epochy v negativních hodnotách. Signifikantní rozdíl jsme pozorovali ve všech svodech mezi kontrolní a allo podmínkou a ego a allo podmínkou, mezi ego a kontrolní podmínkou jsme pozorovali signifikantní rozdíl pouze v malé části svodů. Pro ego podmínku lze v pravostranných parietálních pozorovat pozvolnější návrat výkonu k původním hodnotám oproti levostranné parietální oblasti.

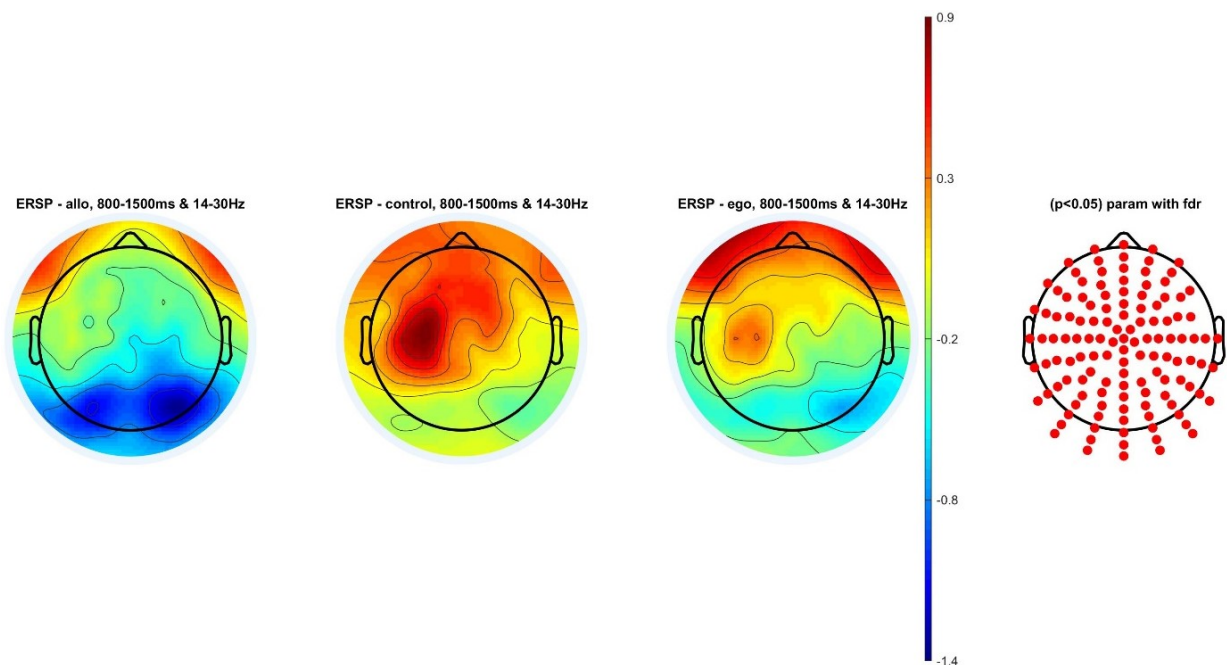
V **temporálních** (viz obr. 28) oblastech je průběh výkonu pásma beta proměnlivý, nicméně ve většině svodů obraz vypadá obdobně, negativní výchylka výkonu však nedosahuje takové amplitudy jako ve výše jmenovaných oblastech. Signifikantní rozdíly lze pozorovat v části svodů mezi allocentrickou a kontrolní podmínkou.

Ve **fronto-temporálních a laterálních frontálních oblastech** (viz obr. 29) bilaterálně dochází nejprve ke zvýšení výkonu s vrcholem kolem 200 ms. Následně kolem 500 ms pozorujeme krátkou výchylku do negativních hodnot, která se poté s různou strmostí navrací na původní hodnoty. Průběh je však proměnlivý a signifikantní rozdíly lze zaznamenat pouze levostranně mezi allo a kontrolní podmínkou a allo a ego podmínkou

Na **prefrontálních** (viz obr. 31) elektrodách lze pozorovat podobný obraz. Signifikantní rozdíly lze pozorovat mezi allo a kontrolní podmínkou a allo a ego podmínkou, kdy průběh výkonu pro allo podmínku zůstává až do konce epochy na signifikantně nižších hodnotách.



Obr. 18 *Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu beta v čase 200–800 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, vpravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).*



Obr. 19 *Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu beta v čase 800–1500 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, vpravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).*

Pásmo beta je jediným pásmem, ve kterém jsme zaznamenali signifikantní rozdíly mezi 2D a 3D provedením úlohy; v ostatních pásmech bylo nalezeno ojediněle pouze pár signifikantních výsledků na izolovaných elektrodách. Rozdíly byly patrné v malé skupině elektrod v okcipito-parietální oblasti, kde pro 3D variantu docházelo k signifikantně hlubšímu poklesu výkonu v tomto pásmu (viz obr. 33). Tento pokles byl na různých elektrodách vyjádřen v různém čase a s různou latencí v celém trvání analyzované epochy; na některých svodech se jednalo pouze o krátký časový úsek, na některých byl výkon signifikantně nižší po delší časový interval.

3.3.2.3 Pásmo alfa (8–13 Hz)

V **okcipitálních** (viz obr. 26) a **parietálních** (viz obr. 27) oblastech bilaterálně jsme pro všechny podmínky kontrolu, ego i allo pozorovali snížení výkonu v pásmu alfa, které začíná v čase kolem 200 ms a dosahuje svého vrcholu v čase kolem 500 ms. Toto snížení pak trvá až do konce epochy, výkon sice velmi zvolna stoupá, ale nedosahuje výchozích hodnot. Ve většině svodů dochází k nejvýraznějšímu vrcholu snížení pro allo podmínku (vrchol má větší amplitudu a delší latenci), toto snížení pak i přetrvává nejvíce negativní pro allo podmínku až do konce epochy. Signifikantní rozdíl jsme v okcipitálních svodech pozorovali mezi kontrolní a allo podmínkou a mezi allo a ego podmínkou. Mezi kontrolní a ego podmínkou jsme pro elektrody v těch to oblastech signifikantní rozdíl průběhu výkonu v pásmu alfa výkonu nepozorovali. V části svodů lze navíc pozorovat krátkou výchylku směrem do pozitivních hodnot na úplném počátku epochy bez signifikantního rozdílu mezi podmínkami.

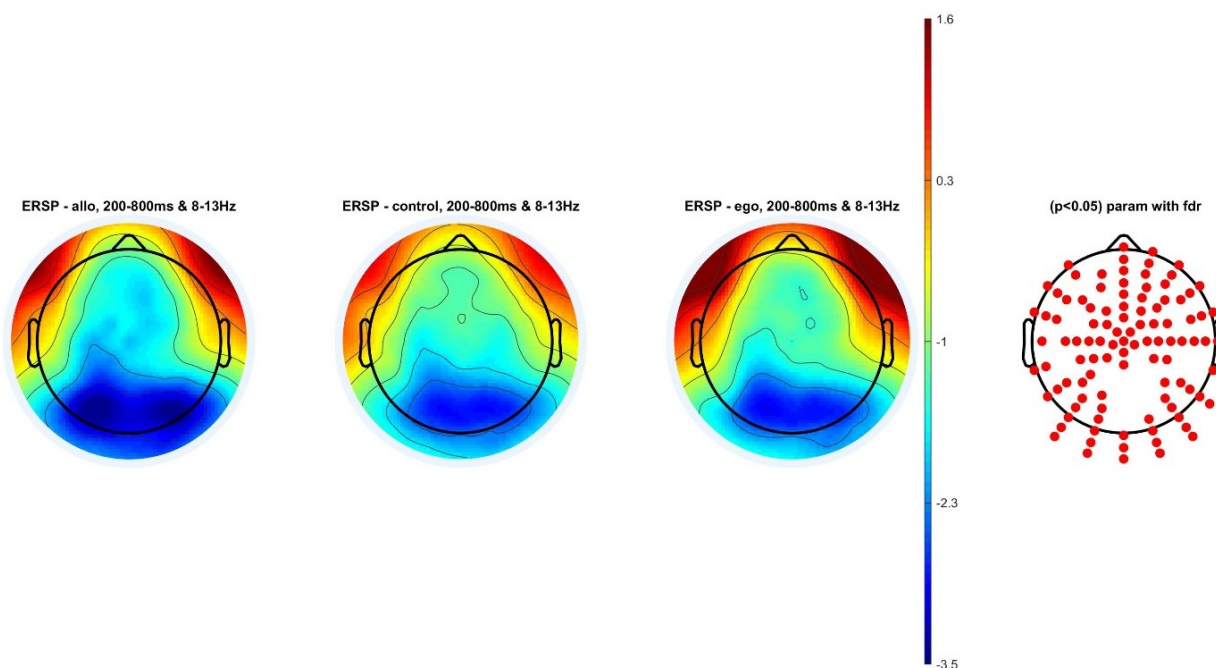
Situace na elektrodách v **centrální** (viz obr. 32) oblasti vypadá podobně, nicméně snížení výkonu dosahuje méně negativních hodnot a latence tohoto snížení je výrazně kratší a výkon tak začíná dříve stoupat. Signifikantní rozdíl pozorujeme mezi allo a kontrolní podmínkou. Ve většině svodů **frontálně ve střední linii** (viz obr. 30) je pozorovatelný obdobný průběh, avšak snížení výkonu dosahuje méně negativních hodnot a zároveň v této oblasti nepozorujeme, až na pár elektrod, signifikantní rozdíly mezi podmínkami.

V **prefrontálních** (viz obr. 31) elektrodách lze v rozmezí 500–1000 ms pozorovat po dosažení vrcholu snížení výkonu další výchylku směrem k méně negativním hodnotám. Mezi podmínkami sice nenacházíme signifikantní rozdíly, ale vrchol této výchylky

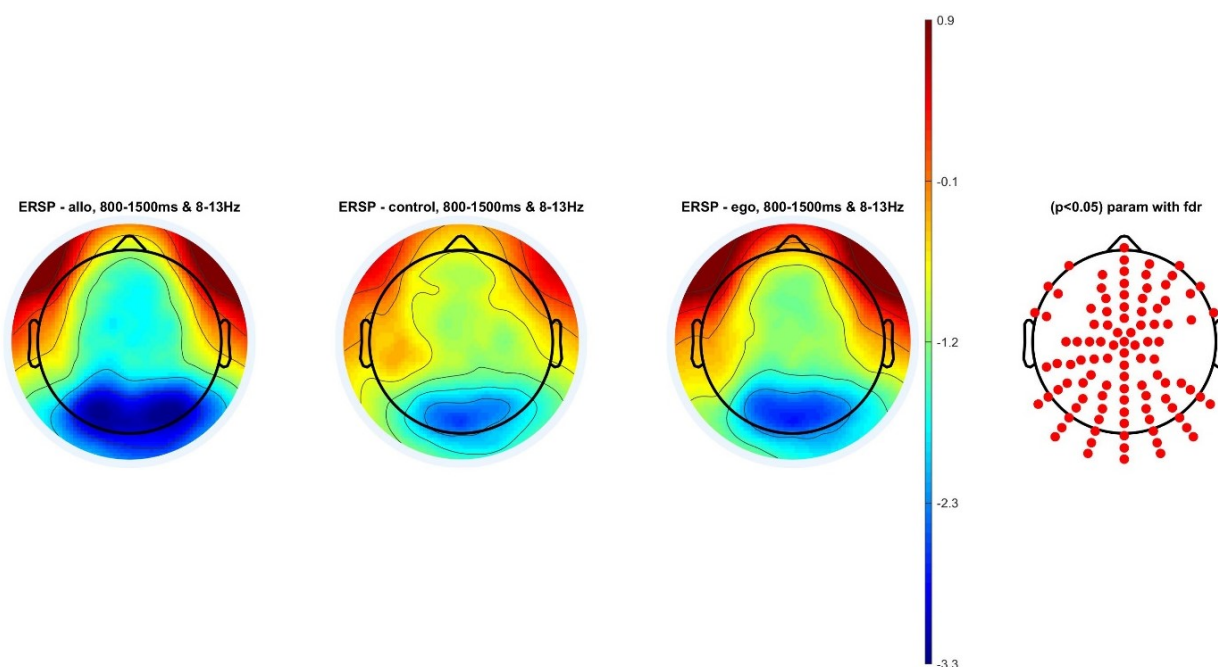
dosahuje svého vrcholu s určitým časovým posunem; nejdříve pro kontrolu, poté pro ego a nejpozději pro allo.

V **temporálních** (viz obr. 28) oblastech bilaterálně dochází také ke snížení výkonu pro všechny podmínky, nicméně směrem anteriorně stále méně výraznému. Průběh výkonu však v dané oblasti nemá jednotný obraz na všech elektrodách, je velmi proměnlivý.

Výrazně odlišný je průběh ve **fronto-temporálních** a **laterálních frontálních** (viz obr. 29) oblastech bilaterálně. V čase 0–500 ms dochází ke zvýšení výkonu s vrcholem kolem 200 ms. Tento vrchol má nejvyšší amplitudu pro ego podmínku. Následně ve zbytku epochy dochází pro kontrolní a allo podmínku k návratu výkonu do původních hodnot, v některých elektrodách pozorujeme až překmit do mírně negativních hodnot. Pro ego podmínku výkon sice mírně klesne, ale stále zůstává zvýšen v kladných hodnotách až do konce epochy. Signifikantní rozdíl pozorujeme mezi kontrolní a ego podmínkou.



Obr. 20 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu alfa v čase 200–800 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, upravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu upravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).

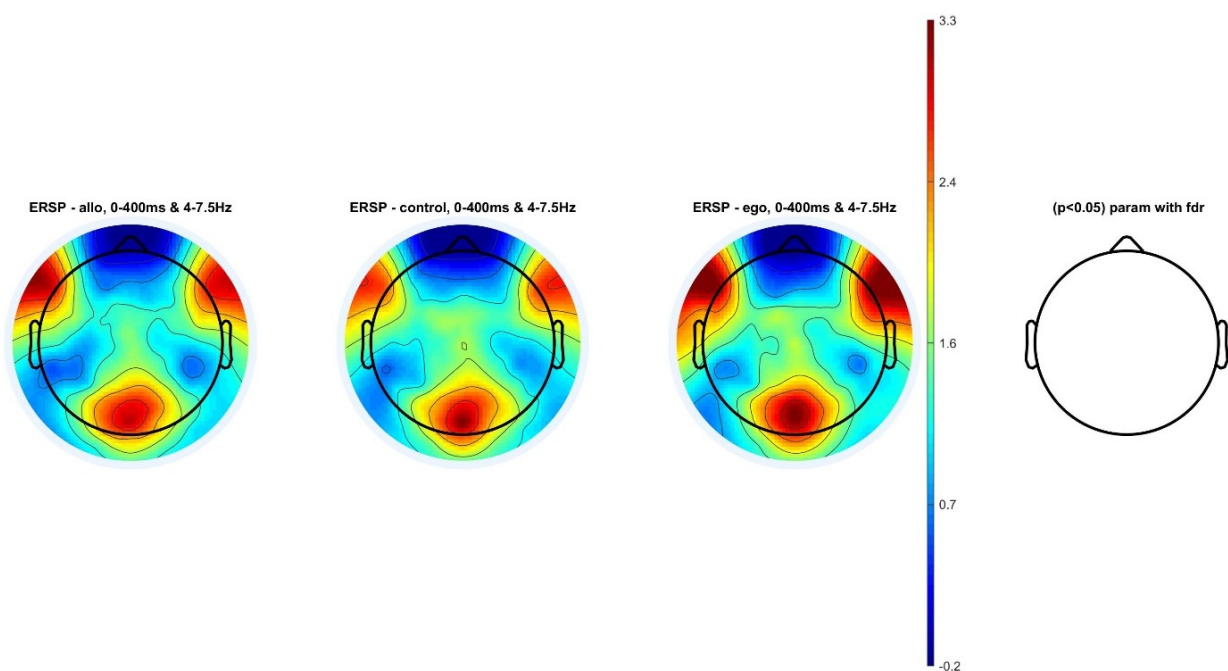


Obr. 21 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu alfa v čase 800–1500 ms. Vlevo allo, uprostřed kontrola, vpravo ego. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).

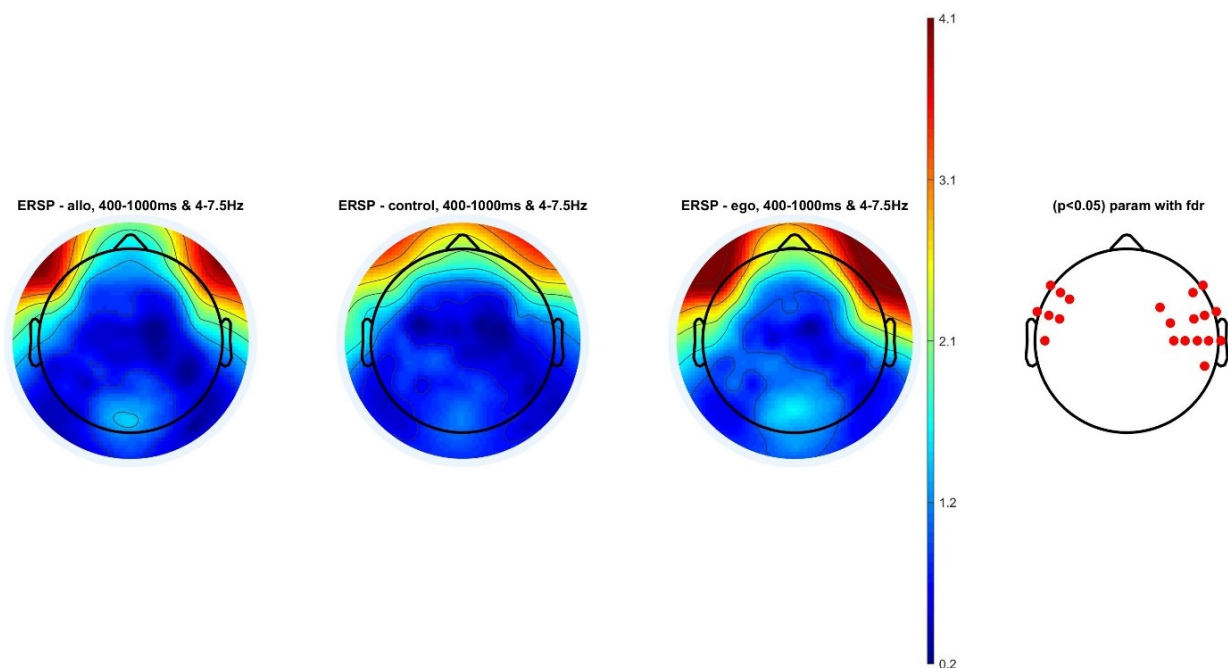
3.3.2.4 Pásmo theta (4–7,5 Hz)

Pásmo theta má **okcipitálně** (viz obr. 26), **parietálně** (viz obr. 27) a **centrálně** (viz obr. 32) podobný průběh; v časovém rozmezí 0–400 ms dochází k maximu zvýšení výkonu, v čase 400–1500 ms se výkon postupně navrácí na původní hodnoty. Signifikantní rozdíly mezi podmínkami jsme nepozorovali.

Rozdílný průběh je pozorovatelný v **temporálních** (viz obr. 28), **fronto-temporálních** a v **laterálních frontálních oblastech** (viz obr. 29) bilaterálně. V čase 0–400 ms opět dochází k maximu zvýšení výkonu, který je bez signifikantního rozdílu mezi podmínkami. Dále už ale nedochází k návratu na původní hodnotu výkonu. Výkon pro kontrolní podmínku strmě klesne, nicméně po zbytek trvání epochy stále zůstává v pozitivních hodnotách. Výkon pro allo podmínku zpočátku kopíruje průběh výkonu pro kontrolní, ale zůstává na mírně pozitivnějších hodnotách. Pro ego podmínku klesá výkon velmi pozvolna a až do konce epochy zůstává výrazně vyšší než pro allo či kontrolu. Signifikantní rozdíl byl zaznamenán mezi ego a kontrolní podmínkou, na některých svodech i mezi ego a allo podmínkou.



Obr. 22 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu theta v čase 0–400 ms. Vlevo *allo*, uprostřed kontrola, vpravo *ego*. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).



Obr. 23 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu theta v čase 400–1000 ms. Vlevo *allo*, uprostřed kontrola, vpravo *ego*. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).

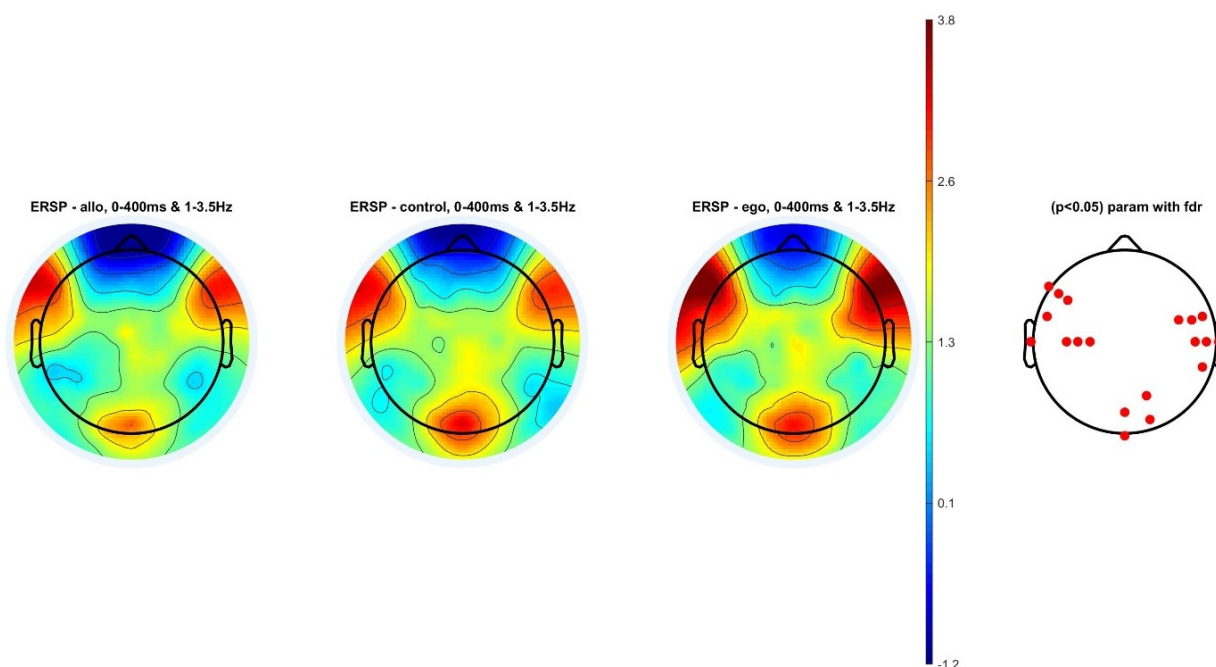
Ve svodech **frontálních ve střední linii** (viz obr. 30) lze vidět pozvolné fluktuující zvýšení a následné snížení výkonu s vrcholem nejčastěji v rozmezí 400–1000 ms, i když na některých elektrodách je vidět spíše déletrvající lehce fluktuující plateau. Tento vrchol je směrem anteriorně stále lépe viditelný. Stejný průběh lze pozorovat i na elektrodách **prefrontálních** (viz obr. 31). Průběh je pro všechny podmínky analogický a nepozorovali jsme žádné signifikantní rozdíly mezi podmínkami.

3.3.2.5 Pásmo delta (1–3,5 Hz)

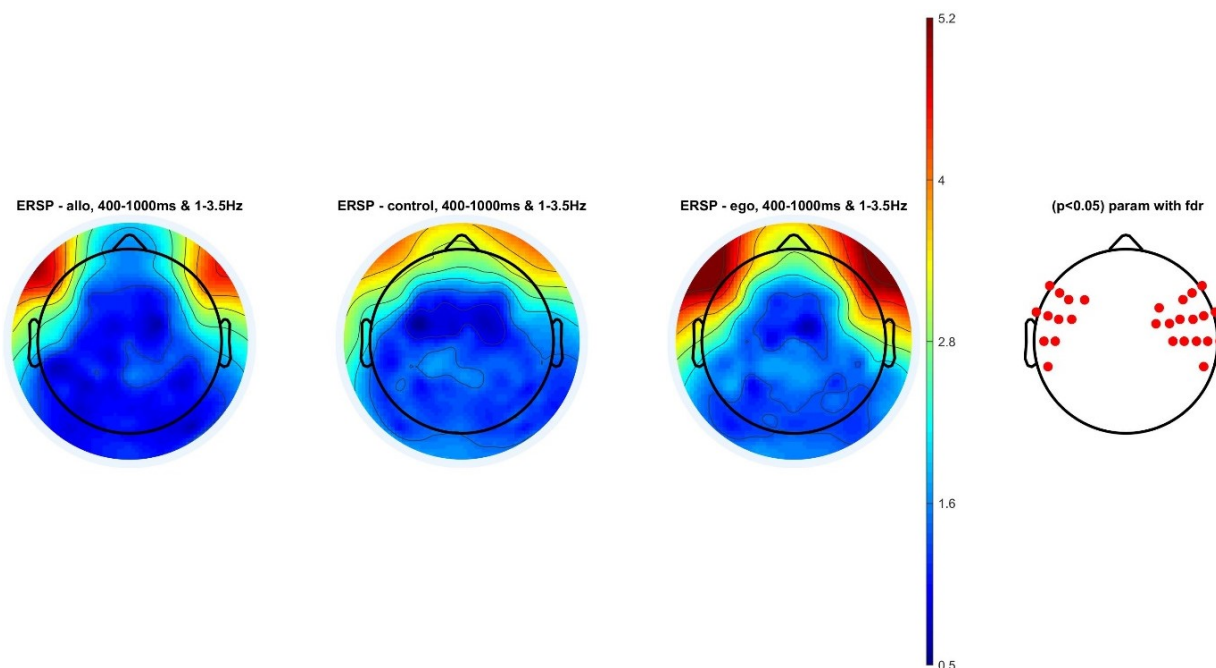
Průběh výkonu v pásmu delta v mnoha ohledech kopíruje pásmo theta. V oblastech **temporálních** (viz obr. 28), **fronto-temporálních**, a **laterálních frontálních** (viz obr. 29) je výkon co se týče jak průběhu, tak signifikantních rozdílů mezi podmínkami téměř identický s pásmem theta. Jediný rozdíl lze pozorovat v amplitudě vrcholu v čase 0–400 ms, který je pro všechny podmínky vyšší oproti pásmu theta, a navíc už v tomto časovém úseku lze pozorovat signifikantní rozdíly, konkrétně mezi ego a kontrolní podmínkou a ego a allo podmínkou, kdy hodnoty výkonu pro ego podmínku dosahují nejvyšších hodnot.

V oblastech **prefrontálních** (viz obr. 31) a **frontálních ve střední linii** (viz obr. 30) je průběh výkonu taktéž téměř identický s pásmem theta, viz výše, jenom amplituda pozitivní výchylky je vyšší.

Okcipitálně (viz obr. 26), **parietálně** (viz obr. 27) a **centrálně** (viz obr. 32) pozorujeme analogicky jako pro pásmo theta v časovém rozmezí 0–400 ms výchylku zvýšení výkonu, v čase 400–1500 ms se výkon postupně navrácí na původní hodnoty. V centrálních oblastech je tento pokles výkonu pozvolnější v pásmu delta oproti pásmu theta. V části okcipitálních a parietálních elektrod je navíc patrná ještě další výchylka výkonu do pozitivních hodnot s vrcholem v rozmezí 500–1000 ms. Kontrolní podmínka dosahuje svého vrcholu nejdříve, poté s mírnou latencí ego a s další mírnou latencí allo. Na některých elektrodách tyto dva vrcholy splývají v jeden. Signifikantní rozdíly mezi podmínkami jsme nepozorovali.

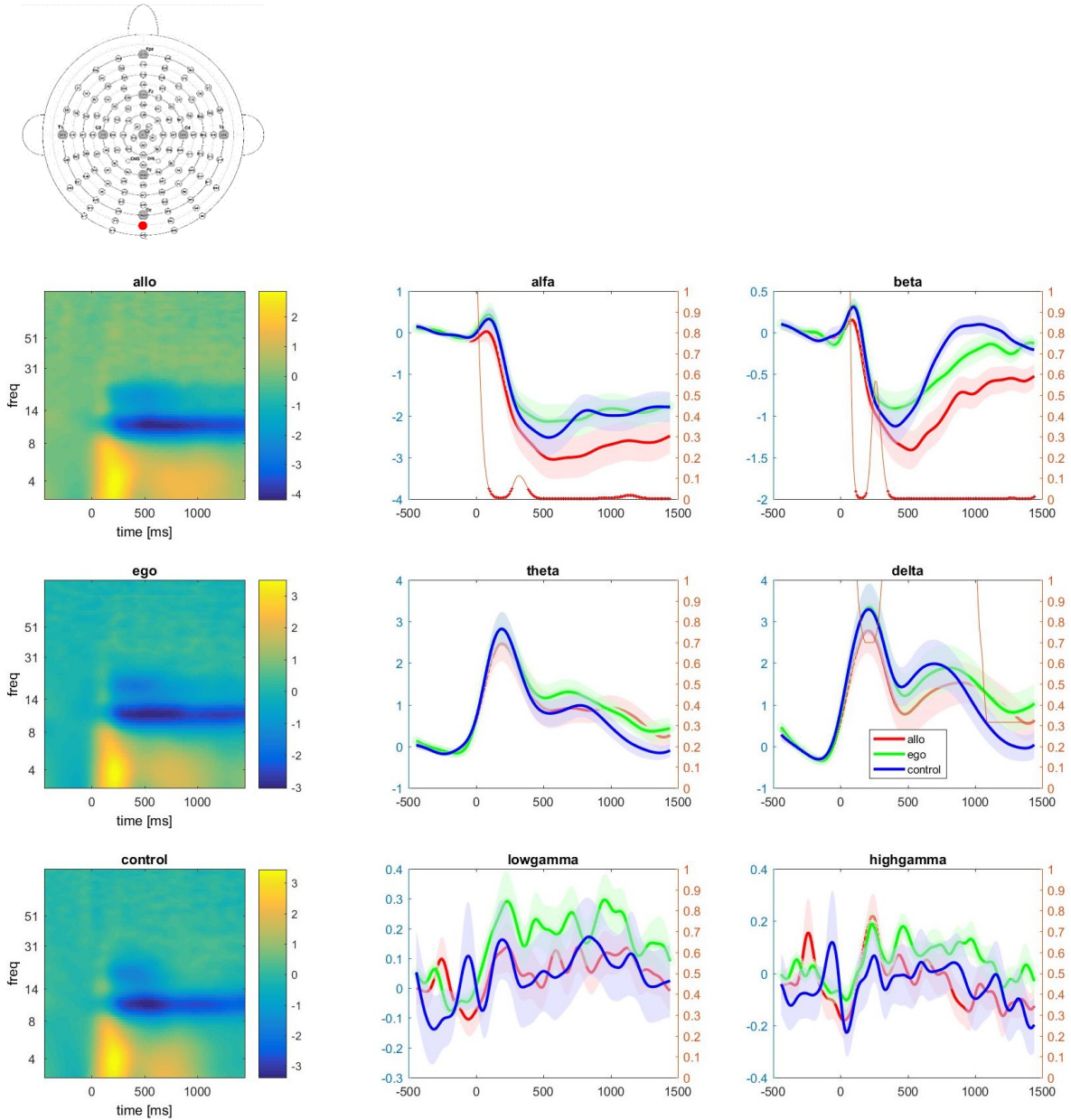


Obr. 24 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu delta v čase 0–400 ms. Vlevo *allo*, uprostřed *kontrola*, vpravo *ego*. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).

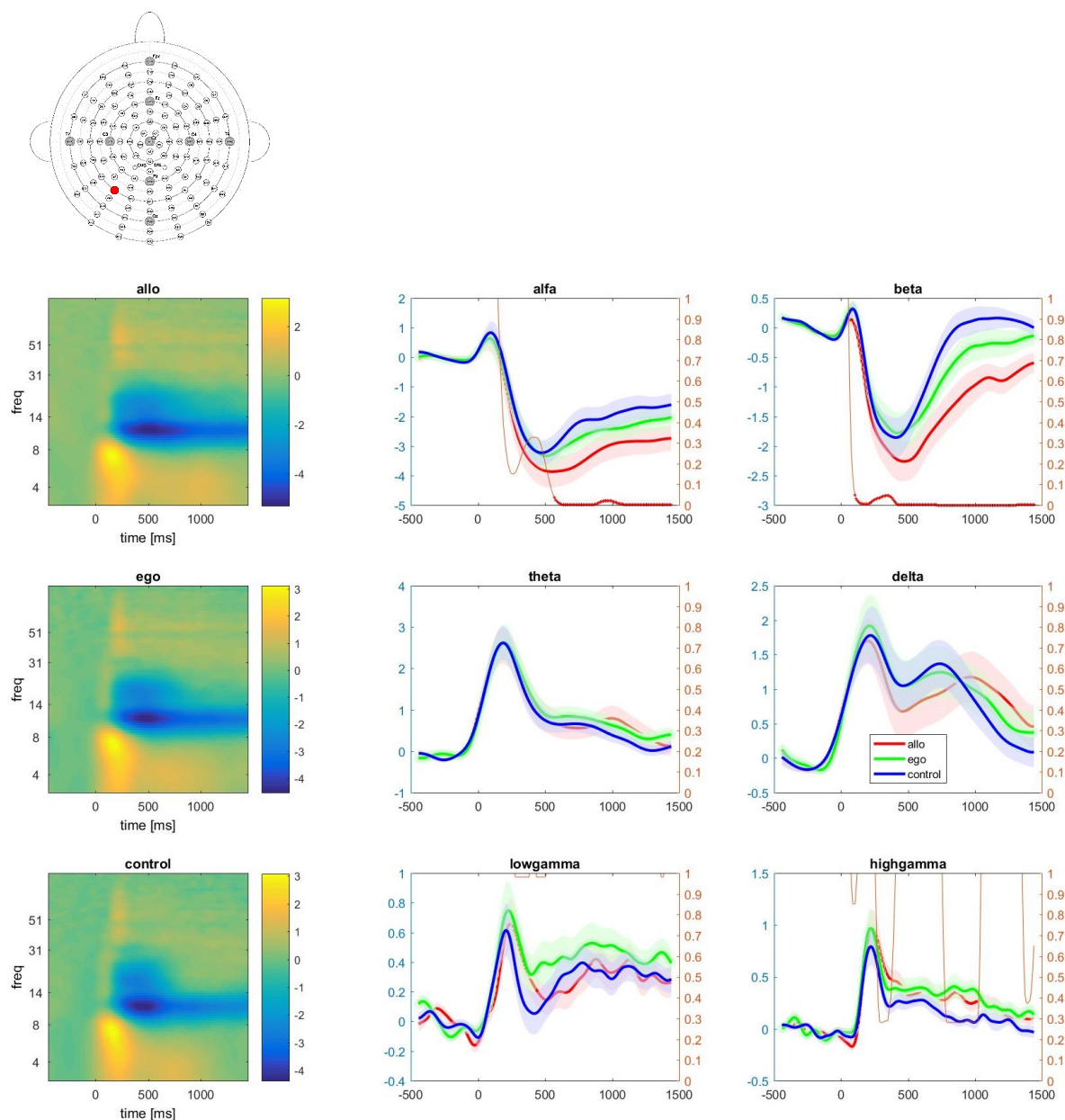


Obr. 25 Topografické mapy průběhu výkonu v pásmu delta v čase 400–1000 ms. Vlevo *allo*, uprostřed *kontrola*, vpravo *ego*. Výkon je vyjádřen pomocí barevné škály podle stupnice v pravé části obrázku (dB). Červené body v obrázku skalpu vpravo od barevné stupnice značí elektrody se signifikantním rozdílem mezi podmínkami ($p < 0,05$).

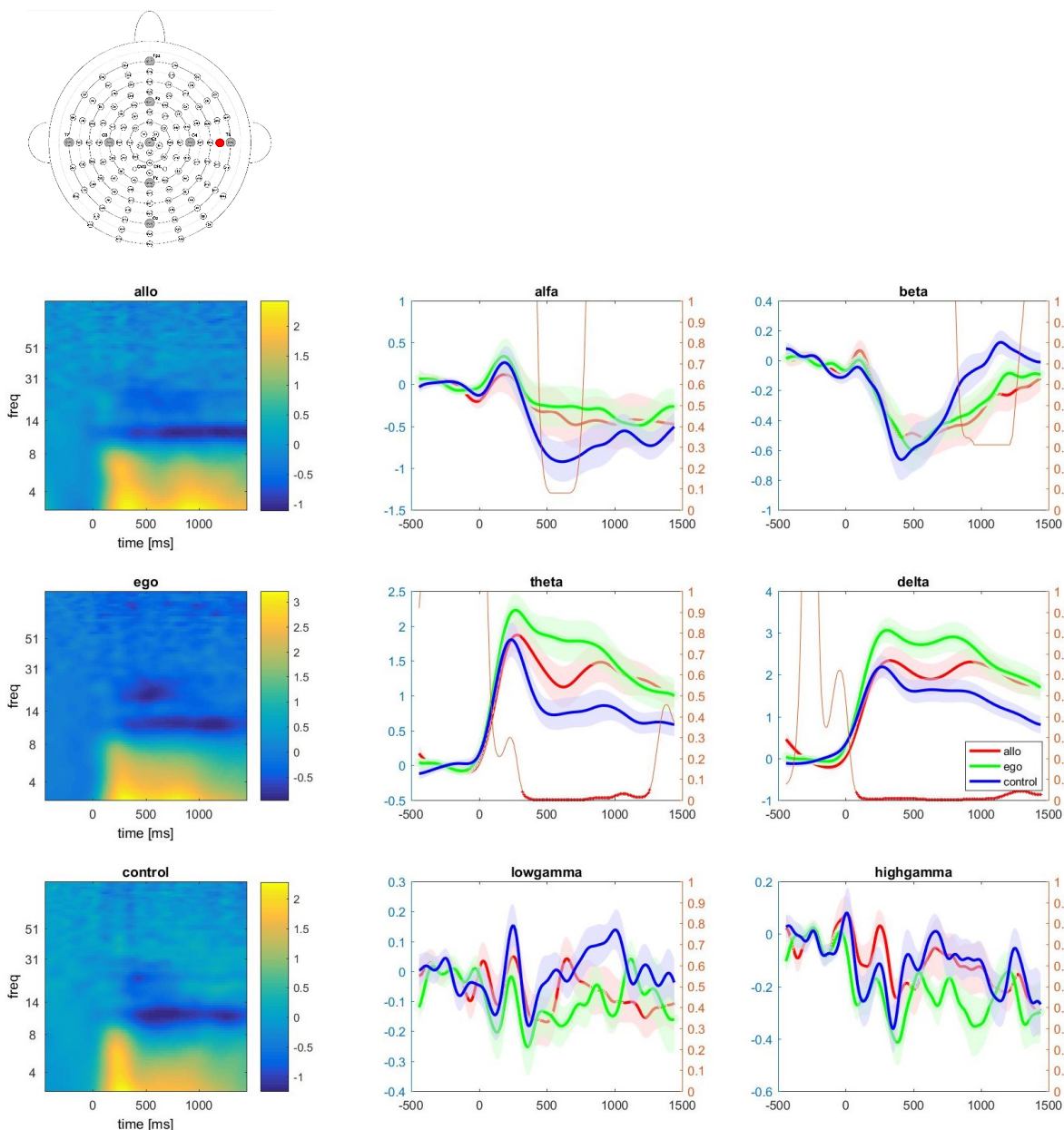
3.3.2.6 Obrazová příloha průběhu výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech



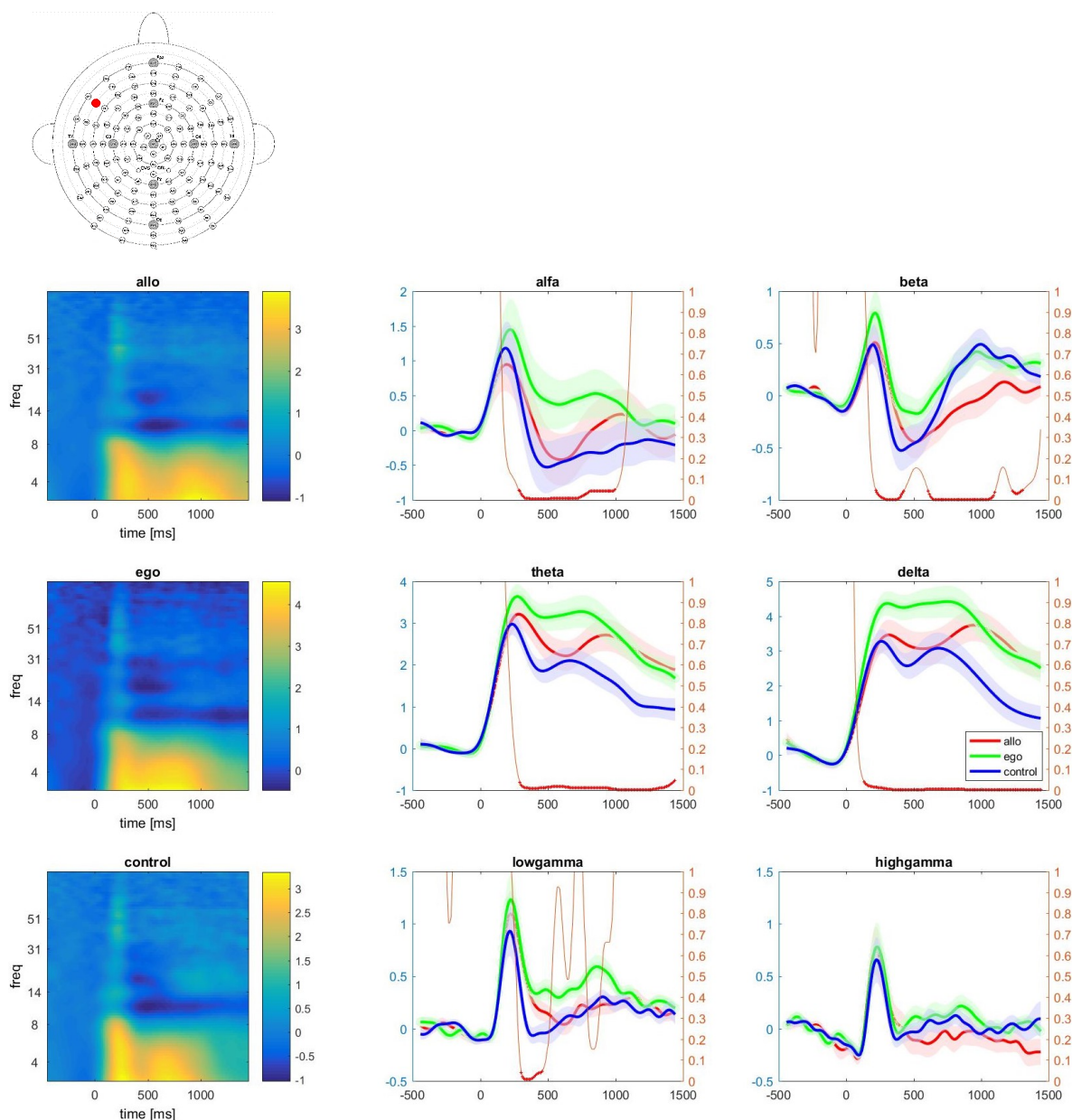
Obr. 26 Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro allocentrickou, egocentrickou a kontrolní podmínku v okcipitální oblasti na příkladu elektrody A24. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbýlé obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); modrá křivka = kontrola, zelená křivka = ego, červená křivka = allo; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



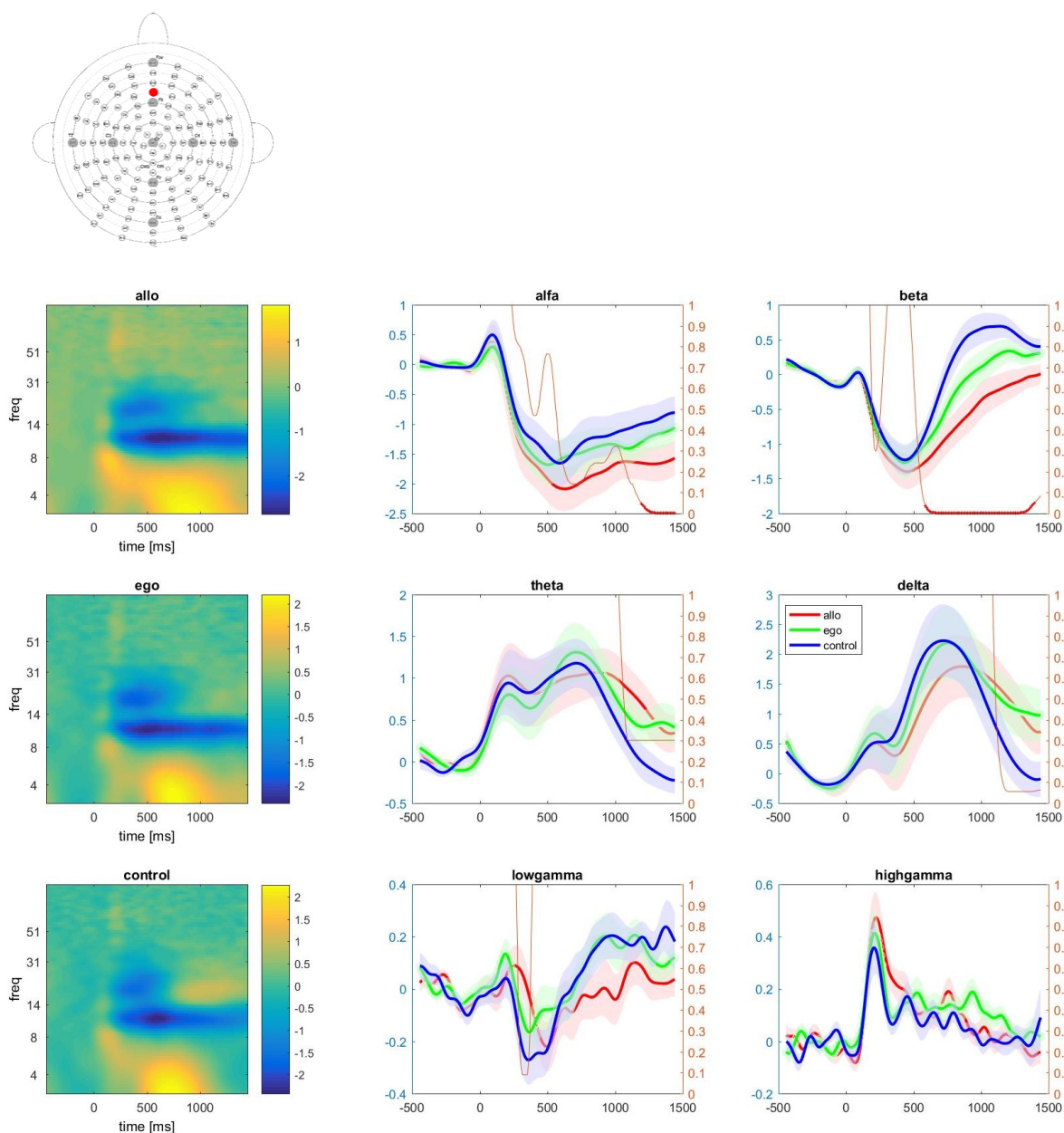
Obr. 27 Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro allocentrickou, egocentrickou a kontrolní podmínku v parietální oblasti na příkladu elektrody A8. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbylé obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); modrá křivka = kontrola, zelená křivka = ego, červená křivka = allo; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



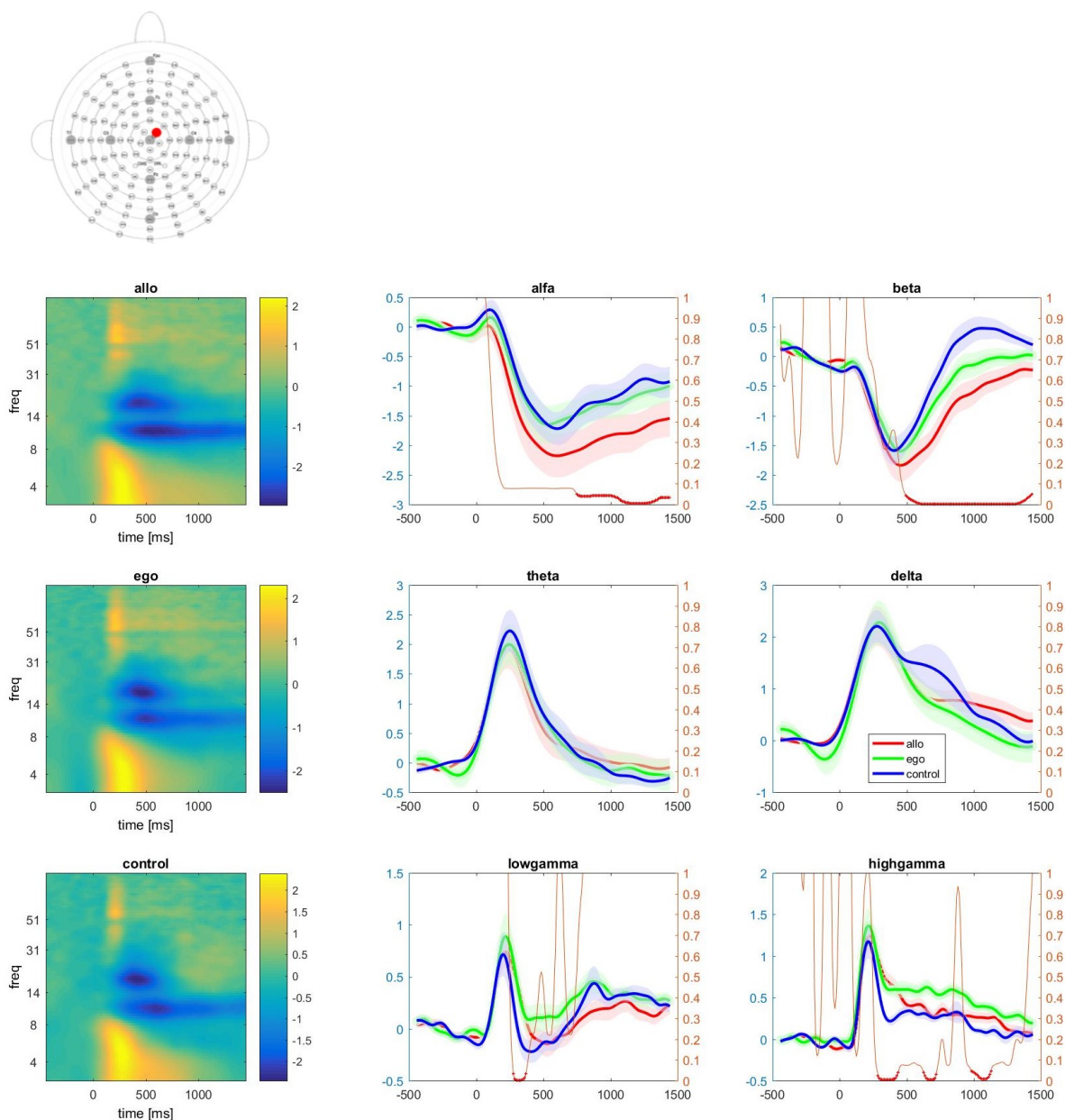
Obr. 28 *Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro allocentrickou, egocentrickou a kontrolní podmínku v temporální oblasti na příkladu elektrody B25. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbýlé obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); modrá křivka = kontrola, zelená křivka = ego, červená křivka = allo; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



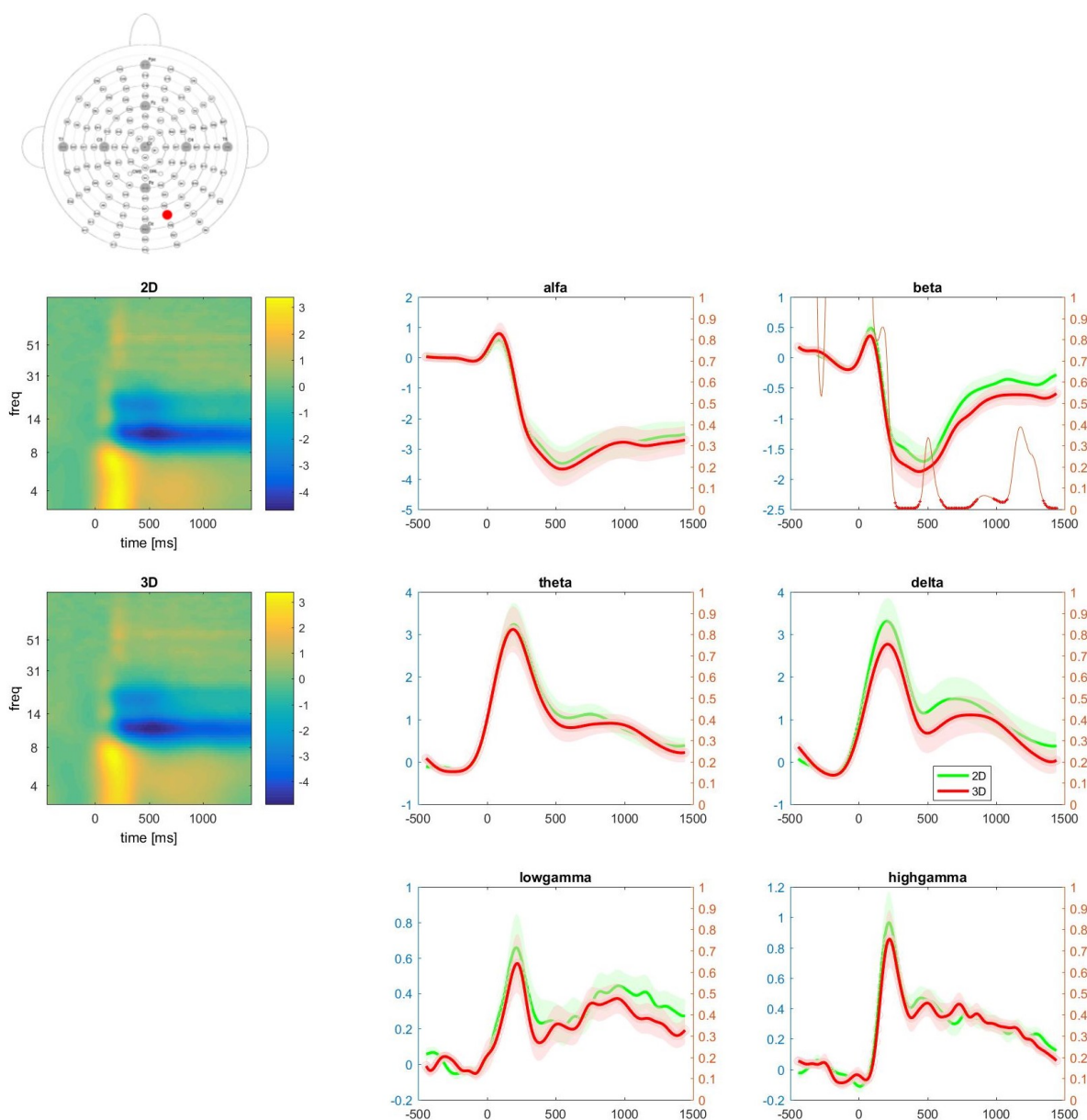
Obr. 29 Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro allocentrickou, egocentrickou a kontrolní podmínku ve fronto-temporální a laterální frontální oblasti na příkladu elektrody D6. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbývající obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); modrá křivka = kontrola, zelená křivka = ego, červená křivka = allo; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pocházejí. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



Obr. 30 Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro allocentrickou, egocentrickou a kontrolní podmínku ve frontální oblasti ve střední linii na příkladu elektrody C20. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbylé obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); modrá křivka = kontrola, zelená křivka = ego, červená křivka = allo; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



Obr. 32 *Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro allocentrickou, egocentrickou a kontrolní podmínku v centrální oblasti na příkladu elektrody C1. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbýlé obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); modrá křivka = kontrola, zelená křivka = ego, červená křivka = allo; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



Obr. 33 *Průběh výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech pro 2D a 3D podmínku v okcipito-parietální oblasti na příkladu elektrody A29. Obrázky na levé straně vyjadřují výkon pro jednotlivé frekvence pomocí barevné škály podle přiložené stupnice (dB); osa y reprezentuje frekvence (Hz), osa x čas (ms). Zbylé obrázky reprezentují průběh výkonu pro jednotlivá frekvenční pásma. Osa y na levé straně reprezentuje výkon (dB), osa x reprezentuje čas (ms); zelená křivka = 2D, červená křivka = 3D; světlejší oblasti kolem jednotlivých křivek ve stejné barvě reprezentují střední chybu průměru (SEM). Osa y na pravé straně a oranžová křivka reprezentují hodnotu signifikance rozdílu mezi podmínkami, červené oblasti této křivky značí statisticky signifikantní oblasti ($p < 0,05$). Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*

3.3.3 EVENT-RELATED POTENCIÁLY

Druhou metodou, pomocí které jsme vyhodnocovali EEG data, byla analýza event-related potenciálů. Průběh výkonu jsme vyhodnocovali pro časové okno -500–1500 ms. Ke statickému vyhodnocení jsme použili párovou parametrickou statistiku (Repeated Measures ANOVA, t-test) s FDR korekcí. Za statisticky signifikantní byly považovány ty oblasti průběhu potenciálu, kde byla mezi podmínkami p-hodnota $< 0,05$.

3.3.3.1 *Komponenty ERP*

V následujícím textu se budu věnovat popisu komponent ERP v jednotlivých mozkových oblastech. Detailní obrázky průběhu ERP jsou k dispozici v závěru této podkapitoly skrze odkazy přímo v textu.

V čase 1700–2000 ms byla ve všech oblastech skalpu patrná výchylka potenciálu (negativní i pozitivní), která však nepatří mezi výše popsané komponenty ERP, navíc se vyskytovala velmi variabilně a pouze u části subjektů. Pravděpodobně se jedná o artefakt či nespecifickou reakci na zmizení obrázku a z následujícího hodnocení je tedy tato výchylka vyřazena.

V **okcipitálních** oblastech (viz obr. 34) pozorujeme nejdříve velmi drobnou negativní výchylku C1 následovanou výchylkou P1 a N1, které však nemají výraznou amplitudu (výchylka N1 na některých elektrodách téměř chybí). Výchylka P2 dosahuje výrazně vyšší amplitudy oproti P1, ve srovnání s P2 v parietálních oblastech má však kratší latenci. Poté hodnota potenciálu pozvolna klesá a drží se na hodnotách mírně nad 0 μV .

Parietálně (viz obr. 35) pozorujeme nejprve pozitivní výchylku P1, která sahá až k hodnotám okolo 6 μV , dále negativní výchylku N1, následuje další pozitivní výchylka P2 s mírně vyšší amplitudou a výrazně delší latencí než P1. Následující průběh je už obdobný jako okcipitálně.

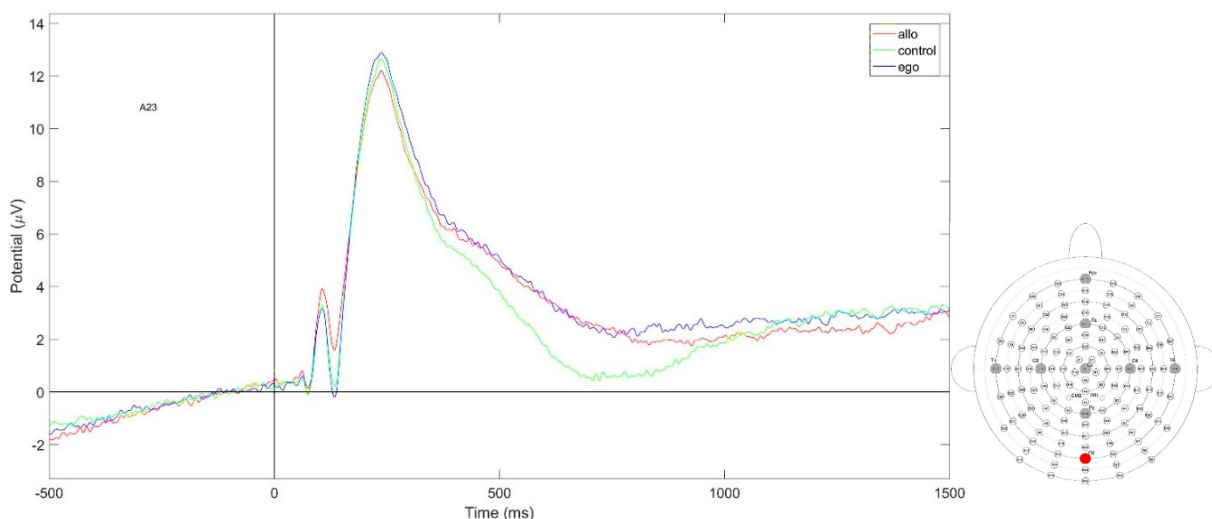
Temporálně pozorujeme oproti předchozím oblastem průběh zcela odlišný, který se navíc liší na pravé a levé straně. V pravostranné temporální oblasti (viz obr. 36) vidíme komponentu N1, následuje komponenta P2 s vyšší amplitudou oproti levostranným temporálním, fronto-temporálním, a frontálním oblastem (hodnota potenciálu zde pro všechny podmínky přesahuje 0 μV). Dále vidíme komponentu N2. V následujícím průběhu se potenciál navrácí k výchozím hodnotám a po zbytek epochy fluktuuje kolem 0 μV .

Průběh ERP je však na pravostranných temporálních elektrodách proměnlivý a není zcela uniformní. V levostranné temporální oblasti (viz obr. 37) je průběh ERP po celou dobu trvání epochy v negativních hodnotách. Průběh ERP na elektrodách v levostranné temporální oblasti nemá uniformní průběh, je proměnlivý a směrem antero-posteriorně se křivka postupně oplošťuje a jednotlivé výchyly jsou velmi špatně patrné. Jednotlivé komponenty ERP lze v tomto případě jenom těžko rozlišit.

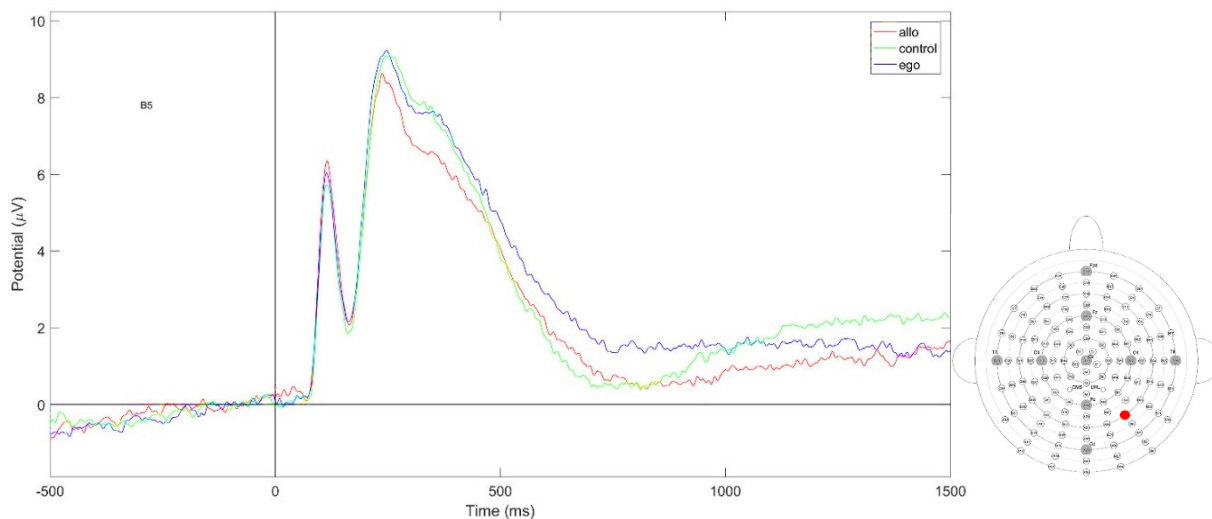
Fronto-temporálně (viz obr. 38 a obr. 39) lze bilaterálně pozorovat podobný průběh ERP jako v pravostranné temporální oblasti. Opět zde nalézáme komponenty N1, P1 a N2. Negativní výchyly zde mají oproti pravostranné temporální oblasti vyšší amplitudu. Na obou stranách lze vidět strmější návrat k původním hodnotám následující po komponentě N2 oproti oblastem frontálním, vpravo až překmit do kladných hodnot. V levostranných fronto-temporálních elektrodách lze navíc pozorovat výrazně delší latenci výchyly N2.

V průběhu ERP ve **frontální** oblasti (viz obr. 40) lze, obdobně jako v oblastech fronto-temporálních, nejprve pozorovat negativní výchyly N1, která má však větší amplitudu, následovanou drobnou pozitivní výchyly P2, která zde však nedosahuje ani k výchozí hodnotě potenciálu a vrchol je stále v negativních hodnotách; následuje další negativní výchyly N2 opět s výrazně větší amplitudou oproti fronto-temporálním oblastem. Poté se potenciál pozvolna navrácí na původní výchozí hladinu. Obdobný průběh lze zaznamenat i **prefrontálně**.

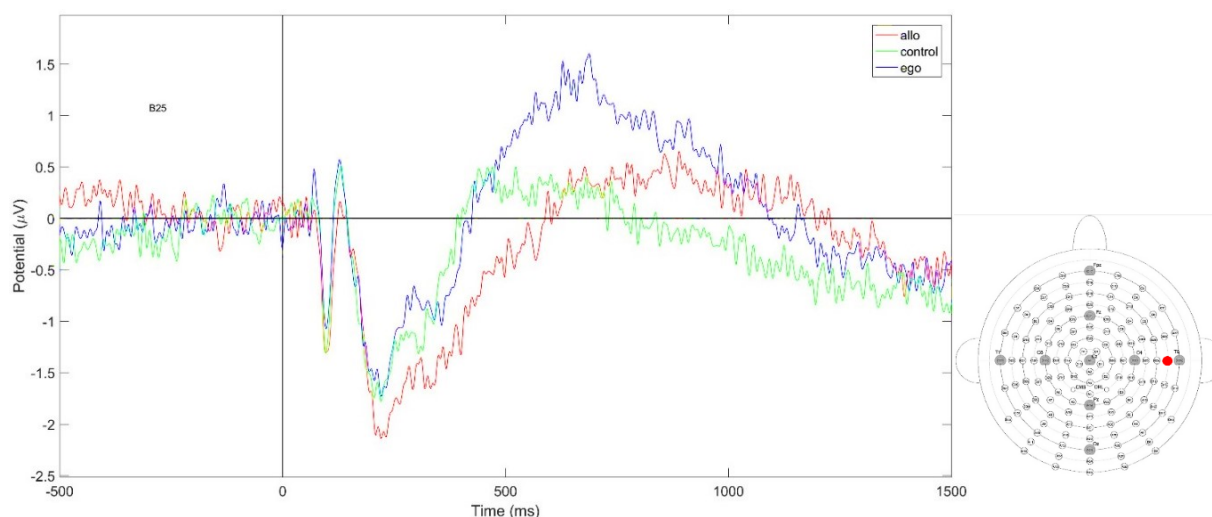
Centrálně (viz obr. 41) vidíme nejprve fluktuaci potenciálu, kde nelze dobře rozlišit jednotlivé komponenty. Dobře patrná je až výchyly N2, je výrazně negativní s hodnotami, které pro všechny podmínky přesahují $-3 \mu\text{V}$. Následně se potenciál navrácí téměř k výchozím hodnotám a drží se na mírně negativních hodnotách okolo $-1 \mu\text{V}$.



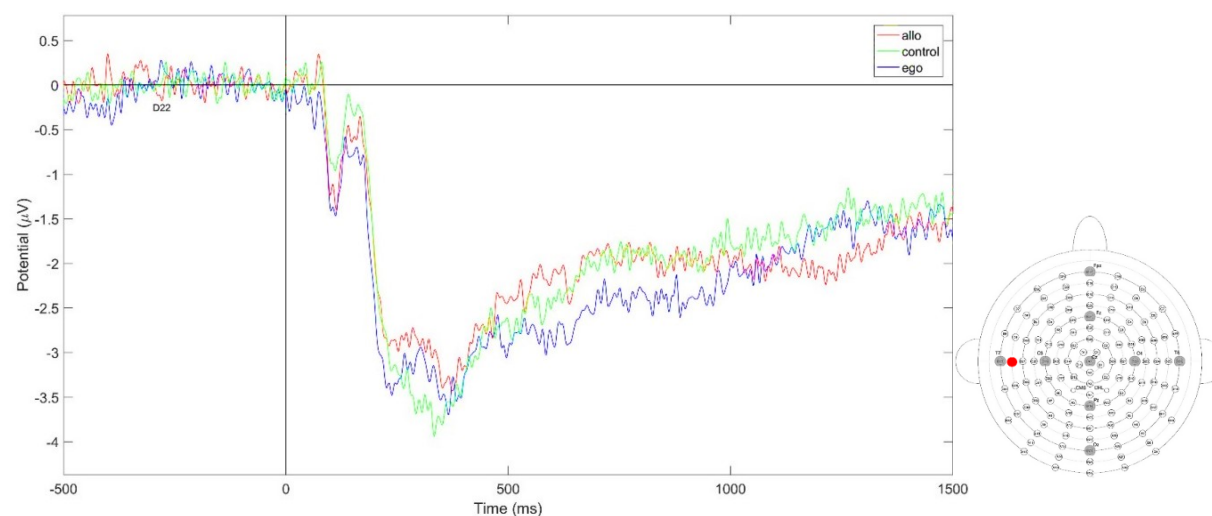
Obr. 34 *Průběh ERP okcipitálně na příkladu elektrody A23. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka = allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pocházejí. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



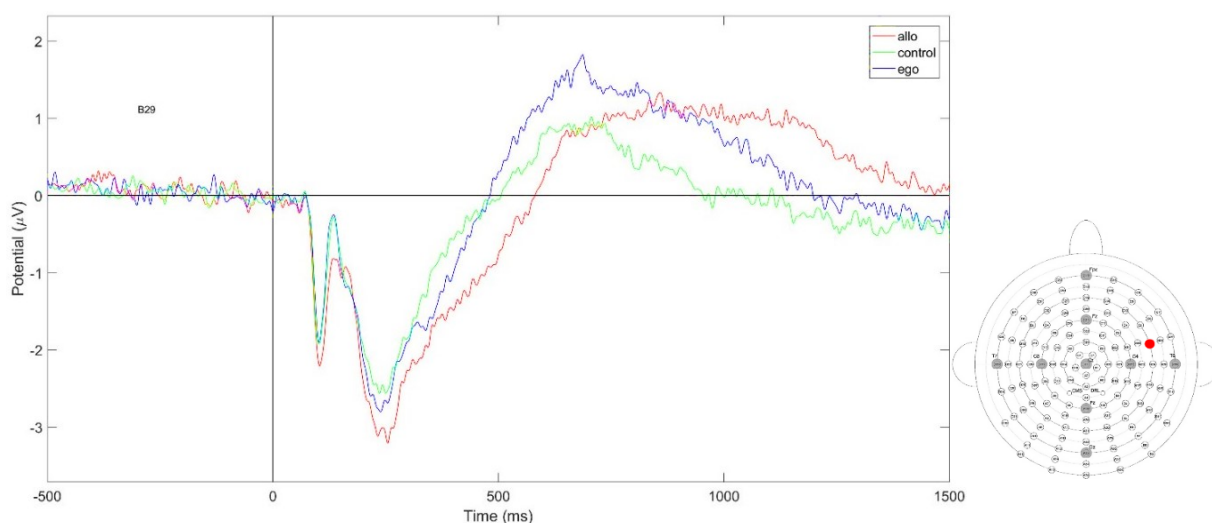
Obr. 35 *Průběh ERP parietálně na příkladu elektrody B5. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka = allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pocházejí. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



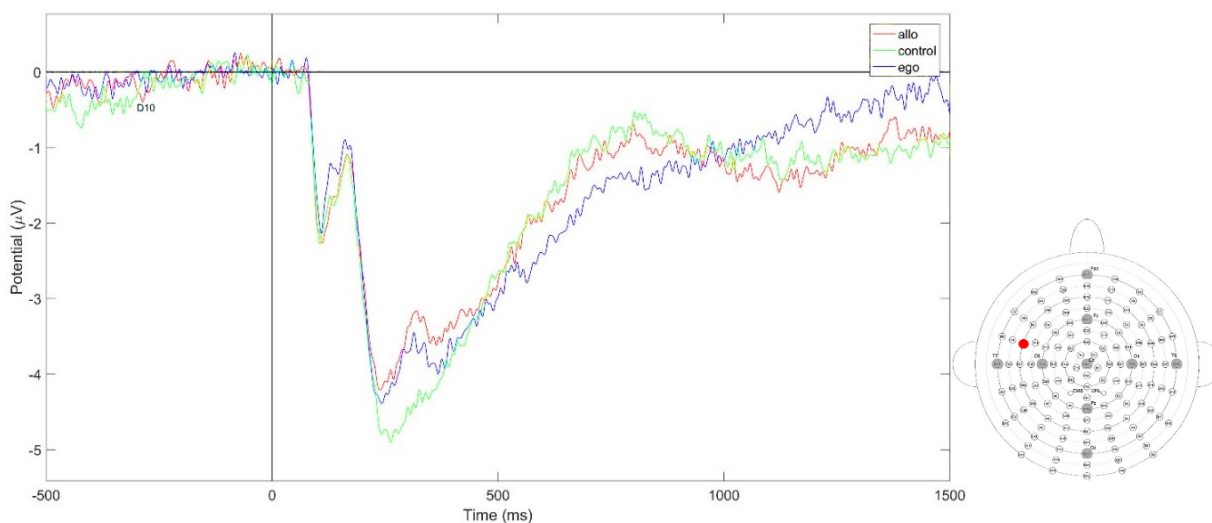
Obr. 36 *Průběh ERP temporálně vpravo na příkladu elektrody B25. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka = allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



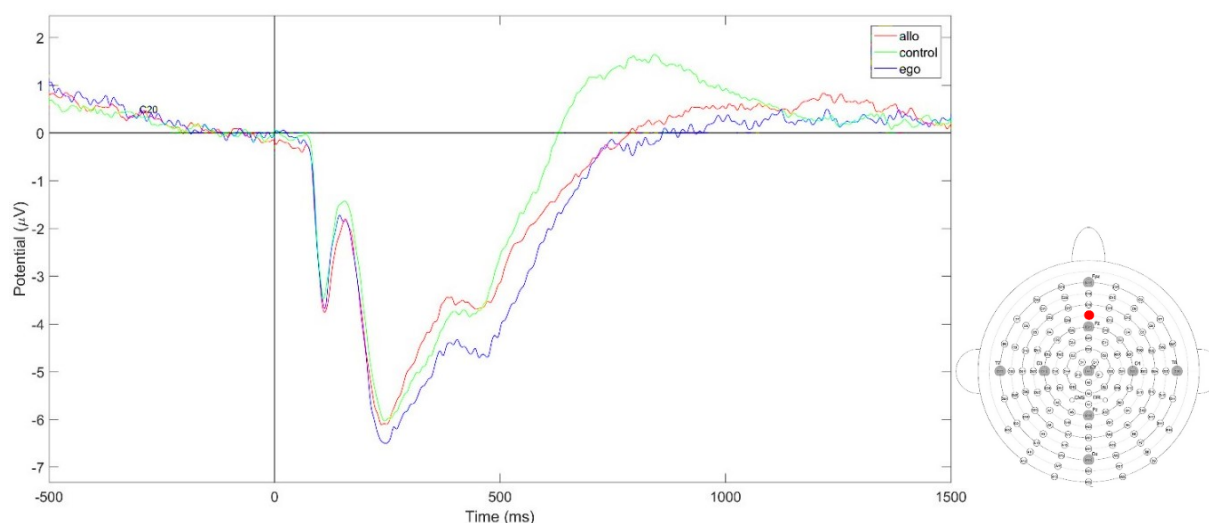
Obr. 37 *Průběh ERP temporálně vlevo na příkladu elektrody D22. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka = allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



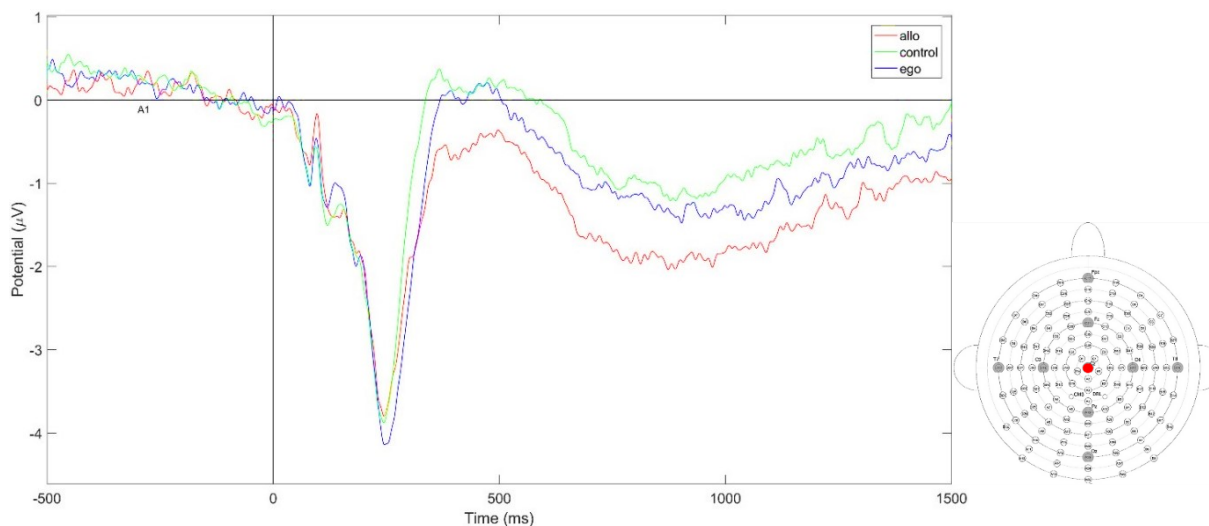
Obr. 38 *Průběh ERP fronto-temporálně vpravo na příkladu elektrody B29. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka= allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



Obr. 39 *Průběh ERP fronto-temporálně vlevo na příkladu elektrody D10. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka= allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.*



Obr. 40 Průběh ERP frontálně na příkladu elektrody C20. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka = allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



Obr. 41 Průběh ERP centrálně na příkladu elektrody A1. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = kontrola, modrá křivka = ego, červená křivka = allo. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.

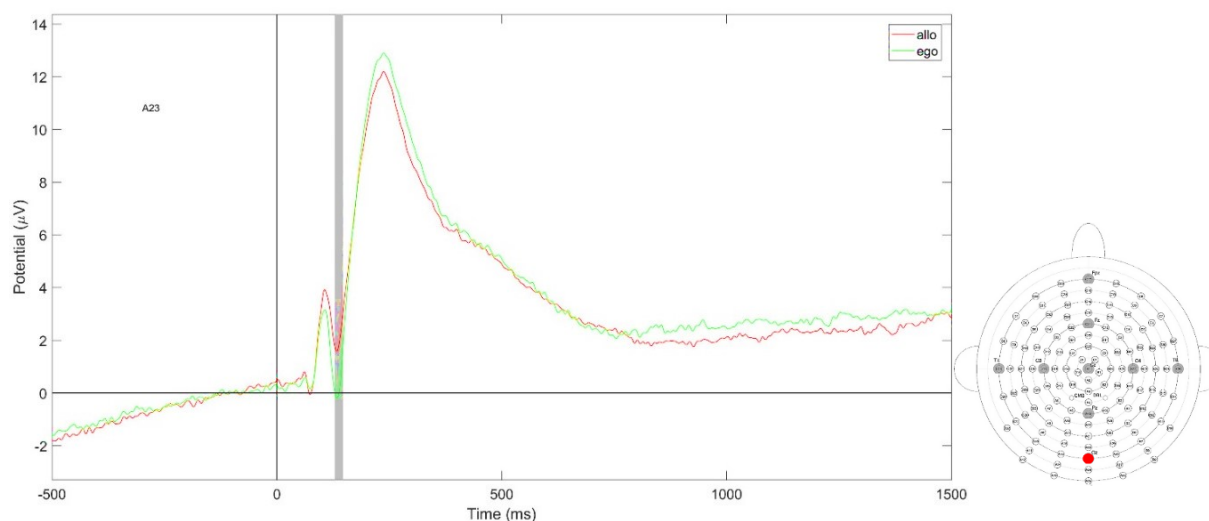
Celkově lze konstatovat, že vždy pozorujeme jednu či vícero dobře patrných ERP komponent v časovém okně 0–500 ms, dále se v čase 500–1500 ms hodnota potenciálu ustálí většinou na nebo velmi blízko 0 μ V. Lze také pozorovat trend, kdy se výchylky na počátku epochy postupně směrem postero-anteriorně převrací z převážně výrazně pozitivních do převážně výrazně negativních hodnot.

3.3.3.2 Signifikantní rozdíly mezi podmínkami

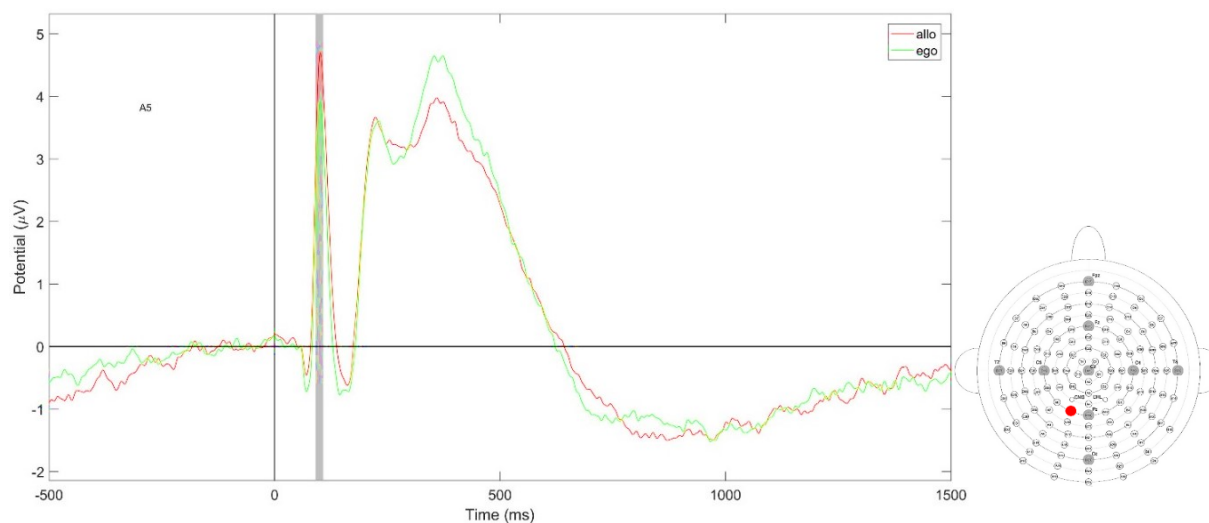
V této podkapitole jsou shrnuty všechny signifikantní rozdíly v průběhu ERP, které jsme mezi jednotlivými podmínkami zaznamenali. Doplnující obrázky jsou opět k dispozici v závěru této podkapitoly skrze odkazy v textu.

Při porovnávání výsledků mezi kontrolní, egocentrickou a allocentrickou podmínkou jsme signifikantní rozdíly v průběhu ERP našli jenom na malé části elektrod a pouze mezi allocentrickou a egocentrickou podmínkou. Na většině elektrod byl tedy průběh ERP bez signifikantního rozdílu. V části okcipitálních elektrod měla komponenta N1 signifikantně nižší hodnoty potenciálu pro ego podmínku (viz obr. 42). Parietálně na většině elektrod žádné signifikantní rozdíly nepozorujeme, pouze kolem střední čáry a centro-parietálně lze na některých elektrodách vidět signifikantně vyšší amplitudu výchylky P1 pro allo podmínku (viz obr. 43). Dále v části frontálních elektrod pozorujeme signifikantně nižší hodnoty potenciálu pro komponentu N2 pro ego podmínku (viz obr. 44).

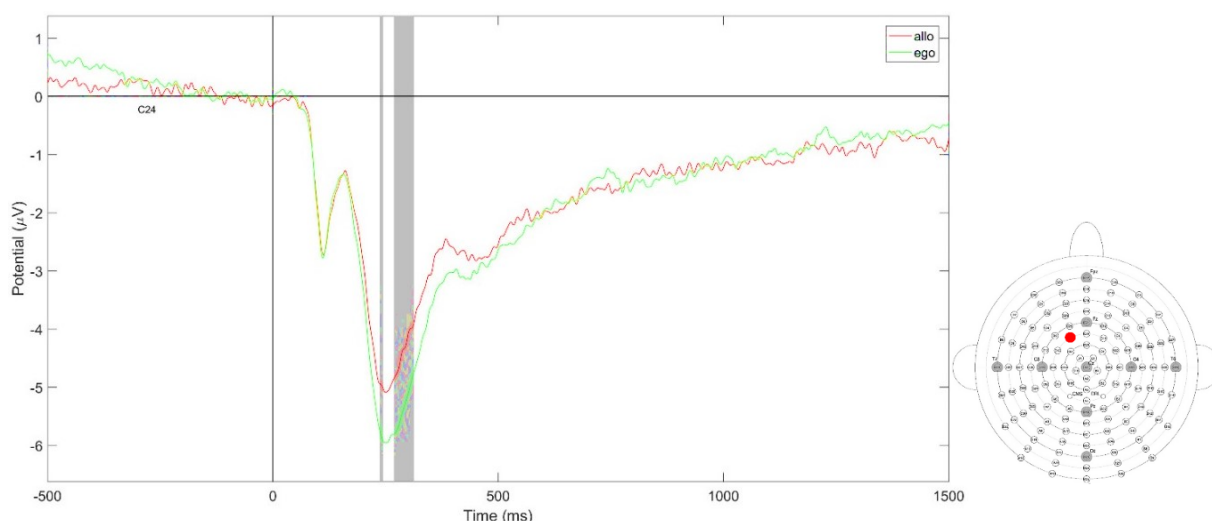
Při porovnávání výsledků mezi 2D a 3D variantou jsme zaznamenali signifikantní rozdíly na většině elektrod v okcipitálních a parietálních oblastech. V těchto oblastech má 3D zobrazení signifikantně nižší hodnoty potenciálu oproti 2D zobrazení v časovém rozmezí zhruba 150–300 ms, tj. co se týče ERP komponent, pro komponenty N1 a P2 (viz obr. 45). Na některých elektrodách vycházejí signifikantní rozdíly pro obě komponenty v daném časovém úseku, na některých jenom pro jednu z nich. Frontálně lze pozorovat signifikantně vyšší hodnoty potenciálu pro 3D variantu pro komponentu P2 a v některých elektrodách i N2 (viz obr. 46).



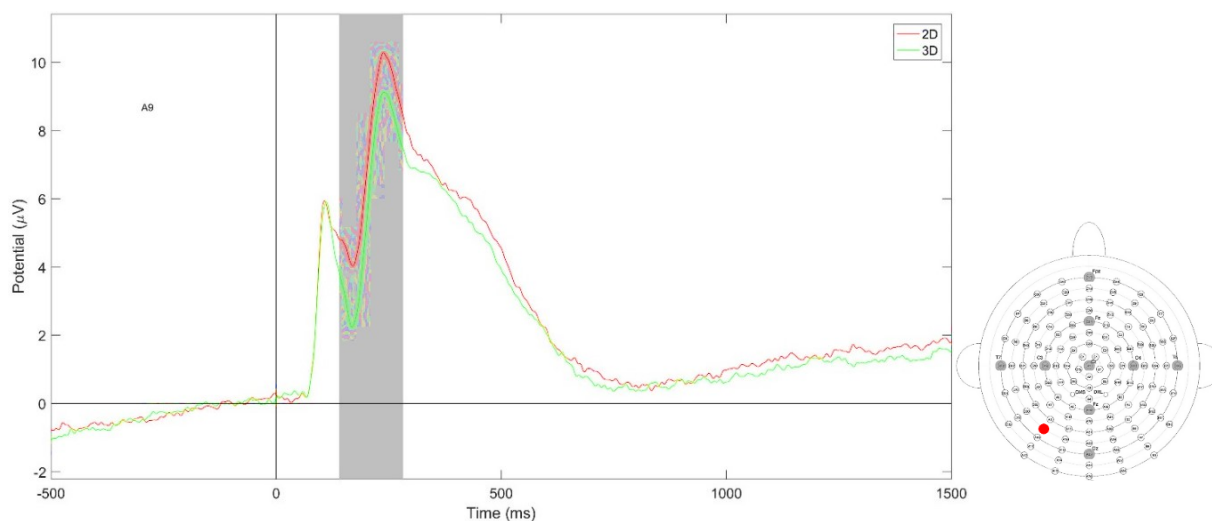
Obr. 42 Rozdíl v průběhu ERP mezi egocentrickou a allocentrickou podmínkou v okcipitální oblasti na příkladu elektrody A23. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = ego, červená křivka = allo. Šedě je vyznačena oblast, kde $p < 0,05$. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



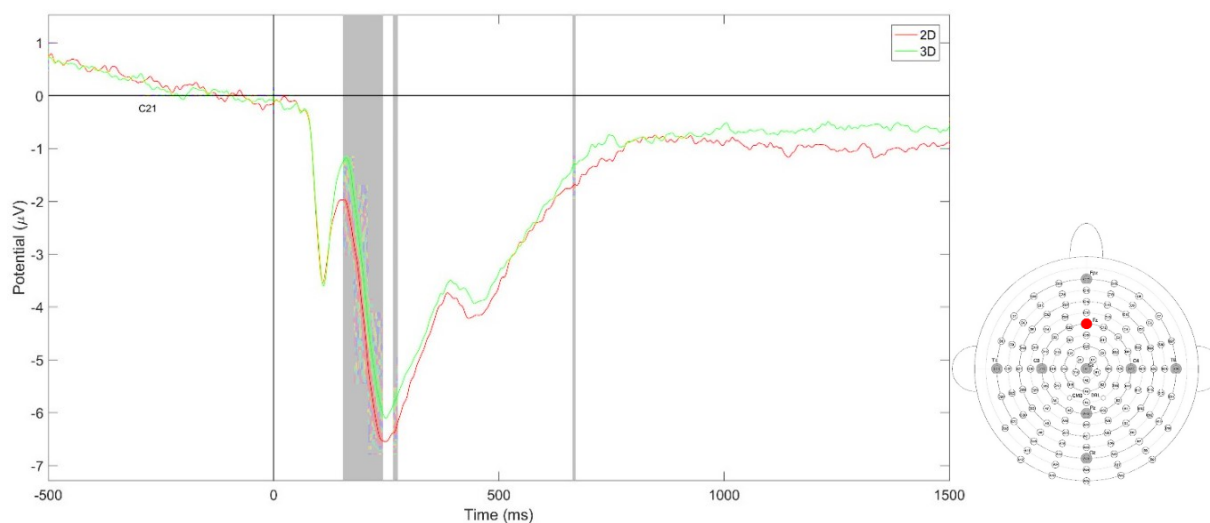
Obr. 43 Rozdíl v průběhu ERP mezi egocentrickou a allocentrickou podmínkou v parietální oblasti na příkladu elektrody A5. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = ego, červená křivka = allo. Šedě je vyznačena oblast, kde $p < 0,05$. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



Obr. 44 Rozdíl v průběhu ERP mezi egocentrickou a allocentrickou podmínkou ve frontální oblasti na příkladu elektrody C24. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Zelená křivka = ego, červená křivka = allo. Šedě je vyznačena oblast, kde $p < 0,05$. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



Obr. 45 Rozdíl v průběhu ERP mezi 2D a 3D podmínkou v okcipitální i parietální oblasti na příkladu elektrody A9. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Červená křivka = 2D, zelená křivka = 3D. Šedě je vyznačena oblast, kde $p < 0,05$. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.



Obr. 46 Rozdíl v průběhu ERP mezi 2D a 3D podmínkou ve frontální oblasti na příkladu elektrody C21. Osa y reprezentuje potenciál (μV), osa x čas (ms). Červená křivka = 2D, zelená křivka = 3D. Šedě je vyznačena oblast, kde $p < 0,05$. Červeně označená oblast v mapě rozmístění elektrod značí umístění elektrody, ze které výsledky pochází. Rozmístění elektrod převzato a upraveno z BioSemi (b.r.) ©.

3.4 DISKUSE

3.4.1 BEHAVIORÁLNÍ DATA

Už analýza délky reakčních časů pro jednotlivé úlohy nám ukazuje, že použití egocentrického a allocentrického referenčního rámce bude zahrnovat různé, alespoň částečně odlišné procesy. Reakční čas v obou prostorových (ego, allo) úlohách je signifikantně delší oproti úloze kontrolní. Navíc je reakční čas v allo úloze signifikantně delší oproti ego, což může odrážet větší náročnost kognitivního zpracování při užití allocentrického rámce. Určení, který z objektů je v daném prostoru blíže k nám nezahrnuje nutnost podrobného zmapování celého prostoru a vzájemných prostorových vztahů mezi objekty a pravděpodobně díky tomu se jedná o rychlejší proces. Dále tyto rozdíly souhlasí s ideou, že informace o prostorových vztazích v daném prostředí přichází skrze smysly v egocentrickém rámci a musí se transformovat do allocentrického, což je funkce přisuzovaná retrosplenálnímu kortexu (Avraamides & Kelly, 2010; Byrne et al., 2007). V reakčních časech jsme nepozorovali žádné signifikantní rozdíly mezi 2D a 3D verzí.

Dále jsme zaznamenali signifikantně větší chybovost ve 3D allo úloze oproti všem ostatním podmínkám (kontrola 2D, kontrola 3D, ego 2D, ego 3D, allo 2D). 3D prostředí tak pravděpodobně činí odhad vzdálenosti za použití allocentrického referenčního rámce obtížnější. To by mohlo souviset s typem použité technologie 3D zobrazení; LC shutter technologie jakožto stereoskopická metoda nesimuluje všechna prostorová hloubková vodítka, ale pouze binokulární disparitu. Takovýto typ 3D virtuálního prostředí pak může činit odhad vzdálenosti mezi objekty v tomto prostředí obtížnější, než v jeho 2D verzi. Řešením tohoto problému by pak bylo využití dokonalejší technologie 3D zobrazení. Tory et al. (2006) také uvádí, že 3D zobrazování může být efektivní pro odhad relativní polohy a přibližnou orientaci. Přesná a precizní orientace je však se striktně 3D zobrazením obtížná a pro takovéto úlohy je pak vhodnější kombinace 2D/3D zobrazení. S tím by sice souhlasily i naše výsledky pro chybovost v allo části experimentu, nicméně v práci Tory et al. (2006) se za 3D zobrazení považuje simulace 3D struktury na dvojrozměrné obrazovce a proto nelze toto tvrzení přímo vztáhnout k našim výsledkům. Je však možné, že by naše úloha, kde se jednalo o co nejpřesnější odhad vzdáleností, mohla (minimálně co se týče allo části) profitovat právě z jednoduchého 2D zobrazení, či 2D/3D kombinace.

3.4.2 ČASOVĚ-FREKVENČNÍ ANALÝZA

Frekvenčním korelátem rozdílů v reakčních časech pro jednotlivé podmínky, může být v časově-frekvenční analýze odlišný čas dosažení vrcholu výchylky výkonu, různě dlouhá latence vrcholů, dále pak také strmost stoupání či klesání hodnot a rychlost návratu k výchozím hodnotám. Především mám pak na mysli průběh výkonu v pásmu beta ve frontálních, centrálních, parietálních a okcipitálních oblastech a delta v parietálních a okcipitálních oblastech.

Co se týče průběhu výkonu v jednotlivých frekvenčních pásmech, jsou napříč studiemi používány různé typy behaviorálních úloh i různá metodika nahrávání a analýzy EEG dat. I výsledky samy o sobě se často liší. V souvislosti s předchozími pracemi vycházejí naše výsledky částečně konzistentně, částečně se rozcházejí.

V pásmu alfa jsme, podobně jako Gramann et al. (2010), pozorovali snížení aktivity rozšířené přes okcipitální a parietální oblasti. Autoři během úlohy, kdy subjekty procházely virtuálním tunelem, zaznamenali silnější blokování alfa aktivity v okcipito-temporální, inferiorní parietální a retrosplenální kortikální oblasti bilaterálně u subjektů reagujících použitím allocentrického referenčního rámce oproti subjektům reagujícím egocentricky. V této studii byla však použita jiná metoda analýzy EEG signálu (ICA, rekonstrukce zdrojů), které jsme pro tuto práci nevyužili. Autoři tak popisují průběh EEG signálu přímo v konkrétních mozkových oblastech, my můžeme popsat pouze projekci této oscilační aktivity na povrch skalpu. Nicméně i přesto jsme také na okcipitálních a parietálních elektrodách pozorovali snížení výkonu do signifikantně nižších hodnot pro allo podmínku oproti ego i kontrole. Tyto výsledky by mohly odrážet aktivaci daných kortikálních domén a mechanismus vizuálně prostorového zpracování scény. Dále tato studie uvádí silnější blokádu alfa aktivity v nebo blízko pravého primárního vizuálního kortexu u jedinců používající egocentrický referenční rámec. V naší práci jsme výraznější snížení výkonu v alfa pásmu v elektrodách odpovídajících této oblasti pro ego podmínku nepozorovali ve srovnání ani s allo, ani s kontrolou.

Velmi podobná práce Chiu et al. (2012) s využitím obdobné metodiky popisuje během procházení tunelem snížení výkonu alfa aktivity v nebo blízko parietálního, okcipitálního a retrosplenálního kortexu pro skupiny užívající jak egocentrickou, tak allocentrickou navigaci. Při určování směru výchozí pozice dominuje parietální alfa desynchronizace u

subjektů používajících egocentrický referenční rámec a retrosplenální a okcipitální alfa desynchronizace u subjektů používající allocentrický referenční rámec. Částečně podobné výsledky lze pozorovat i v našich datech. Naše úloha sice měla oproti této pouze jednu fázi (odhad vzdálenosti), ale na okcipitálních a parietálních elektrodách jsme pozorovali snížení výkonu do signifikantně nižších hodnot pro allo podmínku oproti ego i kontrole. I naše výsledky tak mohou odrážet odlišný neurální podklad užití allocentrického či egocentrického referenčního rámce; u obou mohou být zapojeny stejné mozkové oblasti, avšak míra a dominance jejich zapojení je ovlivněna právě užitým referenčním rámcem.

Vzhledem k anatomické poloze retrosplenálního kortexu a faktu, že jsme pro naše výsledky nepoužili rekonstrukce zdrojů, se nelze vyjádřit k aktivitě vycházející z této oblasti. Nicméně podobný vzor průběhu výkonu v pásmu alfa v okcipitálních a parietálních elektrodách pro allocentrickou podmínku jako v pracích Gramann et al. (2010) a Chiu et al. (2012), kde u subjektů reagujících allocentricky docházelo k signifikantně výraznějšímu snížení výkonu v pásmu alfa nejen okcipitálně a parietálně, ale i retrosplenálně, by mohl naznačovat, že naše výsledky možná následující obdobný vzorec neurální aktivace. Je zde tedy potenciál, že při použití jiné metodiky analýzy EEG signálu, by bylo možné i dále objasnit roli retrosplenálního kortexu v kontextu prostorové orientace, konkrétně translace mezi egocentrickým a allocentrickým referenčním rámcem podle BBB modelu (Byrne et al., 2007).

Ve stejných oblastech jsme dále pozorovali i snížení aktivity v pásmu beta. Průběh výkonu pásma beta ve spojení s průběhem výkonu v pásmu alfa může souviset s udržením pozornosti k reprezentacím prostorových umístění. Studie Proskovec et al. (2018) dále upozorňují na snížení beta aktivity prefrontálně; to může podle autorů odrážet aktivitu exekutivních kontrolních systémů důležitých pro přesnost v dané úloze. V naší práci jsme pro tuto oblast sice pozorovali snížení výkonu v pásmu beta, nicméně pouze ve formě krátké výchylky, a navíc jsme na začátku epochy pozorovali dokonce zvýšení výkonu. Rozdíl mezi podmínkami byl pouze ve strmosti návratu výkonu směrem k původním hodnotám po dosažení negativního vrcholu, konkrétně výkon pro allo podmínku zůstává na signifikantně nejnižších hodnotách. To by v tomto kontextu mohlo znamenat významnější zapojení exekutivních systémů při užití allocentrického referenčního rámce.

Snížení výkonu v pásmu beta může dále odrážet i procesy senzo-motorické aktivace. Při přípravě a provádění pohybů beta oscilace v senzo-motorickém kortexu klesají, následuje

navrácení síly výkonu po provedení pohybu (Spitzer & Haegens, 2017). V našich výsledcích bychom toto snížení výkonu v pásmu beta vázané na provádění pohybů mohli vidět v elektrodách z centrálních a frontálních oblastí, kdy výkon po dosažení vrcholu snížení opětovně stoupá, a navíc s různou strmostí pro testované podmínky; nejrychleji výkon stoupá pro kontrolní podmínku, dále pro ego, nejpomaleji pro allo. Tyto výsledky pravděpodobně odráží i různé hodnoty reakčních času pro jednotlivé podmínky.

Jako velmi důležité pro schopnost prostorové orientace se podle předchozích studií lidských i animálních jeví pásmo theta. Většina prací zabývajících se prostorovou navigací či pamětí poukazuje na zvýšení aktivity v tomto pásmu. Naše výsledky jsou v tomto směru konzistentní a také ukazují na zvýšení theta aktivity. Signifikantní rozdíly mezi podmínkami jsme zaznamenali v temporálních, fronto-temporálních a laterálních frontálních oblastech. V období 400–1500 ms je výkon signifikantně vyšší pro ego podmínku ve srovnání s allo i kontrolou. Theta aktivita tak zřejmě hraje úlohu při použití egocentrického referenčního rámce, ale nelze vyloučit její zapojení i v allocentrických mechanismech; mozkové oblasti tradičně spojované s užíváním allocentrického rámce jsou uloženy hluboko, nikoliv na povrchu mozku a jejich oscilační aktivita tak nemusí být na povrchovém EEG patrná. V čase 0–400 ms nepozorujeme v žádné z oblastí žádné signifikantní rozdíly mezi podmínkami; první vrchol zvýšení theta aktivity by tak mohl odrážet obecné procesy vizuálního zpracování, pozornosti či pracovní paměti.

Analogický průběh výkonu lze s malými odlišnostmi pozorovat i pro pásmo delta. To podporuje ideu popsanou v práci Jacobs (2014), že funkci hipokampálních theta oscilací pozorovaných u potkanů, přebírá u lidí aktivita v pásmu delta. Aktivitu vycházející přímo z hipokampu samozřejmě nelze spolehlivě na povrchovém EEG detekovat, ale lze argumentovat, že by se v našem případě mohlo jednat o jakousi projekci této aktivity na povrch hlavy.

Celkový průběh výkonu v pásmu theta následuje zajímavý vzorec, kdy se vrchol zvýšení aktivity postero-anteriorně posouvá do pozdějších oblastí epochy – okcipitálně, parietálně a centrálně pozorujeme hlavní vrchol aktivity v čase 0–400 ms, frontálně až v období 400–1000 ms, na některých frontálních elektrodách je vrchol téměř nepatrný a pozoruje spíše fluktuující plateau aktivity v pozitivních hodnotách. Tento vzorec je sice pro všechny podmínky identický, ale mohl by odrážet dynamiku procesů při zpracování vizuálních stimulů, popř. komunikaci mezi jednotlivými mozkovými oblastmi. Zvýšení výkonu

v pásmu theta ve frontálních oblastech bez rozdílu pro jednotlivé podmínky by mohlo odrážet procesy integrace vizuálních informací relevantních pro aktuální behaviorální cíl (Proskovec et al., 2018).

Aktivita v pásmu gama je relativně široce citována ve spojení s různými kognitivními procesy jako pozornost, vnímání či paměť. V souvislosti s procesy lidské prostorové orientace popsali Jacobs et al. (2009) pravostranně lateralizovanou gama aktivitu spojenou s pohybem ve virtuálním prostředí v parietálních, okcipitálních a temporálních oblastech. V našich výsledcích jsme takovýto průběh výkonu nezaznamenali. Okcipitálně, temporálně, a v nejvíce laterálních parietálních oblastech lze v našich výsledcích pozorovat během celé epochy pouze oscilaci mezi pozitivními a negativními hodnotami výkonu bez specifického vzorce i bez rozdílu mezi podmínkami. Parietálně ve střední linii jsme pozorovali krátký vrchol zvýšení výkonu v čase 100–400 ms, v některých elektrodách do signifikantně vyšších hodnot pro ego podmínku ve srovnání s kontrolou. Tento vrchol lze dále vidět i centrálně, prefrontálně a ve fronto-temporálních a laterálních frontálních oblastech. Signifikantní rozdíl byl i v těchto oblastech zaznamenán mezi egocentrickou a kontrolní podmínkou. Gama aktivita tak zřejmě podobně jako theta hraje roli při tvorbě egocentrických reprezentací, nicméně opět nelze vyloučit její zapojení do formování allocentrických reprezentací vzhledem k hloubce uložení některých klíčových mozkových struktur. Na základě těchto výsledků lze argumentovat, že je gama aktivita zapojena nejspíše do obecných procesů pozornosti či prostorové pracovní paměti. Žádné známky lateralizace v našich datech nepozorujeme.

V EEG záznamu bylo patrné výraznější snížení výkonu v pásmu beta v okcipito-parietálních oblastech pro 3D provedení úlohy. Tyto výsledky mohou souviset s rozdílným vizuálním zpracováním 2D a 3D prostředí, ale jednoznačně nenaznačují, že by první či druhá varianta významně ovlivňovala procesy prostorové orientace. Studie Kober et al. (2012) uvádí silnější aktivaci parietálních oblastí mozku ve 3D prostředí ve srovnání s 2D verzí doprovázenou výraznějším snížením výkonu v pásmu alfa. V našich výsledcích jsme žádné rozdíly mezi 2D a 3D prostředím v alfa pásmu nepozorovali, nicméně výsledky v pásmu beta by mohly, vzhledem k množství kognitivních procesů, ve kterých je tato aktivita implikována, zprostředkovávat stejnou, nebo obdobnou funkci. Studie Slobounov et al. (2015) poukazuje na signifikantně větší zvýšení výkonu v pásmu theta pro 3D oproti 2D prostředí. Tento rozdíl byl v průběhu experimentu vyjádřen v různých oblastech

v závislosti na fázi úlohy. V našich výsledcích jsme však žádné rozdíly mezi 2D a 3D zobrazením v pásmu theta nepotvrdili.

3.4.3 EVENT-RELATED POTENCIÁLY

V průběhu ERP jsme až na výjimky nepozorovali žádný výraznější posun v průběhu potenciálu pro jednotlivé podmínky, který by mohl být korelován s rozdíly v reakčních časech.

Práce Lithfous et al. (2014) je dle našich nejlepších znalostí jedinou prací, která porovnává egocentrickou a allocentrickou orientaci u lidí pomocí analýzy ERP. Výsledky však nelze jednoduše porovnat s našimi; hlavním cílem této studie bylo studovat vliv stárnutí a porovnat mezi sebou mladé a staré dobrovolníky, testová úloha byla rozdílná (nicméně velmi podobná úloze užitá v této práci) a pro nahrávání EEG signálu použili autoři 32 elektrod. Signifikantní rozdíly mezi skupinami (mladí a staří) i prostorovými podmínkami (allo a ego) našli autoři pouze v parietálních elektrodách. Co se týče průběhu ERP v parietálních oblastech, pozorujeme v našich výsledcích shodně komponentu P1, N1 a P2, ačkoliv v našich výsledcích se průběh potenciálu (včetně negativních komponent) drží po celou dobu v kladných hodnotách. Autory popisovaná komponenta N2 není v našich výsledcích parietálně dobře patrná.

Ačkoliv jsme až na výjimky v podobě izolovaných elektrod signifikantní rozdíly mezi jednotlivými podmínkami v parietálních oblastech nepozorovali, mezi allocentrickou a egocentrickou podmínkou jsme v části elektrod našli rozdíly centro-parietálně v komponentě P1, okcipitálně v komponentě N1 a frontálně v komponentě N2. Naše výsledky by tedy mohly být v souladu s tvrzením autorů, že rozdíly v prostorových referenčních rámcích se objevují již v raných fázích zpracování informací.

Shodně pozorujeme větší amplitudu výchylky N1 pro egocentrickou podmínku, avšak oproti autorům ne parietálně, ale okcipitálně. Tato komponenta může být ovlivněna procesy prostorové pozornosti a diskriminačními procesy (Lithfous et al., 2014; Luck, 2014b; Saavedra & Bougrain, 2012). To může dále navazovat na myšlenku, že procesy spojené s užitím egocentrické či allocentrické strategie se liší již v časných fázích. Lithfous et al. (2014) dále zmiňují komponenty P2 a N2. P2 pravděpodobně odráží procesy selektivní pozornosti a top-down modulace, což zřejmě naznačuje, že pro všechny podmínky tak bylo alokováno srovnatelné množství pozornosti. N2, která byla dříve

popsána v reakci na cílové stimuly, může v parietálních oblastech během allocentrické i egocentrické orientace odrážet procesy prostorové analýzy pro lokalizaci cílového stimulu specifického pro daný referenční rámec. Tato komponenta v našich výsledcích není dobře patrná, nicméně vzhledem k celkové rozdílnosti výsledků lze argumentovat, že tuto funkci mohla přebrat jiná z komponent.

Dále jsme pozorovali nižší hodnoty potenciálu u ERP pro 3D variantu úlohy v okcipitálních a parietálních oblastech. Tyto výsledky dále potvrzují výše uvedenou domněnku, že 2D či 3D varianta virtuálního prostředí pravděpodobně hraje roli při vizuálním zpracování, na základě našich výsledků však nelze jednoznačně tvrdit, že by jedna či druhá varianta byla lepší či horší pro procesy prostorové orientace.

Co se týče ERP, i poměrně malý pohyb očí nebo mrknutí může způsobit velký rozdíl signálu, např. typické mrknutí má přes 100 μV , ve srovnání s pouze 1–2 μV pro komponentu P1 (Woodman, 2010). Ačkoliv jsme se ze záznamu snažili odstranit maximum artefaktů, drobné artefakty způsobené očními pohyby či mrknutím, které výrazně nenarušovaly celkový EEG signál, byly v záznamu ponechány za účelem zachování dostatečného počtu epoch k analýze. Je tedy možné, že ERP výsledky by mohly být těmito artefakty do jisté míry zkresleny.

4 ZÁVĚR

Tato práce byla věnována studiu lidské prostorové orientace, konkrétně EEG korelátů zapojení jednotlivých mozkových oblastí do formování egocentrické a allocentrické reprezentace prostředí a jejich případné interakce. Časově-frekvenční analýzou jsme zjistili významné rozdíly mezi kontrolní, egocentrickou i allocentrickou podmínkou v průběhu výkonu ve frekvenčních pásmech delta, theta, alfa, beta i gama. Několik signifikantních rozdílů jsme našli i v komponentách ERP. Zajímalo nás i vliv 2D a 3D zobrazení na schopnost prostorové orientace; signifikantní rozdíly byly zaznamenány v pásmu beta i v některých komponentách ERP. Výsledky částečně souhlasí s myšlenkami prezentovanými v předchozích studiích, zdaleka ne vše se nám však podařilo potvrdit či vyvrátit.

Velkou výhodou EEG je jeho časové rozlišení v jednotkách milisekund, což je ideální vlastností pro studium dynamického mozkového fungování. Avšak velkou nevýhodou povrchového snímání EEG bez užití rekonstrukce zdrojů je, že nelze zachytit aktivitu vycházející z hlubokých mozkových struktur. To zůstává ve vztahu ke studiu prostorové orientace pomocí této metody velkým handicapem, protože řada oblastí, které jsou pro zpracování prostorových informací pravděpodobně naprosto zásadní, např. hipokampus, entorhinální kortex, perirhinální kortex, parahipokampální kortex, retrosplenální kortex a další, jsou uloženy mimo dosah povrchového EEG. Je zde nicméně velký potenciál do budoucna, že při optimalizaci zvolené metodiky bychom mohli získat přesvědčivější výsledky.

Cenné informace by mohlo přinést srovnání výsledků získaných při stejné behaviorální úloze za použití různých metod nahrávání mozkové elektrické aktivity (povrchové EEG, intrakraniální EEG, MEG). V dalším rozklíčování by dále byla užitečná například i přímá korelace s fMRI, případně i multimodální zobrazovací metody, především ve formě simultánního EEG-fMRI záznamu.

5 LITERATURA

- Aagten-Murphy, D., & Bays, P. M. (2019). Independent working memory resources for egocentric and allocentric spatial information. *PLOS Computational Biology*, 15(2), e1006563. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006563>
- Amo, C., de Santiago, L., Barea, R., López-Dorado, A., & Boquete, L. (2017). Analysis of Gamma-Band Activity from Human EEG Using Empirical Mode Decomposition. *Sensors*, 17(5), 989. <https://doi.org/10.3390/s17050989>
- Avraamides, M. N., & Kelly, J. W. (2010). Multiple systems of spatial memory: Evidence from described scenes. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 36(3), 635–645. <https://doi.org/10.1037/a0017040>
- Baumann, O., & Mattingley, J. B. (2010). Medial Parietal Cortex Encodes Perceived Heading Direction in Humans. *Journal of Neuroscience*, 30(39), 12897–12901. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3077-10.2010>
- BioSemi. (b.r.). *Cap_128_layout_medium.jpg (JPEG Image, 970 × 900 pixels)*. Získáno 30. července 2019 z https://www.biosemi.com/pics/cap_128_layout_medium.jpg
- Britton, J. W., Frey, L. C., Hopp, J. L., Korb, P., Koubeissi, M. Z., Lievens, W. E., ... Louis, E. K. S. (2016a). Appendix 1. The Scientific Basis of EEG: Neurophysiology of EEG Generation in the Brain. In E. K. S. Louis & L. C. Frey (Ed.), *Electroencephalography (EEG): An Introductory Text and Atlas of Normal and Abnormal Findings in Adults, Children, and Infants [Internet]*. Získáno z <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK390351/>
- Britton, J. W., Frey, L. C., Hopp, J. L., Korb, P., Koubeissi, M. Z., Lievens, W. E., ... Louis, E. K. S. (2016b). Introduction. In E. K. S. Louis & L. C. Frey (Ed.), *Electroencephalography (EEG): An Introductory Text and Atlas of Normal and Abnormal Findings in Adults, Children, and Infants [Internet]*. Získáno z <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK390346/>
- Britton, J. W., Frey, L. C., Hopp, J. L., Korb, P., Koubeissi, M. Z., Lievens, W. E., ... Louis, E. K. S. (2016c). The Normal EEG. In E. K. S. Louis & L. C. Frey (Ed.), *Electroencephalography (EEG): An Introductory Text and Atlas of Normal and Abnormal Findings in Adults, Children, and Infants [Internet]*. Získáno z <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK390343/>

- Bucci, P., Mucci, A., & Galderisi, S. (2011). Normal EEG Patterns and Waveforms. In N. N. Boutros, S. Galderisi, O. Pogarell, & S. Riggio (Ed.), *Standard Electroencephalography in Clinical Psychiatry: A Practical Handbook*. Získáno z <https://books.google.cz/books?isbn=1119956765>
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: A neural model of spatial memory and imagery. *Psychological review*, 114(2), 340–375. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.114.2.340>
- Carter, M., & Shieh, J. C. (2010a). Electrophysiology. In *Guide to Research Techniques in Neuroscience* (1. vyd., s. 91–117). Amsterdam: Academic Press, Elsevier Inc.
- Carter, M., & Shieh, J. C. (2010b). Whole Brain Imaging. In *Guide to Research Techniques in Neuroscience* (1. vyd., s. 1–37). Amsterdam: Academic Press, Elsevier Inc.
- Cockburn, A. (2004). Revisiting 2D vs 3D Implications on Spatial Memory. *AUIC '04 Proceedings of the Fifth Conference on Australasian User Interface*, 28, 25–31.
- Colombo, D., Serino, S., Tuena, C., Pedrolì, E., Dakanalis, A., Cipresso, P., & Riva, G. (2017). Egocentric and allocentric spatial reference frames in aging: A systematic review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 80, 605–621. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.07.012>
- Coughlan, G., Laczó, J., Hort, J., Minihane, A.-M., & Hornberger, M. (2018). Spatial navigation deficits—Overlooked cognitive marker for preclinical Alzheimer disease? *Nature Reviews Neurology*, 14(8), 496–506. <https://doi.org/10.1038/s41582-018-0031-x>
- de Araujo, D. B., Baffa, O., & T Wakai, R. (2002). Theta Oscillations and Human Navigation: A Magnetoencephalography Study. *Journal of cognitive neuroscience*, 14(1), 70–78. <https://doi.org/10.1162/089892902317205339>
- Dhindsa, K., Drobinin, V., King, J., Hall, G. B., Burgess, N., & Becker, S. (2014). Examining the role of the temporo-parietal network in memory, imagery, and viewpoint transformations. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 709. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00709>
- Doeller, C. F., Barry, C., & Burgess, N. (2012). From Cells to Systems: Grids and Boundaries in Spatial Memory. *The Neuroscientist*, 18(6), 556–566. <https://doi.org/10.1177/1073858411422115>

- Ekstrom, A. D., Arnold, A. E. G. F., & Iaria, G. (2014). A critical review of the allocentric spatial representation and its neural underpinnings: Toward a network-based perspective. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 803.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00803>
- Ekstrom, A. D., Huffman, D. J., & Starrett, M. (2017). Interacting networks of brain regions underlie human spatial navigation: A review and novel synthesis of the literature. *Journal of Neurophysiology*, 118(6), 3328–3344.
<https://doi.org/10.1152/jn.00531.2017>
- Ekstrom, A. D., Kahana, M. J., Caplan, J. B., Fields, T. A., Isham, E. A., Newman, E. L., & Fried, I. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature*, 425(6954), 184–188. <https://doi.org/10.1038/nature01964>
- Epstein, R. A., Patai, E. Z., Julian, J. B., & Spiers, H. J. (2017). The cognitive map in humans: Spatial navigation and beyond. *Nature Neuroscience*, 20(11), 1504–1513. <https://doi.org/10.1038/nn.4656>
- Filimon, F. (2015). Are All Spatial Reference Frames Egocentric? Reinterpreting Evidence for Allocentric, Object-Centered, or World-Centered Reference Frames. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 648.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00648>
- Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: A functional magnetic resonance study. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 133(2), 156–164.
<https://doi.org/10.1007/s002210000375>
- Gamboa, H. (2005a). *Eeg alpha.svg*. Získáno 5. srpna 2019 z
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eeg_alpha.svg
- Gamboa, H. (2005b). *Eeg beta.svg*. Získáno 5. srpna 2019 z
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eeg_beta.svg
- Gamboa, H. (2005c). *Eeg delta.svg*. Získáno 5. srpna 2019 z
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eeg_delta.svg
- Gamboa, H. (2005d). *Eeg gamma.svg*. Získáno 5. srpna 2019 z
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eeg_gamma.svg
- Gamboa, H. (2005e). *Eeg theta.svg*. Získáno 5. srpna 2019 z
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eeg_theta.svg

- Geng, J. (2013). Three-dimensional display technologies. *Advances in optics and photonics*, 5(4), 456–535. <https://doi.org/10.1364/AOP.5.000456>
- Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Rémy, C., & Baciú, M. (2014). Differential hippocampal and retrosplenial involvement in egocentric-updating, rotation, and allocentric processing during online spatial encoding: An fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 150. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00150>
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15(1), 20–25.
- Gramann, K. (2011). Embodiment of Spatial Reference Frames and Individual Differences in Reference Frame Proclivity. *Spatial Cognition and Computation*, 13(1), 1–25. <https://doi.org/10.1080/13875868.2011.589038>
- Gramann, K., Onton, J., Riccobon, D., Mueller, H. J., Bardins, S., & Makeig, S. (2010). Human Brain Dynamics Accompanying Use of Egocentric and Allocentric Reference Frames during Navigation. *Journal of cognitive neuroscience*, 22(12), 2836–2849. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21369>
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., & Moser, E. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436, 801–806. <https://doi.org/10.1038/nature03721>
- Harmony, T. (2013). The functional significance of delta oscillations in cognitive processing. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 7, 83. <https://doi.org/10.3389/fnint.2013.00083>
- Hartley, T., & Burgess, N. (2002). Models of Spatial Cognition. In *Encyclopaedia of Cognitive Science* (Roč. 4, s. 111–119). Získáno z <https://www.ucl.ac.uk/icn/sites/icn/files/hartleyecs.pdf>
- Hawsawi, H. B., Carmichael, D. W., & Lemieux, L. (2017). Safety of Simultaneous Scalp or Intracranial EEG during MRI: A Review. *Frontiers in Physics*, 5, 42. <https://doi.org/10.3389/fphy.2017.00042>
- Hebart, M. N., & Hesselmann, G. (2012). What Visual Information Is Processed in the Human Dorsal Stream? *Journal of Neuroscience*, 32(24), 8107–8109. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1462-12.2012>
- Herweg, N. A., & Kahana, M. J. (2018). Spatial Representations in the Human Brain. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12, 297. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00297>

- Chang, B. S., Schomer, D. L., & Niedermeyer, E. (2011). Normal EEG and Sleep: Adults and Elderly. In D. L. Schomer & F. H. Lopes da Silva (Ed.), *Niedermeyer's Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields* (6. vyd., s. 183–214). Získáno z <https://books.google.cz/books?isbn=0781789427>
- Chiu, T., Gramann, K., Ko, L., Duann, J., Jung, T., & Lin, C. (2012). Alpha modulation in parietal and retrosplenial cortex correlates with navigation performance. *Psychophysiology*, 49(1), 43–55. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01270.x>
- Jacobs, J. (2014). Hippocampal theta oscillations are slower in humans than in rodents: Implications for models of spatial navigation and memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1635), 20130304. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0304>
- Jacobs, J., Korolev, I., B Caplan, J., Ekstrom, A., Litt, B., Baltuch, G., ... Kahana, M. (2009). Right-lateralized Brain Oscillations in Human Spatial Navigation. *Journal of cognitive neuroscience*, 22(5), 824–836. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21240>
- Kahana, M. J. (2006). The Cognitive Correlates of Human Brain Oscillations. *Journal of Neuroscience*, 26(6), 1669–1672. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3737-05c.2006>
- Kim, N., Phan, A.-H., Erdenibat, M.-U., Alam, Md. A., Kwon, K.-C., Piao, M.-L., & Lee, J.-H. (2013). 3D Display Technology. *Display and Imaging*, 1(1), 73–95.
- Klimesch, W. (2012). Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(12), 606–617. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.10.007>
- Kober, S. E., Kurzmann, J., & Neuper, C. (2012). Cortical correlate of spatial presence in 2D and 3D interactive virtual reality: An EEG study. *International Journal of Psychophysiology*, 83(3), 365–374. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.12.003>
- Lisman, J., & Buzsáki, G. (2008). A Neural Coding Scheme Formed by the Combined Function of Gamma and Theta Oscillations. *Schizophrenia bulletin*, 34(5), 974–980. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbn060>
- Lithfous, S., Dufour, A., Blanc, F., & Després, O. (2014). Allocentric but not egocentric orientation is impaired during normal aging: An ERP study. *Neuropsychology*, 28(5), 761–771. <https://doi.org/10.1037/neu0000084>

- Luck, S. J. (2014a). Glossary. In *An Introduction to the Event-Related Potential Technique* (Second Edition, s. 353–360). Cambridge, Massachusetts, USA: MIT Press.
- Luck, S. J. (2014b). Overview of Common ERP Components. In *An Introduction to the Event-Related Potential Technique* (Second Edition, s. 71–118). Cambridge, Massachusetts, USA: MIT Press.
- Madl, T., Franklin, S., Chen, K., Montaldi, D., & Trapp, R. (2014). Bayesian Integration of Information in Hippocampal Place Cells. *PLoS ONE*, *9*(3), e89762.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089762>
- Madl, T., Chen, K., Montaldi, D., & Trapp, R. (2015). Computational cognitive models of spatial memory in navigation space: A review. *Neural Networks*, *65*, 18–43.
<https://doi.org/10.1016/j.neunet.2015.01.002>
- Mao, D., Kandler, S., McNaughton, B. L., & Bonin, V. (2017). Sparse orthogonal population representation of spatial context in the retrosplenial cortex. *Nature Communications*, *8*(1), 243. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00180-9>
- Mehrabi, M., Peek, E. M., Wuensche, B. C., & Lutteroth, C. (2013). Making 3D Work: A Classification of Visual Depth Cues, 3D Display Technologies and Their Applications. *Proceedings of the 14th Australasian User Interface Conference (AUIC)*, *2013*, *139*, 91–100.
- Morris, R. G., & Parslow, D. M. (2004). Neurocognitive Components of Spatial Memory. In G. L. Allen (Ed.), *Human spatial memory: Remembering where* (s. 217–247).
 Získáno z
<https://pdfs.semanticscholar.org/b503/4428a21484d4582ae5a9bf95e55b4d4618f9.pdf>
- O’Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, *34*(1), 171–175.
- Oostenveld, R. (2006, leden 25). High-density EEG electrode placement. Získáno 10. prosince 2018, z Robert Oostenveld’s blog website:
<https://robertoostenveld.nl/electrode/>
- Oostenveld, R., & Praamstra, P. (2001). The five percent electrode system for high-resolution EEG and ERP measurements. *Clinical Neurophysiology*, *112*(4), 713–719.

- Plank, M., Müller, H. J., Onton, J., Makeig, S., & Gramann, K. (2010). Human EEG Correlates of Spatial Navigation within Egocentric and Allocentric Reference Frames. In C. Hölscher, T. F. Shipley, M. Olivetti Belardinelli, J. A. Bateman, & N. S. Newcombe (Ed.), *Spatial Cognition VII. Spatial Cognition 2010. Lecture Notes in Computer Science*. (Roč. 6222, s. 191–206). https://doi.org/10.1007/978-3-642-14749-4_18
- Proskovec, A. L., Wiesman, A. I., Heinrichs-Graham, E., & Wilson, T. W. (2018). Beta Oscillatory Dynamics in the Prefrontal and Superior Temporal Cortices Predict Spatial Working Memory Performance. *Scientific Reports*, 8(1), 8488. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26863-x>
- Rieger, J., Lhotská, L., & Krajča, V. (2005). Zpracování dlouhodobých EEG záznamů. *Advances in Electrical and Electronic Engineering*, 4(3), 151–156.
- Saavedra, C., & Bougrain, L. (2012). Processing Stages of Visual Stimuli and Event-Related Potentials. *The NeuroComp/KEOpS'12 workshop, Bordeaux, France*. Získáno z <https://hal.inria.fr/hal-00756795>
- Seeck, M., Koessler, L., Bast, T., Leijten, F., Michel, C., Baumgartner, C., ... Beniczky, S. (2017). The standardized EEG electrode array of the IFCN. *Clinical Neurophysiology*, 128(10), 2070–2077. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.06.254>
- Silbernagl, S., & Despopoulos, A. (2004). Organizace mozkové kůry, EEG. In *Atlas fyziologie člověka* (6. vydání, 3. české, s. 332). Praha: Grada Publishing, a.s.
- Slobounov, S. M., Ray, W., Johnson, B., Slobounov, E., & Newell, K. M. (2015). Modulation of cortical activity in 2D versus 3D virtual reality environments: An EEG study. *International Journal of Psychophysiology*, 95(3), 254–260. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.11.003>
- Spitzer, B., & Haegens, S. (2017). Beyond the Status Quo: A Role for Beta Oscillations in Endogenous Content (Re)Activation. *ENeuro*, 4(4), ENEURO.0170-17.2017. <https://doi.org/10.1523/ENeuro.0170-17.2017>
- Sur, S., & Sinha, V. K. (2009). Event-related potential: An overview. *Industrial Psychiatry Journal*, 18(1), 70–73. <https://doi.org/10.4103/0972-6748.57865>
- Szczepanski, S. M., & Saalman, Y. B. (2013). Human fronto-parietal and parieto-hippocampal pathways represent behavioral priorities in multiple spatial reference frames. *BioArchitecture*, 3(5), 147–152. <https://doi.org/10.4161/bioa.27462>

- Taube, J. (2007). The Head Direction Signal: Origins and Sensory-Motor Integration. *Annual review of neuroscience*, 30(1), 181–207.
<https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.112854>
- Tavanti, M., & Lind, M. (2001). 2D vs 3D, implications on spatial memory. *Proceedings of the IEEE Symposium on Information Visualization*, 2001. INFOVIS 2001., 139–145. <https://doi.org/10.1109/INFVIS.2001.963291>
- Teplan, M. (2002). Fundamentals of EEG Measurement. *Measurement Science Review*, 2(2), 1–11.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55(4), 189–208. <https://doi.org/10.1037/h0061626>
- Tory, M., Kirkpatrick, A. E., Atkins, M., & Möller, T. (2006). Visualization task performance with 2D, 3D, and combination displays. *IEEE transactions on visualization and computer graphics*, 12(1), 2–13.
<https://doi.org/10.1109/TVCG.2006.17>
- Vann, S. D., Aggleton, J. P., & Maguire, E. A. (2009). What does the retrosplenial cortex do? *Nature Reviews Neuroscience*, 10(11), 792–802.
<https://doi.org/10.1038/nrn2733>
- Watrous, A. J., Lee, D. J., Izadi, A., Gurkoff, G. G., Shahlaie, K., & Ekstrom, A. D. (2013). A comparative study of human and rat hippocampal low frequency oscillations during spatial navigation. *Hippocampus*, 23(8), 656–661.
<https://doi.org/10.1002/hipo.22124>
- White, D. J., Congedo, M., Ciorciari, J., & Silberstein, R. B. (2012). Brain Oscillatory Activity during Spatial Navigation: Theta and Gamma Activity Link Medial Temporal and Parietal Regions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(3), 686–697. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00098
- Woodman, G. F. (2010). A Brief Introduction to the Use of Event-Related Potentials (ERPs) in Studies of Perception and Attention. *Attention, perception & psychophysics*, 72(8), 2031–2046. <https://doi.org/10.3758/APP.72.8.2031>
- Yang, L., Dong, H., Alelaiwi, A., & El Saddik, A. (2015). See in 3D: State of the art of 3D display technologies. *Multimedia Tools and Applications*, 75(24), 17121–17155.
<https://doi.org/10.1007/s11042-015-2981-y>