

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra fyziologie



Vnímanie priestoru v prostredí virtuálnej reality

Diplomová práca

Mgr. Iveta Fajnerová

Praha 2011

Vedúci diplomovej práce: Mgr. Kamil Vlček, PhD.

Konzultant diplomovej práce: Mgr. Petr Telenský



Fyziologický ústav Akademie věd ČR, v.v.i.

Prehlásenie:

Prehlasujem, že som záverečnú prácu spracovala samostatne, pod vedením svojho školiteľa Mgr. Kamila Vlčka, PhD., a že všetky použité informačné zdroje sú v práci citované.

V Prahe dňa 29. 8. 2011

.....

Iveta Fajnerová

PodĎakovanie

Rada by som poĎakovala ľuďom, ktorí akokoľvek prispeli k realizácii tejto diplomovej práce:

- V prvom rade Ďakujem svojmu školiteľovi Mgr. Kamilovi Vlčkovi, Ph.D. za jeho trpezlivosť, cenné rady pri písaní práce a tiež pomoc pri analýze dát.
- Ďakujem tiež celému kolektívu Oddelenia Neurofyziologie paměti Fyziologického Ústavu Akademie věd (FGÚ AVČR) za vytvorenie príjemného pracovného prostredia. Vedúcemu oddelenia RNDr. Alešovi Stuchlíkovi, CSc. Ďakujem predovšetkým za finančnú a organizačnú pomoc pri našom úsilí o vytvorenie laboratória umožňujúceho prevádzkanie experimentov vo virtuálnom prostredí.
- Za poskytnutie softwarového a hardwarového vybavenia Ďakujem Mgr. C. Bromovi, PhD. z Matematicko-Fyzikálnej Fakulty Univerzity Karlovy (MFF UK). Ďakujem aj jeho študentom, ktorí sa podieľali na tvorbe virtuálneho prostredia používaného v diplomovej práci.
- Za odbornú pomoc pri realizácii fMRI experimentu a cenné rady pri analýze dát Ďakujem Ing. J. Tintěrovi, CSc. a Mgr. I. Ibrahimovi z pracoviska Radiodiagnostiky a intervenční radiologie Institutu Klinické a Experimentální medicíny (ZRIR IKEM).
- PoĎakovať by som chcela aj svojim spolupracovníkom z odd. Biomatematicky FgÚ AV ČR, ktorí mi umožnili variabilné pracovné podmienky v čase experimentov.
- Časť experimentov bola v dôsledku nášho záujmu o očné pohyby prevádzaná v spolupráci s Mgr. J. Lukavským, PhD. z Psychologického Ústavu AVČR. Ďakujem mu touto cestou za pomoc pri experimente a analýze dát.
- V neposlednom rade Ďakujem svojmu priateľovi Michalovi, rodine a kamarátom za podporu v čase pracovného vyťaženia.

Práca bola podporená grantami:

GA ČR 309/09/0286, GA ČR 309/09/1053, MSMT CR 1M0517 a MSMT LC554

Názov práce: *Vnímanie priestoru v prostredí virtuálnej reality*

Abstrakt: Cieľom tejto diplomovej práce bolo objasniť problematiku priestorového videnia s ohľadom na navigáciu v prostredí virtuálnej arény a neuronálne základy odhadu vzdialeností. Pre tento účel bola vytvorená virtuálna verzia Úlohy hľadania skrytého cieľa, ktorá je analógiou Morrisovho vodného bludiska pre ľudí. Práca prezentuje výsledky experimentu s odstraňovaním orientačných značiek v kruhovej aréne. Cieľom experimentu bolo zistiť, či pre našu arénu platí predpoklad Teórie kognitívneho mapovania o rovnocennosti orientačných značiek pri hľadaní skrytej pozície cieľa. Výsledky experimentu naznačujú, že presnosť odhadu pozície cieľa je daná nielen počtom viditeľných značiek, ale aj ich individuálnou hierarchiou. Tá môže byť odvodená na základe ich vzdialenosti od pozície cieľa, ale v niektorých prípadoch je ovplyvnená výraznou identitou značky. Na tieto výsledky nadväzuje experiment využívajúci princípy funkčnej magnetickej rezonancie s cieľom objasniť neuronálne základy odhadu vzdialeností vo virtuálnej aréne v egocentrickom a allocentrickom referenčnom rámci. Výsledky potvrdzujú nálezy citovaných štúdií o účasti oblastí okcipitálneho a parietálneho laloku pri odhadovaní vzdialeností v priestore. Porovnanie oboch typov referenčných rámcov ukázalo, že zatiaľ čo pre egocentrický odhad je špecifická aktivita premotorických kôrových oblastí, v allocentrickom rámci hrá významnú úlohu okcipito-temporálna kôra.

Kľúčové slová: odhad vzdialeností, priestorová navigácia ľudí, virtuálna realita, analógia Morrisovho vodného bludiska, funkčná magnetická rezonancia

Thesis title: *Perception of space in virtual reality environments.*

Abstract: This thesis attempts to analyze spatial perception for navigation in a virtual arena and to cover neuronal basics of distance estimation. For this purpose, we created a virtual version of Hidden goal task which is an analogy to Morris water maze. The thesis presents results of the experiment with removing orientation cues in a circular arena. The aim of the experiment was to determine, if the assumption of Cognitive mapping theory about orientation cues equivalence is valid for our arena. Experiment outcome indicates that the accuracy of goal position estimation is not only influenced by the number of cues but also by the individual hierarchy of the cues. The hierarchy emerges from the distance of the cue from the goal, although in some cases it can be affected by an outstanding identity of the particular cue. These findings are a basis for the experiment utilizing the functional magnetic resonance method to determine neuronal basics for estimating distances in virtual arena in both the egocentric and allocentric reference frame. Results support the findings of the cited papers about the participation of occipital and parietal lobe in estimating object distance in space. Comparison of the two reference frames showed that whereas the egocentric estimation is related to activity in premotor cortex, the occipito-parietal cortex plays the major role for the allocentric frame.

Key words: distance estimation, human spatial navigation, virtual reality, Morris water maze analogy, functional magnetic resonance imaging

ZOZNAM POUŽITÝCH SKRATIEK	7
1. ÚVOD	8
2. LITERÁRNY PREHĽAD.....	9
2.1. VNÍMANIE PRIESTORU A ORIENTÁCIA	9
2.1.1. <i>Typy priestorového správania</i>	<i>9</i>
2.1.2. <i>Navigácia v Morrisovom vodnom bludisku.....</i>	<i>11</i>
2.2. ODHAD VZDIALENOSTÍ A PRIESTOROVÉ VODÍTKA	13
2.2.1. <i>Dostupné zdroje informácií o vzdialenosti objektov.....</i>	<i>13</i>
2.2.2. <i>Odhad vzdialeností na základe veľkosti a pozície obrazu na sietnici oka.....</i>	<i>13</i>
2.2.3. <i>Vizuálne vodítka vnímania priestoru.....</i>	<i>15</i>
2.2.3.1. <i>Binokulárne a okulomotorické vodítka.....</i>	<i>16</i>
2.2.3.2. <i>Monokulárne vodítka</i>	<i>17</i>
2.2.3.3. <i>Metódy tvorby iluzórneho 3D obrazu.....</i>	<i>19</i>
2.3. NEURONÁLNE ZÁKLADY PRIESTOROVÉHO VNÍMANIA.....	21
2.3.1. <i>Zraková dráha.....</i>	<i>21</i>
2.3.2. <i>Ventrálny a dorzálny vizuálny tok.....</i>	<i>24</i>
2.3.3. <i>Stereoskopické videnie</i>	<i>25</i>
2.3.4. <i>Monokulárne vs. binokulárne priestorové vodítka.....</i>	<i>26</i>
2.3.5. <i>Neuronálne kódovanie vzdialeností.....</i>	<i>29</i>
2.3.6. <i>Egocentrické vs. allocentrické vnímanie vzdialeností</i>	<i>31</i>
2.4. TEÓRIA KOGNITÍVNEJ MAPY VS. TEÓRIA SNAPSHOTOV	32
2.5. METODICKÉ PRÍSTUPY VO VÝSKUME ODHADU VZDIALENOSTÍ.....	35
2.5.1. <i>Metódy štúdia priestorového správania s využitím virtuálnej reality.....</i>	<i>35</i>
2.5.2. <i>Virtuálne vs. reálne prostredie.....</i>	<i>35</i>
2.5.3. <i>Zobrazovacie techniky - Funkčná magnetická rezonancia (fMRI).....</i>	<i>38</i>
3. CIELE DIPLOMOVEJ PRÁCE	43
3.1. HYPOTÉZY	44
3.1.1. <i>Experiment 1.</i>	<i>44</i>
3.1.2. <i>Experiment 2.</i>	<i>44</i>
Behaviorálna časť	44
fMRI meranie	45
4. MATERIÁL A METÓDY	46
4.1. POUŽITÁ APARATÚRA A PROGRAMOVÉ VYBAVENIE	46
4.1.1. <i>Zobrazenie virtuálneho prostredia a obrazových podnetov</i>	<i>46</i>
4.1.2. <i>Parametre fMRI snímania.....</i>	<i>47</i>
4.2. POKUSNÉ OSOBY.....	48
4.2.1. <i>Experiment 1.</i>	<i>48</i>
4.2.2. <i>Experiment 2.</i>	<i>48</i>

4.3.	EXPERIMENTÁLNA PROCEDÚRA.....	48
4.3.1.	<i>Princíp úlohy hľadania skrytého cieľa a jej virtuálna verzia.....</i>	48
4.3.2.	<i>Design experimentu 1.....</i>	49
4.3.3.	<i>Design experimentu 2.....</i>	51
4.3.3.1.	Tréningová časť experimentu.....	51
4.3.3.2.	Experiment s použitím fMRI.....	53
4.4.	SPRACOVANIE DÁT.....	55
4.4.1.	<i>Spracovanie a analýza behaviorálnych dát.....</i>	55
4.4.2.	<i>Spracovanie fMRI snímok.....</i>	56
5.	VÝSLEDKY.....	61
5.1.	VÝSLEDKY EXPERIMENTU 1.....	61
5.2.	VÝSLEDKY EXPERIMENTU 2.....	65
5.2.1.	<i>Pretest.....</i>	65
5.2.2.	<i>Behaviorálne dáta.....</i>	66
5.2.3.	<i>fMRI dáta.....</i>	72
6.	DISKUSIA.....	78
6.1.	EXPERIMENT 1.....	78
6.2.	EXPERIMENT 2.....	80
7.	ZÁVER.....	84
8.	POUŽITÁ LITERATÚRA.....	85

Zoznam použitých skratiek

AC - *anterior commissure*
Allo - allocentrický
BA – Brodmannova area
BOLD – Blood oxygenation level dependent contrast (en)
BVA – Blue Velvet Arena (kruhový stan pre výskum navigácie)
CoS – *colateral sulcus*
CNS – centrálna nervová sústava
DOT – *dorsal occipital cortex*
EEG – elektro-encefalografia
Ego – egocentrický
EPI sekvence – echo planar imaging (en)
fMRI – funkčná magnetická rezonancia
erfMRI – event related fMRI design (en)
FOV - zorné pole; field of view (en)
HF – hipokampálna formácia; hippocampal formation (en)
HGT – Úloha hľadania skrytého cieľa; The hidden goal task (en)
HMD – head mounted display (en)
HRF – hemodynamická odpoveď; hemodynamic response (en)
IT/ITG - inferior temporal gyrus (en)
ITS – *inferior temporal sulcus*
IRDA – Infrared Data Association
LGN - laterálne genikulárne jadro thalamu
MNI – Montreal Neurologic Institut
MWM – Morrisovo vodné bludisko; Morris Water Maze (en)
MRI / MR– magnetická rezonancia; magnetic resonance imaging (en)
NMR – nukleárna magnetická rezonancia
PET – pozitronová emisná tomografia
pFs – *fusiform gyrus*
RČ – reakčný čas
SC - *colliculus superior*
TOS – *transversal occipital sulcus*
VOT – *ventral occipito-temporal cortex*
VPP- vizuo-priestorová zložka pracovnej pamäti
VR – virtuálna realita
V1 –V7 – členenie vizuálnej kôry

1. Úvod

Každodenné správanie živočíchov, vrátane človeka, je silne ovplyvnené schopnosťou vnímať a interpretovať vlastnosti okolitého prostredia. Jedna zo základných informácií, ktoré o svojom okolí sledujeme, je pozícia a pohyb rôznych objektov, ktoré sú pre nás významné. Môžu pre nás predstavovať buďto cieľ pohybu, alebo naopak označujú pozíciu, ktorej sa chceme vyhnúť, pretože predstavuje zdroj nebezpečenstva. Aby sme informáciu o pozícii takéhoto objektu mohli využiť vo svoj prospech, je nutné rozpoznať, ako ďaleko sa od daného objektu nachádzame (určiť vzdialenosť) a aká je orientácia nášho tela voči nemu (určiť smer).

Keďže pre človeka je primárnym zdrojom informácií zrak, nasledujúca práca sa venuje práve prehľadu visuo-priestorového vnímania a jeho neuronálnych základov. Vnímanie vzdialeností je do určitej miery limitované našimi fyziologickými dispozíciami a výsledná reprezentácia okolitého prostredia je tak do určitej miery skreslená. Pri posudzovaní vzdialeností voči známym aj neznámym objektom môžeme použiť niekoľko optických vodítok, ktorých efekt sa posilňuje na základe opakovanej skúsenosti. Jedným z cieľov tejto diplomovej práce je preto popísať monokulárne a binokulárne vodítka, ktoré pri procese odhadu vzdialeností môžeme používať.

Reprezentácia nášho okolia ale nie je obmedzená len na posudzovanie vzdialeností objektov voči našej pozícii tela, teda na egocentrické vzdialenosti. Rozpoznávame zároveň aj vzdialenosti allocentrické, teda vzájomné vzdialenosti externých objektov voči sebe. Cieľom tejto práce je preto objasniť, nakoľko sa proces allocentrického a egocentrického odhadu vzdialeností líši, a to nielen na behaviorálnej, ale aj na neuronálnej úrovni.

V experimentálnej časti práce sú zhrnuté výsledky dvoch experimentov. Prvý experiment využíva virtuálnu verziu Úlohy hľadania skrytého cieľa v Morrisovom vodnom bludisku pri odhade vzdialeností voči rôznym objektom, umiestneným pri múre kruhovej arény. Druhý experiment využíva statické snímky (získané z virtuálnej arény) na posudzovanie zmien vzdialeností, ku ktorým medzi cieľom a objektom dochádza. Tieto podnetové obrázky pritom priestorovú scénu zobrazujú z egocentrického alebo allocentrického pohľadu. Cieľom tohto experimentu je s využitím funkčnej magnetickej rezonancie identifikovať neuronálne oblasti spoločne alebo špecificky zapojené pri posudzovaní egocentrických a allocentrických vzdialeností.

2. Literárny prehľad

2.1. Vnímanie priestoru a orientácia

Priestorová kognícia je procesom určovania a pamätania si pozície (vlastného tela i okolitých objektov), smerov a vzdialeností voči iným objektom v akomkoľvek priestore a udržiavanie určitého kurzu trajektórie smerom k cieľu (Fenton and Bures, 2003). Jedná sa o veľmi komplexné správanie, využívajúce do istej miery všetky kognitívne funkcie. Ak sa totiž chceme zorientovať v akomkoľvek prostredí a nájsť v ňom cestu k cieľu, musíme v prvom rade svojmu okoliu venovať náležitú pozornosť a sústrediť sa na rôzne zdroje informácií (prevažne vizuálne, sluchové alebo aj vnútorné informácie o vlastnom pohybe). Aby bolo možné z tak veľkého množstva informácií vybrať tie, ktoré sú vhodné pre orientáciu, je nutné využiť pamäťových a exekutívnych procesov. Musíme jednak rozpoznať, na aký objekt sa pozeráme, zaradiť ho do určitej kategórie, napr. na pohyblivé (premenlivé) verzus stabilné prvky prostredia, aby sme k svojej orientácii využili len tie, ktoré sú relevantné. Pretože pri našom pohybe prostredím dochádza k neustálym zmenám, nezaobídeme sa ani bez činnosti pracovnej pamäte, ktorá nám umožňuje sledovať, neustále obnovovať a krátkodobo si pamätať informácie dôležité pre našu orientáciu. V spojitosti s priestorovou kogníciou ľudí, ktorí využívajú ako primárny zdroj informácií vizuálne podnety, nás bude zaujímať predovšetkým vizuo-priestorová zložka pracovnej pamäte, pomenovaná ako „vizuo-priestorový náčrtník“ (visuo-spatial sketchpad; Baddeley, 1986). Táto vizuo-priestorová zložka (ďalej ako VPP) je pritom definovaná ako proces spracovania a uchovávanía informácií o vizuálnej identite objektov a ich pozícií v priestore (McAfoose and Baune, 2009). Predpokladáme preto, že VPP je pre proces priestorovej navigácie kľúčovou funkciou.

2.1.1. Typy priestorového správania

V snahe pochopiť, aké informácie zvieratá aj ľudia používajú pri svojej navigácii prostredím a aké mozgové procesy sa zúčastňujú na ich spracovaní a následnej odpovedi organizmu, bolo priestorové správanie roztriedené do niekoľkých kategórií. Keďže existuje niekoľko rôznych systémov triedenia priestorového správania, zameriame sa iba na dnes najpoužívanejšie delenie. Zjednodušene tak môžeme rozlíšiť egocentrické a allocentrické

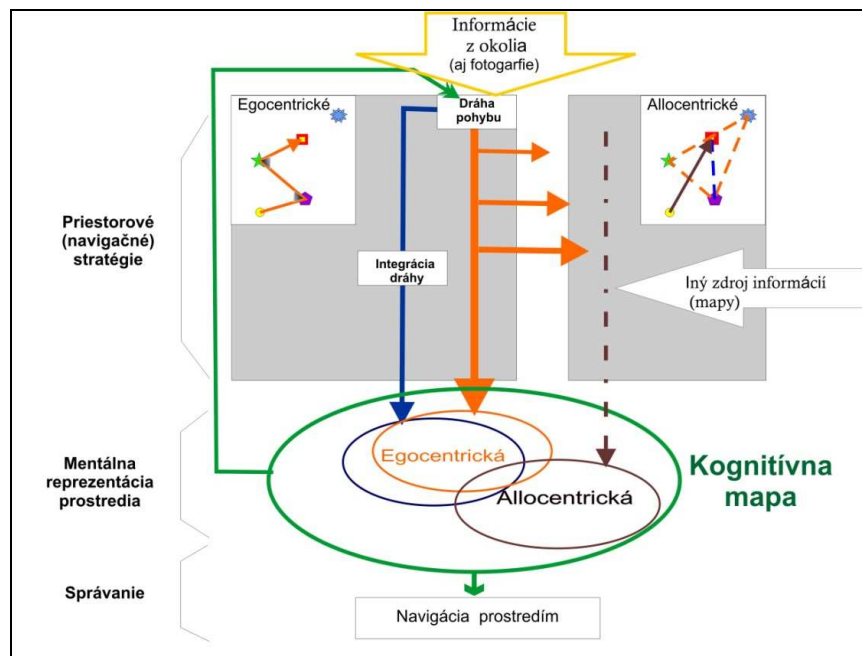
priestorové procesy (Roche et al., 2005; O'Keefe and Nadel, 1978). Pre ďalšie klasifikácie vid' (Jeffery, 2003; Gallistel, 1990; Brandeis et al., 1989; Mittelstaedt and Mittelstaedt, 1980).

Egocentrické procesy sú zapojené počas nášho pohybu prostredím a neustále reagujú na zmeny polohy tela, a tak aktualizujú jeho pozíciu voči objektom v okolitom priestore (Farrell, 1996; Jeffery, 2003). Do tohto procesu vstupujú ako informácie z externých zdrojov (vizuálne, sluchové, hmatové a olfaktorické), tak aj vnútorné somatosenzorické informácie. V neprítomnosti externého zdroja informácií nadobúdajú značný význam práve vnútorné inerciálne vstupy z vestibulárneho systému a substrátové informácie z proprioreceptorov (Mittelstaedt and Glasauer, 1991). Pri navigácii za tmy preto hovoríme skôr o procese **integrácie dráhy** alebo *idiothetickej navigácii* (Whishaw, 1998). Takýto spôsob navigácie však vedie k postupne narastajúcim chybám v odhade vzdialeností, preto musí byť čas od času korigovaný referenčnou informáciou z vonkajších zdrojov (vizuálnych, dotykových), inak dochádza ku vzniku kumulatívnej chyby (Gallistel, 1990; Etienne et al., 1996).

Allocentrické procesy naopak predstavujú komplexnejší spôsob spracovania priestorových informácií, ktoré sú na vlastnej pozícii tela nezávislé. Priestorové informácie sú tu integrované v podobe akejsi súradnicovej sústavy, ktorá charakterizuje vzájomné priestorové vzťahy jednotlivých objektov v prostredí (Farrell, 1996; Jeffery, 2003).

Popísané priestorové procesy počas navigácie vzájomne kooperujú za tvorby akejsi vnútornej reprezentácie prostredia, ktorú nazývame "kognitívna mapa" (Tolman, 1948). Model procesov prebiehajúcich za výslednej tvorby kognitívnej mapy je zobrazený na obr. 1, upraveného podľa (Roche et al., 2005). V priebehu navigácie prostredím sa paralelne zapájajú už spomínané vzájomne sa dopĺňujúce procesy, ktoré umožňujú tvorbu mentálnej reprezentácie prostredia v podobe kognitívnej mapy. Informácie o vonkajšom prostredí pritom zbierame, triedime a kombinujeme vo forme samostatných reprezentácií, ktoré sú buďto centrovane na vlastnú osobu (egocentrické), alebo orientované na externé objekty (allocentrické). V prípade chýbajúcich externých zdrojov informácií o prostredí (napr. v podobe mapy) sa zapájajú predovšetkým egocentrické procesy, ktoré spracovávajú informácie získané prostredníctvom nášho vlastného pohybu prostredím. Pri každom pohybe prostredím si tak organizmus buduje egocentrickú (prevažne vizuálnu) reprezentáciu prostredia, ktorá je tým podrobnejšia, čím viac miest navštívi. V rovnakom čase prebieha paralelný proces integrácie dráhy, ktorý zbiera informácie o prejdých vzdialenostiach, natočení a zrýchlení, čím dopĺňuje vznikajúcu

egocentrickú (na trase založenú) reprezentáciu. Tieto informácie môžu byť následne použité pri plánovaní cesty s nedostatkom zrakových informácií. Počas tvorby tejto egocentrickej reprezentácie je postupne generovaná aj sofistikovanejšia reprezentácia prostredia, založená na vlastnej pozícii, nezávislej na allocentrickom procese. Výsledná mentálna reprezentácia prostredia, neurokognitívna mapa, potom vzniká kombináciou ego- a allo- centrickej reprezentácie. Každý ďalší pohyb už známym prostredím umožňuje aktualizovať túto kognitívnu mapu prostredníctvom spätnej väzby, ktorá opätovne reaktivuje egocentrické procesy (Roche et al., 2005). Zatiaľ čo pri tvorbe a aktualizácii egocentrickej reprezentácie môžu byť využité aj fotografie z rôznych miest na prechádzanej trase, allocentrická reprezentácia môže byť dotváraná mapami alebo nákresmi daného prostredia.



Obr. 1 Schematické zobrazenie modelu vzniku kognitívnej mapy podľa Roche et al.(2005).

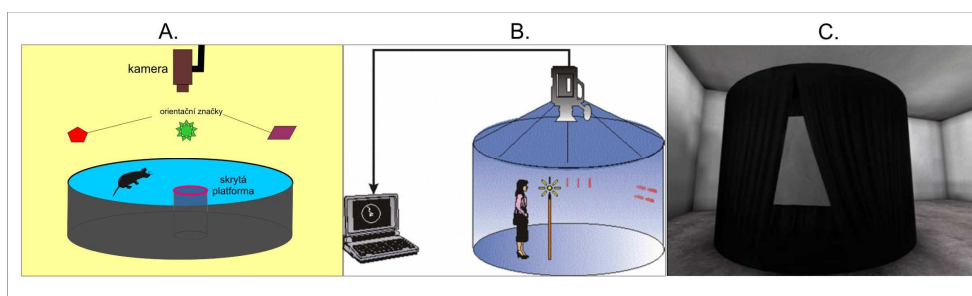
Keďže spomínané priestorové procesy využívame aj pri samotnom odhade vzdialeností, môžeme rozlíšiť egocentrické a allocentrické posudzovanie vzdialeností.

2.1.2. Navigácia v Morrisovom vodnom bludisku

Jednou z najčastejších metód výskumu navigácie u zvierat aj ľudí je úloha Morrisova vodného bludiska (MWM; Morris, 1981). Toto paradigma bolo pôvodne vytvorené pre potkany ako test učenia a pamäti, ktorý využíva prirodzenú snahu zvieratá uniknúť z vody pomocou

platformy skrytej pod hladinou vody (viď obr. 2A). Neskôr sa tento test stal užitočným prostriedkom štúdia starnutia, experimentálnych lézií aj sledovania účinku farmakologických liečiv a toxických látok na kognície (predovšetkým u potkanov). Od roku 1982 bolo publikovaných viac ako 2500 článkov využívajúcich tento model alebo jeho variácie. Skrytú cieľovú pozíciu v MWM je možné nájsť len odvodením jej relatívnej polohy voči rôznorodým orientačným bodom v okolí arény. Tento test si teda vyžaduje allocentrickú navigáciu (orientáciu podľa vzdialených prevažne zrakových vodítok). Pretože štartovná pozícia sa počas experimentu neustále mení, je nevyhnutné pred pohybom k cieľu vykonať re-orientáciu vlastnej pozície voči relevantným orientačným značkám v okolí bazénika (alebo arény). Neskôr boli vytvorené aj ľudské analógie MWM, testujúce navigáciu na cieľ prevažne v suchých kruhových arénach, a to ako v reálnej podobe, tak aj v rôznorodých virtuálnych verziách. U nás je analógia tejto úlohy známa pod menom Blue Velvet Aréna, ktorá dnes existuje v reálnej aj virtuálnej podobe (viď obr. 2A a 2B). V posledných rokoch sa analógie MWM úlohy začínajú uplatňovať aj ako prostriedok vyšetrenia deficitu priestorovej kognície u pacientov trpiacich neurodegeneratívnymi zmenami (Laczo et al., 2010) alebo neuropsychiatrickou poruchou, napr. u pacientov so schizofróniou (Hanlon et al., 2006).

Reálna analógia tohto testu s názvom „Blue Velvet Aréna“ (BVA; Stepankova et al., 2003 ; Obr. 2.B) bola vyvinutá pre testovanie ľudí v podobe uzavretého kruhového stanu (priemer 2,9 m). Analógia úlohy MWM v tejto aréne bola pomenovaná **Test hľadania skrytého cieľa** (HGT, The Hidden Goal Task; Kalova et al., 2005). Tento test je dnes úspešne používaný pri testovaní deficitu priestorovej kognície u rôznych ochorení, predovšetkým ale u pacientov s Alzheimerovou demenciou a miernou kognitívnou poruchou (Laczo et al., 2010). Naša virtuálna verzia BVA (viď obr. 2.C) vznikla v spolupráci Fyziologického ústavu Akadémie vied (FGÚ AVČR) a Matematicko-fyzikálnej fakulty Univerzity Karlovej (MFF UK).



Obr. 2 Morrisovo vodné bludisko: (A) pôvodná verzia úlohy pre hlodavcov; (B) reálna analógia pre ľudí nazvaná Blue Velvet Aréna; (C) Virtuálna analógia.

2.2. Odhad vzdialeností a priestorové vodítka

2.2.1. Dostupné zdroje informácií o vzdialenosti objektov

Pri odhade vzdialeností môžeme používať v podstate takmer všetky naše zmyslové orgány. Človek pri orientácii využíva predovšetkým informácie zo zrakového aparátu, ale nemôžeme vylúčiť ani ďalšie zdroje, ktoré vstupujú do hry predovšetkým pri nedostatku dominantnej zrakovej informácie.

V reálnom aj virtuálnom prostredí tak môžeme využiť aj informácie, ktoré nám poskytuje sluchový aparát. Zvuk vydávaný z bodového zdroja môže prezradiť niečo o jeho vzdialenosti, a to predovšetkým vtedy, pokiaľ sa jedná o zvuk známeho objektu, prípadne ak sa zdroj zvuku pohybuje smerom k nám, či od nás (intenzita zvuku sa na základe tejto vzdialenosti mení). Podobným spôsobom sme schopní používať aj čuch. Samozrejme na rozdiel od mnohých druhov živočíchov (napr. potkana a psa), ktoré využívajú dominantne práve tento zmyslový orgán, je čuchový aparát človeka veľmi obmedzený. Napriek tomu sme schopní určiť zdroj pachu (obzvlášť u pachov veľmi nepríjemných, či naopak vábivých) a určiť jeho smer a relatívnu vzdialenosť. Určitú informáciu o vzdialenosti nám poskytuje aj hmat. Keďže hmatový vnem je možný iba po dotyku pokožky a posudzovaného objektu, môže byť hmat využitý iba pri posudzovaní personálnych egocentrických vzdialeností. Veľmi špecifickú informáciu nám poskytuje náš pohybový aparát a propriorepcia. Ako už bolo popísané v kapitole o priestorovej kognícii (viď kapitola 3.1.1), naše telo nám poskytuje pomerne presné informácie o vlastnom pohybe prostredím. Z týchto informácií je možné vyhodnotiť egocentrické vzdialenosti objektov, s ktorými sme prišli počas svojho pohybu do hmatového kontaktu. Ako je ale vidieť, väčšina informácií získavaných iným než zrakovým aparátom nám poskytuje prevažne informácie o egocentrických vzdialenostiach. Naopak zrková informácia môže byť využitá komplexnejšie, aj pri posudzovaní allocentrických vzdialeností.

2.2.2. Odhad vzdialeností na základe veľkosti a pozície obrazu na sietnici oka

Realistická reprezentácia troj-dimenzionálneho sveta vyžaduje presnú percepciu vzdialeností objektov a ich veľkosti, a to na základe retinálneho obrazu. Vnímanie vzdialeností voči objektom ale môže byť silne závislé na minulých skúsenostiach, a podlieha tak mnohým zrakovým ilúziám. Napr. mesiac sa nám zdá na horizonte väčší než na zenite a vedomie, že sa jedná o stabilne veľký objekt, túto ilúziu nezmierni (King and Gruber, 1962; Held and Durlach, 1992).

Hermann von Helmholtz, známy nemecký fyziológ, popísal základné princípy vizuálneho vnímania objektov už v roku 1866. Hovorí, že za normálnych okolností objekty vždy vnímame tak, akoby v zornom poli skutočne boli, ak v nervovom systéme vytvárajú rovnaký vnem. Z toho vyplýva, že pokiaľ nie sú podmienky štandardné, môžu vznikáť rôzne vizuálne ilúzie. Samotný odhad vzdialeností totiž v skutočnosti vyžaduje integráciu rôznorodých monokulárnych a binokulárnych vodítok. Medzi základné vodítka patrí samozrejme veľkosť pozorovaného objektu, ktorá ale musí byť konštantná a známa pozorovateľovi. Ten z minulých skúseností stanoví meradlo pozorovaného objektu na základe veľkosti retinálneho obrazu a uhlu. Samotné stanovovanie veľkosti objektov teda vychádza aj z odhadu vzdialeností naučených v minulosti. Reálne objekty sú teda viazané na obrazy tvorené na sietnici oka, ale ich vzájomné prepojenie určujú naše minulé skúsenosti.

Odhad vzdialeností sa riadi tzv. **Emmertovým zákonom** (Lou, 2007), ktorý hovorí, že objekty, ktoré tvoria rovnako veľké obrazy na sietnici, budú pôsobiť ako rôzne veľké skutočné objekty, pokiaľ sa zdajú byť umiestnené v rôznych vzdialenostiach. Vnímaná veľkosť objektu tak rastie s rastúcou vzdialenosťou od pozorovateľa. Emmert tak zistil, že existuje lineárny vzťah medzi vzdialenosťou a veľkosťou obrazu tvoreného na sietnici (dnes známy ako Emmertov zákon), pre ktorý platí, že retinálny obraz sa zdá byť 2-krát väčší pri dvojnásobnej vzdialenosti od pozorovateľa. Z toho vyplýva, že objekt konštantnej veľkosti tvorí s rastúcou vzdialenosťou stále menší obraz na sietnici oka. Podobne môžeme predpokladať, že ak retinálne obrazy 2 rôznych objektov v rôznej vzdialenosti sú rovnaké, skutočná (fyzická) veľkosť vzdialenejšieho objektu musí byť väčšia než u bližšieho objektu.

Tento vzťah skúmal Emmert pomocou optickej ilúzie tzv. následného obrazu (after-image). Ide vlastne o retinálny obraz, ktorý pretrváva v našom videní aj potom, čo originálny obraz zmizne.

Emmertov zákon popisuje veľkosť následného obrazu ako funkciu vzdialenosti:

$$S = kRD$$

S = zdanlivá veľkosť; R = veľkosť retinálneho obrazu; D = vnímaná vzdialenosť; k = konštanta.

Podľa Emmertovho zákona platí, že pokiaľ sledujeme následný obraz na vzdialenejšom povrchu, bude sa zdať väčší než pri bližšom zobrazení. To vzniká vďaka tomu, že náš mozog interpretuje statickú veľkosť obrazu na sietnici na vzdialenejšom povrchu ako obraz väčšieho

objektu. Emmertov zákon ale posudzuje len lineárnu veľkosť a nehovorí tak nič o vnímanej uhlovej veľkosti následného obrazu.

Najbežnejším príkladom tohto efektu je svetelná škvrna, ktorá sa zdanlivo pohybuje v našom zornom poli po niekoľkosekundovom sledovaní svetelného zdroja. Tieto následné obrazy predstavujú negatív, teda inverzný obraz pôvodného objektu. Táto zrková ilúzia je fenoménom viazaným na adaptáciu retinálnych neurónov a je blízka efektu ilúzie pohybu, ktorý nám umožňuje vnímať pohyb pri rýchlom premietaní série obrázkov, ktoré pohyb zobrazujú, čo sa stalo základom filmu.

2.2.3. Vizualne vodítka vnímania priestoru

Z vyššie uvedeného vyplýva, že priestorový odhad vzdialeností objektov prebieha predovšetkým na základe zrakových informácií. Jednou z hlavných úloh zrakového vnímania je prevod dvojrozmerného sietnicového obrazu na trojrozmerný vnem (reprezentáciu) reality. Teda bez ohľadu na to, či pozorujeme 3D prostredie alebo len 2D obrázkov, náš vizuálny systém pracuje na rovnakých princípoch. Vďaka tomu je možné využiť zrakových ilúzií a navodiť tak dojem hĺbky aj pomocou 2D obrazov. Tento poznatok využívali v minulosti predovšetkým umelci, ktorí na základe určitých pravidiel vytvárali obrazy, ktoré vyvolávali dojem priestoru, hoci boli namaľované na plochom povrchu. Dnes sa tieto poznatky hojne využívajú najmä pri tvorbe 3D filmov a animácií.

Ľudské oko používa niekoľko vodítok pre stanovenie relatívnych vzdialeností a veľkostí v prezentovaných scénach. Na tvorbe výslednej 3D reprezentácie priestoru sa podieľajú 3 typy priestorových vodítok (Eysenck and Keane, 2008):

- ❖ **binokulárne**
 - stereopsia
- ❖ **okulomotorické**
 - akomodácia oka
 - očné pohyby – vergencie a sakády
- ❖ **monokulárne**
 - lineárna perspektíva
 - atmosferická perspektíva
 - gradient textúry
 - interpozícia - prekrytie objektov

- tieňovanie
- znalosť obvyklej veľkosti
- rozmazávanie obrazu
- pohybová paralaxa

2.2.3.1. Binokulárne a okulomotorické vodítka

Binokulárne videnie prináša niekoľko nesporných výhod. Hlavnou výhodou je širšie zorné pole a schopnosť vnímať hĺbku, teda schopnosť stereoskopie. Horizontálne zorné pole človeka (FOV; field of view) má približne 200 stupňov, binokulárne FOV pritom predstavuje centrálnu časť širokú asi 120 stupňov, obklopenú dvoma unikulárnymi FOV o šírke asi 40 stupňov (Henson et al., 2000). V binokulárnej časti FOV je videnie presnejšie než v okrajových unikulárnych častiach.

Stereoskopia, teda vnímanie hĺbky či priestorové videnie, vytvára ilúziu 3D obrazu z obrazu zobrazeného len v 2D rovine. Pre takéto vnímanie priestoru sú kľúčové práve binokulárne vodítka, teda tzv. stereopsia.

Stereopsia je základným fyziologickým vodítkom vnímania hĺbky a bola po prvýkrát popísaná Charlsom Wheatstone v roku 1838. Je často popisovaná obecné aj ako vnímanie hĺbky alebo priestorové videnie, hoci tento termín je nepresný, pretože vnímanie hĺbky predstavuje oveľa širší pojem, ktorý využíva okrem stereopsie aj mnoho monokulárnych vodítok. Stereopsia je taký spôsob vizuálneho vnímania, ktorý umožňuje vnímanie hĺbky vďaka paralaxe, teda odlišnej pozície očí na hlave. Objekt v binokulárnom FOV tak vytvára na sietnici obraz, ktorý sa líši v horizontálnej pozícii. Tento rozdiel medzi retinálnymi obrazmi nazývame aj **binokulárna / horizontálna / retinálna disparita** (disproporcia). Stereopsia teda vzniká zložením obrazov zo sietnice oboch očí, ktoré sú voči sebe mierne posunuté. Wheatstone túto myšlienku dokázal vytvorením prvého stereoskopu (1838). Tento prístroj vytváral ilúziu plastického 3-dimenzionálneho vnemu prezentovaním dvoch voči sebe mierne posunutých, ale inak totožných obrazov.

Vnímanie priestoru je mimo iného spostredkované aj ďalšími fyziologickými vodítkami, ktoré sú okulomotorické, teda založené na pohybe očí. Ide vlastne o registráciu a vyhodnotenie miery kontrakcie očných svalov a riasnatého telieska (Eysenck and Keane, 2008).

Akomodácia oka je proces zaostrovania, teda schopnosť oka stavovcov vytvárať ostrý obraz objektov v meniacich sa vzdialenostiach. Pri sledovaní blízkeho objektu je šošovka oka

vyklenutá, pri sledovaní vzdialenejších objektov je naopak ploskatá. Akomodácia tak môže poskytovať len obmedzenú informáciu o vzdialenostiach v bezprostrednej blízkosti od pozorovateľa (Michael W.Eysenck and Mark T.Keane, 2008). U cicavcov, vtákov a plazov zabezpečuje akomodáciu plastická šošovka pomocou ciliárneho telieska. U rýb a obojživelníkov sa naopak mení vzdialenosť medzi pevnou šošovkou a retinou pomocou svalov. U človeka môže trvať preostrenie zo vzdialeného objektu na 7 cm do 350 ms, ide teda o veľmi rýchly, automatizovaný proces, ktorý je reflexný, ale môže byť ovládaný aj vôľou.

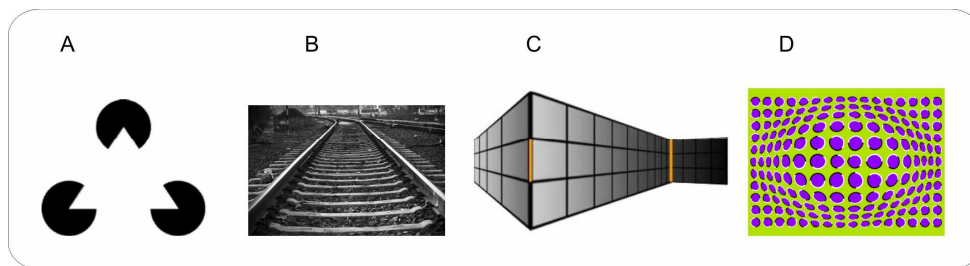
S akomodáciou oka je priamo spojená aj tzv. **vergencia**, teda simultánny pohyb očí v opačnom smere s cieľom dosiahnuť jednotný binokulárny obraz. Jedná sa tak buď o divergenciu (rozbiehanie) alebo konvergenciu (zbiehanie) očí. Vergencia pôsobí na odhad vzdialeností produkciou paradoxu veľkosti, kde malé objekty pôsobia ako vzdialenejšie (Gruber, 1954). Na rozdiel od sakády, ktorá má rýchlosť 500°/s, vergenčné pohyby sú oveľa pomalšie, asi 25°/s.

Bolo preukázané, že fyziologický základ fenoménu vnímania hĺbky v 2D obrazoch môže spočívať aj v malých **sakadických pohyboch očí** (o 2-10 uhlovej min. u človeka) a posune zodpovedajúceho obrazu na sietnici, ku ktorým neustále dochádza v priebehu sakád. Tie potom majú za následok zdôraznenie okrajov objektu pri pozorovaní (GAARDER et al., 1966). Experiment využívajúci zobrazovanie jednoduchých mriežkovaných rovín na obrazovke počítača skúmal spontánne pohyby očí a ukázal, že spontánne sakády majú tendenciu sledovať náklon rovín, teda gradient hĺbky (Wexler and Ouarti, 2008). Zatiaľ čo prvá sakáda sa často riadi smerom náklonu roviny, ďalšie sakády obvykle sledujú osu náklonu. Iné štúdie s využitím zariadenia na sledovanie očných pohybov počas pozorovania 2D a 3D obrázkov prírodných scén ukázala, že zavedenie informácií o disparite (u 3D obrázkov) skrátilo dĺžku sakád a účastníci fixovali skôr bližšie pozície než tie vzdialenejšie (Jansen et al., 2009). Môžeme teda zhrnúť, že informácie o hĺbke menia základné vlastnosti sakadických pohybov oka a u vnímaného obrazu umožnia zdôraznenie významných prvkov.

2.2.3.2. Monokulárne vodítka

Monokulárne vodítka sú niekedy nazývané aj psychologické alebo obrázkové (pictorial cues), pretože práve tieto vodítka využívajú maliari pri vytváraní dojmu hĺbky na plátne. Na rozdiel od binokulárnych vodítok, sú tieto sprostredkované aj pri sledovaní podnetu jedným okom. Príkladom takýchto vodítok je **lineárna perspektíva** (konvergencia paralelných hrán). Pri jej využití vzniká ilúzia priestoru tým, že rovnobežné línie, smerujúce od pozorovateľa do hĺbky,

vyzerajú akoby sa s rastúcou vzdialenosťou zbíhali. Príbuzným vodítkom je aj **vertikálna pozícia**, kde objekt zobrazený vyššie na obrázku pôsobí ako vzdialenejší. Takýmto spôsobom je možné vytvoriť aj ilúziu rôznych veľkostí, kde úplne rovnaký objekt umiestnený vyššie na obrázku pôsobí ako väčší, pretože by sa mal nachádzať vo väčšej vzdialenosti. Iným vodítkom hĺbky je **atmosférická perspektíva**, ktorá vďaka prechodu svetla atmosférou vytvára dojem, že vzdialenejšie objekty sú neostre alebo sa strácajú v opare hmly. Toto pravidlo platí aj vtedy, pokiaľ k rozostreniu okrajov dochádza umelo tzv. rozmazaním obrazu. **Desaturácia, rozostrenie** niektorých prvkov alebo posun do modrých farebných tónov tak vytvára dojem vzdialenejšej roviny, a umožní tak vystúpenie ostrejších objektov do popredia (Mather, 1997; FRY et al., 1949). Ďalším dôležitým vodítkom je **gradient textúry**. Textúra mnohých povrchov okolo nás (napr. koberca, dláždenie a pod.) nám poskytuje určitú informáciu o priestorovom usporiadaní tým, že v hĺbke (diaľke) sa textúra zmenšuje a je stále menej zreteľná (Gibson and Bridgeman, 1987). Bolo dokázané, že gradient textúry sám o sebe poskytuje dostatočný priestorový vnem aj pri absencii ostatných vodítok (Todd and Akerstrom, 1987). Veľmi jednoduchým vodítkom rozpoznania priestorových vzťahov je aj **interpozícia**, teda vzájomný prekryv objektov. Za vzdialenejší je teda pokladaný ten objekt, ktorý nie je viditeľný celý, lebo ho prekrýva objekt nachádzajúci sa bližšie k nám. Pekným dokladom sily tohto vodítka predstavuje tzv. iluzórny štvorec alebo trojuholník (viz Obr. 3; Kanizsa, 1976), kde čiastočné zakrytie kruhov náš zrakový systém interpretuje ako bližšie situovaný trojuholník. Iný zdroj informácií nájdeme v **tieňovaní**. Keďže rôznorodé osvetlenie 3D objektov vytvára na rozdiel od tých plošných tieň, ľudský mozog automaticky interpretuje tieňované objekty ako priestorové (Ramachandran, 1988), navyše má tendenciu predpokladať, že sa jedná o osvetlenie z jedného zdroja (Slnko). Jedným zo základných monokulárnych vodítok priestorového vnímania je aj **poznanie obvyklej veľkosti objektov**. Tento údaj o veľkosti objektov je možné použiť pre relatívny odhad percepčnej vzdialenosti, a to vďaka škálovaniu rozmerov daného podnetu na sietnici (Ittelson, 1951). Posledným významným monokulárnym vodítkom je **pohybová paralaxa**, pre ktorú platí, že sledovaný objekt (pohyblivý alebo pri pohybe pozorovateľa) sa bude posúvať po sietnici rýchlosťou, ktorá je proporcionálne úmerná znižujúcej sa vzdialenosti. Teda objekty blízko sa pohybujú rýchlejšie ako objekty v diaľke. Pohybová paralaxa pritom predstavuje veľmi významné vodítko vnímania hĺbky (Rogers and Graham, 1979).



Obr. 3 - Vybrané optické ilúzie vyvolávajúce dojem priestoru. (A) Iluzórny trojuholník (Kanizsa, 1976); (B,C) Ilúzia priestoru použitím lineárnej perspektívy (koľajnice miznúce v diaľke (C) a vzdialujúce sa steny (D)); (B,C,D) účinok gradientu textúry (zmenšujúca sa textúra vyvoláva dojem hĺbky).

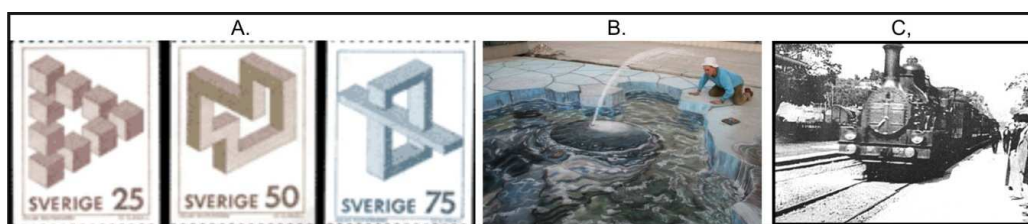
Niekoľko štúdií sa venovalo aj otázke, akým spôsobom si z dostupných priestorových informácií vyberáme tie podstatné a ako postupujeme, pokiaľ sú vo vzájomnom konflikte. Zdá sa, že vo väčšine prípadov platí aditívny model, teda vzájomná sumácia všetkých dostupných informácií (Bruno and Cutting, 1988). Vďaka tomuto aditívnemu vzťahu sa tak informácie z jednotlivých vodítok dopĺňajú a poskytujú tak presnejšiu informáciu, čím sa ich vplyv umocňuje. Pokiaľ sú dostupné vodítka v konflikte, nevyberá si subjekt významnejšie z nich, ale využíva informácie z konfliktných zdrojov súčasne za vzniku akéhosi kompromisného javu (Rogers and Collett, 1989).

2.2.3.3. Metódy tvorby iluzórneho 3D obrazu

Poznáme niekoľko techník optickej stimulácie, ktoré umožňujú iluzórne vnímanie hĺbky. Najbežnejším prostriedkom je zobrazenie optickej deformácie, ku ktorej dochádza, keď pozorujeme objekt v pohybe. Využitie princípu stereopsie (prezentácie obrazu pre každé oko posunutého) dnes prináša skutočnú ilúziu 3D priestoru do 2D obrazu aj filmu. Keďže sa ale ani v takejto virtuálnej priestorovej scéne stále nezapája akomodácia oka, je táto ilúzia nedokonalá. Na rozdiel od troch vyššie popísaných fyziologických vodítok, sú všetky ostatné **monokulárne vodítka** bežne prítomné v 2D obrázkoch, fotografiách či na videu. Sú zároveň základom mnohých optických ilúzií, ktoré vyvolávajú dojem 3D hĺbky aj v prípade, že reálne by nemohli existovať, ako napr. „neskutočný triangel“ od Oscara Reutersvärd (obr. 4.A.). Princípy optických ilúzií sú základom umeleckého smeru anamorfizmu (iluzionizmu), ktorého realizáciu môžeme sledovať v podobe malieb na chodníku (obr. 4.B) od Mauritsa Corneliusa Eschera.

Hostia parížskej kaviarne Grand Café 28. decembra 1895 sa stali svedkami prvého premietania filmu v histórii. Bratia Lumièreovci tam premietali súbor primitívnych

niekoľkokomínútových záberov. Pri premietaní snímku Príchod vlaku boli diváci vydesení, pretože vlak prichádzal smerom do publika, ktoré v živote nič takéto nevidelo (obr. 4.C).



Obr. 4 - A. Švédske poštové známky - design neskutočných objektov od Oscara Reutersvärdar.; B. Ukážka 3D maľby na chodníku; C. Prvé premietanie filmu v roku 1895.

Dnes kiná premietajú filmy rýchlosťou 24 snímok za sekundu, čo je frekvencia, pri ktorej ich oko začne vnímať ako plynulý obraz. V dnešnej dobe 3D filmov ale už bežná filmová scéna nikoho nezaskočí. 3D filmy vlastne využívajú klasického princípu stereopsie realizovaného v primitívnej forme už stereoskopom Charlesa Wheatstona.

Trojrozmerné zábery filmu sa nakrúcajú dvoma kamerami naraz. Tie vlastne zastupujú ľudské oči, takže musia byť dokonale synchronizované a musia mať rovnaké parametre snímania (ostrenie, zoom, farby a pod.). Nutnosťou je mať vždy dva mierne posunuté zábery tej istej scény. Preto bez nich vnímame obraz akoby zdvojený. V kine sú potom premietané oba obrazy cez seba na plátno, ktoré potom vďaka špeciálnym okuliarom vníma vždy len jedno oko. Aktívne 3D elektronické okuliare sa dokážu pomocou IRDA lúča synchronizovať so zdrojom vysielania. Následne potom striedavo zatmievajú ľavé alebo pravé oko. Naš mozog potom vďaka princípom prirodzenej stereopsie vytvorí ilúziu priestoru. Na tomto princípe anaglyfu fungujú nielen tradičné papierové 3D okuliare, ale aj súčasné 3D počítačové displeje.

2.3. Neuronálne základy priestorového vnímania

Informácie o tom, ktoré oblasti mozgu sa pri procese vnímania a odhadu vzdialeností zapájajú, je možné získať z niekoľkých zdrojov. Veľká pozornosť je dnes venovaná práve rôznym zobrazovacím metódam (predovšetkým fMRI, PET a EEG). Tie nám umožňujú s rôznymi obmedzeniami sledovať neuronálnu aktivitu počas vykonávania zadanej úlohy.

Neuronálna činnosť človeka môže byť samozrejme sledovaná aj na základe patologického obrazu, teda narušenia sledovanej funkcie u ľudí s ohraničeným poškodením určitých mozgových oblastí. Vyradením určitých oblastí mozgu u zvierat je možné dosiahnuť aj zámerné vyradenie sledovanej funkcie buďto trvalým poškodením (léziou), alebo len dočasnou inaktiváciou.

Treba však podotknúť, že všetky tieto metódy sledujú celé populácie neurónov danej oblasti, a ich presnosť je teda do určitej miery obmedzená. Pomocou animálnych štúdií je však možné aj sledovanie jednotkovej či skupinovej aktivity neurónov. Vďaka podrobnému anatomickému členeniu mozgových oblastí u modelových zvierat (makak, potkan) je potom možné stanoviť, s ktorou oblasťou u človeka táto aktivita koreluje.

V nasledujúcej kapitole sa pokúsim zhrnúť poznatky o neuronálnych základoch percepcie vzdialeností získaných pomocou zobrazovacích metód. Na začiatku bude stručne popísaná zraková dráha a vizuálna kôra, následne aktivácia kôrových oblastí zapojená pri vlastnom odhade vzdialeností.

2.3.1. Zraková dráha

Zraková dráha je aferentná dráha počínajúca v očnej buľve a končiaca v zrakovej kôre okcipitálneho laloku. V celom svojom priebehu je zraková dráha retinotopicky usporiadaná, vďaka čomu umožňuje presný prevod zrakových informácií z vonkajšieho prostredia. Táto presnosť je navyše zvyšovaná pomocou kontrolných descendntných dráh, ktoré facilitujú alebo inhibujú zrakové impulzy podľa potreby. Petrovický popisuje 4 typy neurónov zrakovej dráhy a 5. cieľový neurón v zrakovej kôre (viď obr.5a) nasledovne (1997):

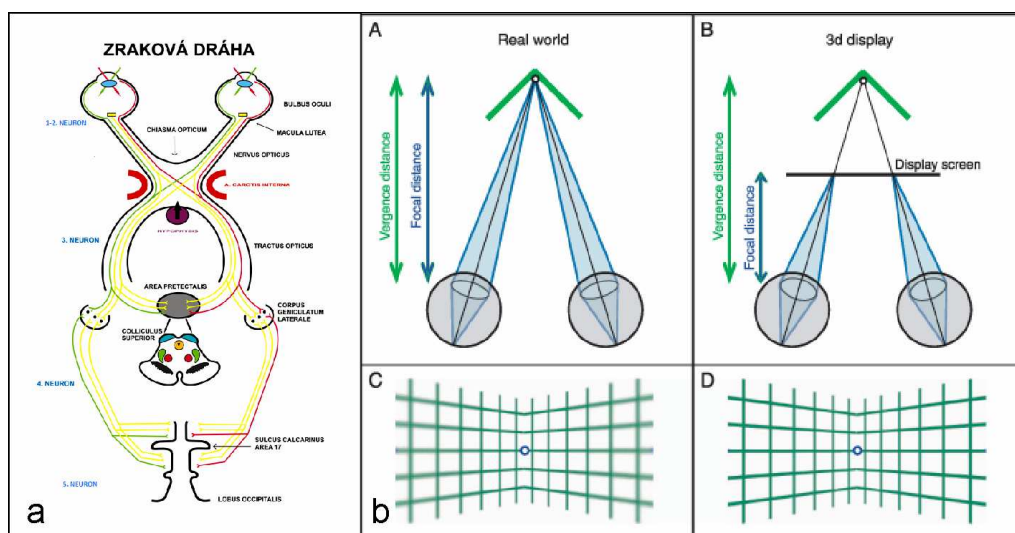
1. N – prvý neurón predstavujú špecializované bunky sietnice - tyčinky a čapíky. Ich dendritická časť je zmenená na receptor, axonálna časť je krátka. Elektrochemická reakcia v týchto senzorických bunkách je založená na Rhodopsíne.

2. N – druhú neuronálnu úroveň zrakovej dráhy predstavujú bipolárne bunky sietnice. Ich dendrity sa napojujú na axóny receptorových 1.N buniek, axóny sú v kontakte s dendritmi 3.N.

3. N – tretiu úroveň tvoria gangliové bunky, ktorých axóny prebiehajú po vnútornom povrchu sietnice a zbiehajú sa v *papilla nervi optici*. Očnú guľu opúšťajú v *lamina cribrosa sclerae*, za ktorou vytvárajú optický nerv (*nervus opticus*) so spoločnou myelinovou pošvy. Optický nerv je zároveň obalený mozgovými obalmi. Obe vetvy *n. opticus* vstupujú do lebečnej dutiny cez optický kanál a spájajú sa v mieste nazvanom *chiasma opticum*. Toto miesto na báze hypotalamu predstavuje čiastočné kríženie zrakových nervov. Krížia sa vlákna z nazálnych polovic oboch sietnic (zobrazujú obrazy z temporálnej časti zrakového poľa v dôsledku prevrátenia obrazu na šošovkou) a časť vlákien z *macula lutea*. Zvyšok vlákien tejto oblasti a vlákna z temporálnej polovice sietnic sa nekrížia.

4. N – štvrtú úroveň predstavujú bunky *corpus geniculatum laterale* (LGN) talamu, kde končí väčšina axónov 3. N. Neuróny LGN sú usporiadané v 6. vrstvách a majú tvar roztvoreného vejára, ktorý sa otvára smerom k *fissura calcarina* v BA17 okcipitálneho laloka. LGN tvorí primárne rozvodové centrum vizuálnych informácií, ktoré dostáva vstup priamo od vzostupných gangliových buniek nielen prostredníctvom zrakovej dráhy, ale aj retikulárneho aktivačného systému. Neuróny LGN vysielajú svoje axóny priamo do primárnej vizuálnej kôry (V1), LGN dostáva zároveň spätnú väzbu z V1. Dorzálna časť LGN a *colliculus superior* (SC; tectum) sú najsilnejšími dráhami spájajúcimi oko a CNS. LGN tak pomáha sústrediť vizuálnu pozornosť na tú časť priestoru, ktorá je pre nás aktuálne dôležitá (napr. po zaznamenaní pohybu na periférii alebo po zvukovom podnete).

5. N – piatu, cieľovú úroveň zrakovej dráhy predstavujú neuróny zrakovej kôry v okcipitálnom laloku.

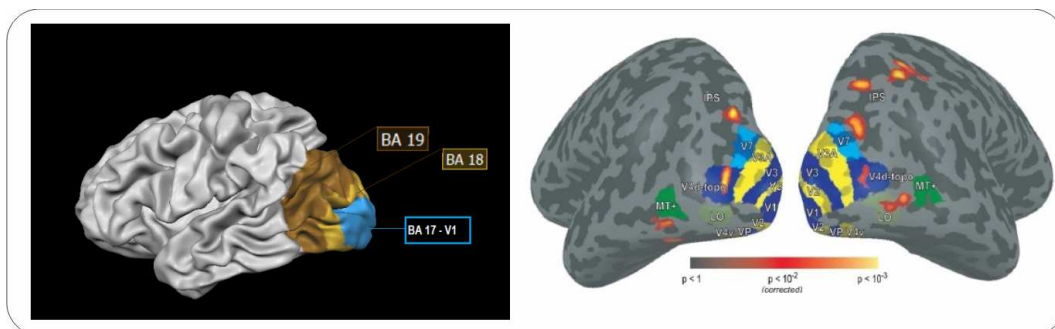


Obr. 5 –Oko, zraková dráha a priestorové videnie. (a) Zraková dráha prebiehajúca na 5 neuronálnych úrovniach (Malmstajn, 2010); (b) Binokulárna paralaxa a vergencia v reálnom prostredí a na 3D monitore (Hoffman et al., 2008)¹.

Zraková kôra okcipitálneho laloka predstavuje časť mozgovej kôry, ktorá je zodpovedná za spracovanie vizuálnych informácií. Môžeme rozlíšiť primárnu a sekundárnu zrakovú kôru. Primárna zraková kôra (tiež známa ako striatum alebo VI) je anatomicky zhodná s Brodmannovou areou 17 (viď BA17; obr.6). Primárna zraková kôra (V1) je najviac preskúmanou oblasťou mozgu. U všetkých študovaných cicavcov je V1 umiestnená v zadnej časti záhlavnej kôry (okcipitálnej mozgovej kôry) v okolí *sulcus calcarinus*, oddeľujúci *cuneus* a *gyrus lingualis*. Je vysoko špecializovaná pre spracovanie informácií o statických aj pohyblivých objektoch a v rozpoznávaní vzorov. Je organizovaná do retinotopických máp reprezentujúcich zorné pole. V1 je lokalizovaná na oboch hemisférach a informácie prijíma z rovnakostranného postranného genikulárneho jadra umiestneného v talame a ďalej ich vedie do vyšších častí vizuálnej kôry. V1 je rozdelená do šiestich funkčne odlišných vrstiev, označených ako vrstva 1 až 6.

Sekundárne (asociačné) oblasti zrakovej kôry –SII- predstavujú extrastriálne oblasti V2, V3, V4 a V5, anatomicky sa jedná o Brodmannove oblasti 18 a 19 (viď obr.6).

¹ Rozpriahnutie vergencie a akomodácie oka môže vyvolávať nevoľnosť pri zobrazovaní priestoru na 3D displeji. Podrobnejšie informácie o priestorovom videní viď príloha č.1.



Obr. 6 Zraková kôra okcipitálneho laloka. Primárna zraková kôra striata (BA17) a extrastriálna sekundárna zraková kôra (BA18, BA19); Podrobnejšie zobrazenie jednotlivých oblastí zrakovej kôry (V1-V7), V5 je vyobrazené ako MT oblasť (Brouwer et al., 2005b).

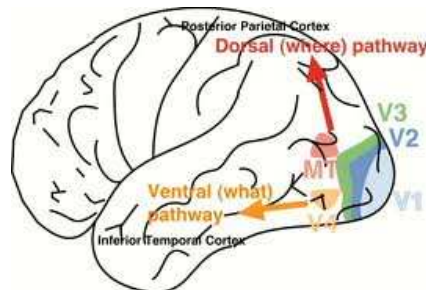
Na základe princípu retinotopického usporiadania vypália neuróny zrakovej kôry akčný potenciál, keď sa vizuálne podnety objavia v ich receptívnom poli (časti zorného poľa, na ktoré sú tieto neuróny vyladené). Neuróny skorších vizuálnych oblastí majú jednoduchšie ladenie. Neurón v oblasti V1 tak môže napr. reagovať len na vertikálne orientovaný podnet v jeho receptívnom poli. Neuróny vo vyšších oblastiach vizuálnej kôry majú naopak komplexné ladenie. Zatiaľ čo po dráždení V1 vidíme farebné alebo biele body, škvrny, záblesky alebo jednoduché geometrické obrazce, po dráždení V7 vznikajú oveľa zložitejšie vízie (Petrovický, 1997). Neuróny vyšších vizuálnych asociačných oblastí tak môžu reagovať špecificky pri objavení sa určitého objektu v jeho recepčnom poli.

2.3.2. Ventrálny a dorzálny vizuálny tok

V1 prenáša informácie k vyšším sensorickým oblastiam prostredníctvom dvoch základných dráh, rozlišujeme tzv. dorzálny a ventrálny vizuálny tok (Goodale and Milner, 1992). S určitým zjednodušením môžeme tvrdiť, že parietálna (dorzálna) časť optickej dráhy sa podieľa na vnímaní pohybu a priestorových vzťahov, zatiaľ čo temporálna (ventrálna) časť sa podieľa na vnímaní farieb a tvarov.

- Dorzálny tok vedie z V1 do oblasti V2, potom do dorzomediálnej oblasti a zrakovej oblasti MT (tiež známej ako V5) a na záver do parietálnej kôry (viď obr.7). Dorzálny tok je zodpovedný za vznik reprezentácie pohybu a pozície objektov v priestore a je spojený s kontrolou pohybu očí a rúk, najmä v situáciách, keď vizuálne informácie vedú sakadické pohyby očí alebo natáhanie ruky voči nejakému objektu. Práve táto časť optického toku je zodpovedná za odhad vzdialeností, ako si ukážeme neskôr.

- Ventrálny tok naopak vedie z V1 prostredníctvom V2 do zrakovaj oblasti V4 a k spodnej časti temporálnej kôry (vid' obr.7). Tento tok vedie informáciu o reprezentácii objektov (tvar a farba), ktorá je priestorovo spojená s ukladaním informácií v podobe dlhodobej pamäťovej stopy.



Obr. 7 – Dorzálny a ventrálny vizuálny tok.

Táto dichotómia medzi dorzálnym a ventrálnym vedením zrakovaj informácie bola po prvýkrát definovaná Ungerleiderom a Myskhinom (Ungerleider and Haxby, 1994) a je stále predmetom sporov a debát. Ide pravdepodobne o zjednodušenie skutočného stavu v zrakovaj kôre, ktoré je založené na poznatku, že Ebbinghausova ilúzia môže pozmeniť priestorové vnímanie, ale v prípade, že je spojené s pohybovou akciou (napr. uchopenie objektu), tak ku skresleniu nedochádza. Novšie práce však ukazujú, že ilúziám podliehajú oba vizuálne systémy (Franz et al., 2005).

Pri spracovaní informácií o tvare objektu hrá pravdepodobne najvýznamnejšiu úlohu zraková oblasť V3 a V4 a inferiorný temporálny lalok (IT). Bolo preukázané, že neuróny inferiórneho temporálneho laloka makaka sú usporiadané do stĺpcov, pričom neuróny jedného stĺpca reagujú na podnety podobného tvaru (Sary et al., 1993).

Na spracovaní pozície a pohybu sledovaného podnetu sa naopak podieľa oblasť V5 (v bezprostrednej blízkosti occipito-temporálnej hranice). Tento nález bol doložený u pacientov s poškodením oblasti V5, trpiacich akinetopsiou (neschopný vnímať pohybujúce sa objekty) (Rizzo et al., 1995) a tiež niekoľkými štúdiami využívajúcimi zobrazovacie metódy (Tootell et al., 1995; Zeki et al., 1991).

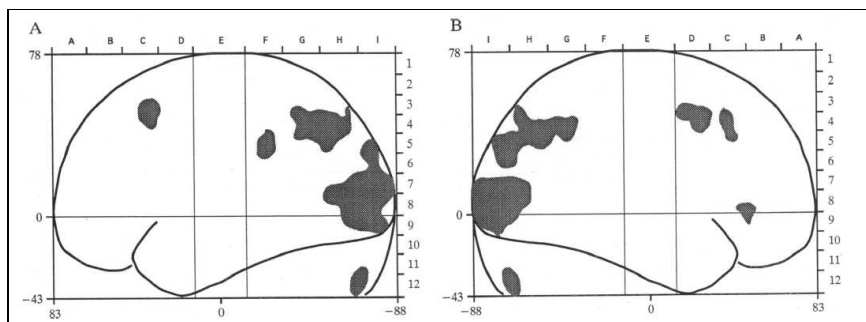
2.3.3. Stereoskopické videnie

Pri priestorovom videní sa obecné uplatňujú predovšetkým oblasti dorzálného vizuálneho toku, predovšetkým retinotopická oblasť V3A a posteriórna časť oblasti intraprietálneho zárezu

(Backus et al., 2001; Brouwer et al., 2005a; Neri et al., 2004; Rutschmann and Greenlee, 2004; Tsao et al., 2003).

Jedná sa konkrétne o bilaterálne symetrickú aktiváciu okcipitálneho laloku (v posteriórnej časti *sulcus calcarinus*, teda v polárnej striatálnej a extrastriatálnej kôre (Belliveau et al., 1992; Fox et al., 1986), v oblasti stredného okcipitálneho gyru a superiórneho okcipitálneho gyru), ktorá postupuje až k okcipitoparietálnemu spojeniu v okolí intraparietálneho zárezu (Gulyas and Roland, 1994; Roland et al., 1990). Dôkazom sú aj klinické štúdie pacientov s bilaterálnym poškodením okcipito-parietálnej oblasti, ktoré vedie k narušenej stereopsii (Rothstein and Sacks, 1972). Takéto poškodenie preukázateľne vedie k narušenému odhadu vzdialeností a typickému narážaniu do rôznych objektov v dôsledku nesprávnej interpretácie ich vzdialeností (Berryhill et al., 2009; Holmes, 1918).

V niektorých štúdiách však bola popísaná aj aktivácia iných oblastí spojených s procesom rozhodovania pri odhade vzdialeností. Aktivujú sa tak aj oblasti posteriórneho cingula, mediálneho prefrontálneho gyru a inferiórnej časti ľavého frontálneho gyru (Gulyas and Roland, 1994), ktoré bývajú spojené s pracovnou pamäťou a exekutívnymi procesmi (rozhodovanie, výber stratégie a pod.) (Ptito et al., 1991). Popisovanú aktiváciu môžeme vidieť nižšie (viď obr. 8).



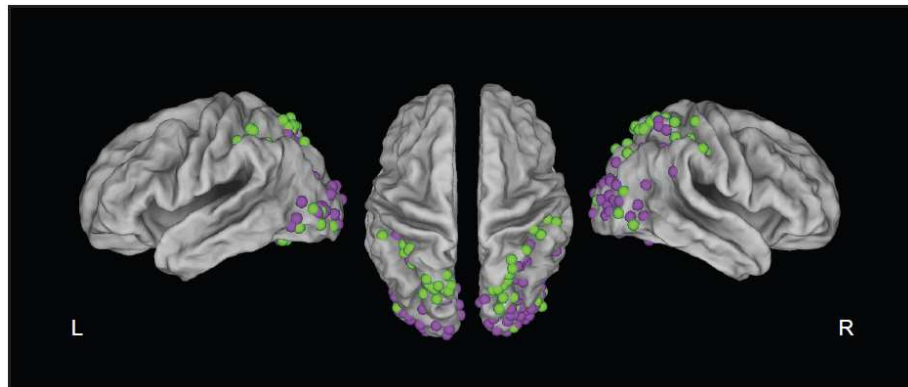
Obr. 8 – Zobrazenie funkčných oblastí aktivovaných pri stereoskopickom videní (kontrast 3D zobrazenia voči 2D zobrazeniu) vyjadrené v štandardnom Talairachovom koordinačnom systéme (prezentované číslovaním na ľavej a spodnej strane obrázku. **(A)** Ľavá a **(B)** pravá hemisféra v parasagitálnej projekcii (Gulyas and Roland, 1994).

2.3.4. Monokulárne vs. binokulárne priestorové vodítka

Vzhľadom na to, že pri odhade vzdialeností môžeme využiť niekoľko možných priestorových vodítok, je nutné špecifikovať, aká neuronálna aktivita je s nimi spojená.

Prehľad štúdií, ktoré sa venujú odhadu vzdialeností pomocou monokulárnych alebo binokulárnych vodítok, poskytla Marian E. Berryhill (2009; obr.9). Na obrázku prevzatom z tejto

štúdie je možné vidieť, že súhrnná aktivácia sa vyskytuje v oblasti celého dorzálneho vizuálneho toku, najmä v okcipitálnom laloku a v okolí intraparietálneho zárezu. Aktivita v úlohách využívajúcich binokulárne podnety však aktivovala skôr vizuálnu kôru okcipitálneho laloku, naopak podnety poskytujúce monokulárne vodítka aktivujú skôr okolie intraparietálneho zárezu. Zdá sa teda, že monokulárne vodítka si vyžadujú vyššie položené oblasti dorzálneho vizuálneho toku, a sú tak pravdepodobne na vyššej úrovni spracovania.



Obr. 9 - Sumárne zobrazenie 18 PET a fMRI štúdií testujúcich monokulárne (zelené body) a binokulárne (fialové body) podnety (Berryhill and Olson, 2009).

U človeka a primátov bola pri sledovaní stereoskopického obrazu (s prítomnosťou vodítka stereopsie) popísaná aktivita zhluku neurónov v retinotopických oblastiach superiórneho okcipitálneho laloku, konkrétne v oblasti V3A (Backus et al., 2001; Tsao et al., 2003), V7 a V4d-topo (Tsao et al., 2003; Brouwer et al., 2005b). Oblasť posteriórneho intraparietálneho zárezu je aktivovaná binokulárnym vodítkom disparity (Rutschmann and Greenlee, 2004). Binokulárne vodítka teda aktivujú oblasť superiórnej časti dorzálneho vizuálneho toku.

Tieto binokulárne a okulomotorické vodítka strácajú na význame s rastúcou vzdialenosťou objektov. Preto ich môžeme zanedbať pri sledovaní vzdialených objektov alebo 2D obrazov a zamerať sa tak na monokulárne vodítka. Zdá sa, že 2D odhad vzdialeností je tiež závislý na oblastiach dorzálneho toku, ale jedná sa o oblasti posunuté mierne do anteriórnych a superiórnych častí vizuálnej kôry, než je tomu u stereopsie (Berryhill and Olson, 2009).

Zaujímavé je, že bilaterálne poškodenie okcipito-parietálnej kôry (u pacientky EE555; Berryhill et al., 2009) viedlo nielen k narušeniu odhadu vzdialeností pomocou binokulárnych, ale aj monokulárnych vodítok. Vyšetovaná pacientka preukázala zníženú schopnosť rozpoznať a správne vyhodnotiť vzájomnú vzdialenosť u prekrývajúcich sa objektov (ak neboli

rôznofarebné). Silne narušená bola aj jej schopnosť využiť vodítka lineárnej perspektívy pri určovaní objektov v 3D a 2D zobrazení (určila 80% 2D a len 10% 3D objektov) a schopnosť interpretovať tieňovanie povrchov (hodnotila ich prevažne ako konvexné, teda vypuklé, nie ako konkávne).

Môžeme teda predpokladať, že monokulárne aj binokulárne vodítka aktivujú veľmi blízke alebo prekrývajúce sa oblasti okcipito-parietálnej kôry, ktoré tak nie je jednoduché od seba odlíšiť. Je však možné nájsť mnoho štúdií venujúcich sa jednotlivým monokulárnym kľúčom a s nimi spojenou neuronálnou aktiváciou.

Iná štúdia využívajúca PET (Gulyas et al., 1998) ukázala, že pri diskriminácii tvarov výlučne na základe texturálnych vodítok sa aktivuje komplexná sieť neuronálnych oblastí dorzálneho aj ventrálneho vizuálneho toku. Bilaterálne boli aktivované oblasti vizuálnej kôry (V1 aj extrastriálnej), fusiformný a posteriórny temporálny g., posteriórna časť parietálneho laloku a pravostranne laterálny okcipitálny g. a supramarginálny gyrus. Iná štúdia venujúca sa monokulárnym vodítkam gradientu textúry a tieňovania pri pozorovaní 3D tvarov potvrdila bilaterálnu aktivitu v posteriórnej časti ITG (inferior temporal gyrus), laterálnej časti v okolí okcipitálneho zárezu a tiež pozdĺž intraparietálneho zárezu (Georgieva et al., 2008). Tieto výsledky naznačujú, že oblasti aktívne pri týchto vodítkach využívajúcich textúru sa čiastočne prekrývajú s aktivitou pozorovanou pri rozpoznávaní 3D tvarov, ale zahrňujú predovšetkým ventrálnu časť vizuálneho toku. Je však pravdepodobné, že aktivita dorzálneho optického toku je vyvolaná len prítomnosťou binokulárnych vodítok. To potvrdzuje ďalšia izraelská štúdia využívajúca stimuláciu v podobe jednoduchých 2D tvarov, umiestnených pred alebo za rovinou pozorovania, ktorá pri rozpoznávaní takýchto objektov výlučne na základe tvaru a textúry našla výlučne aktivitu ventrálneho vizuálneho toku (Gilaie-Dotan et al., 2001). Táto úloha ale vyžadovala rozpoznávanie objektov, čo viedlo k zvýšeniu aktivácie práve v temporálnej oblasti. U opíc viedlo pozorovanie obrazov s vodítkom lineárnej perspektívy a gradientu textúry naopak len k aktivite v posteriórnej a laterálnej časti intraparietálneho zárezu (Tsutsui et al., 2001; Tsutsui et al., 2002).

Zdá sa teda, že rozhodnúť o aktivite mozgových oblastí spojených s jednotlivými optickými vodítkami nie je úplne možné.

Oba typy zobrazenia (mono- aj bino-kulárne) aktivujú dorzálnu oblasť pravého okcipitálneho závitú (superior occipital gyrus, BA19), homologické k V3-V3A komplexu, a posteriórnu časť

pravého parietálneho laloku v okolí intraparietálneho závitú (BA7). Tieto oblasti boli v spojitosti s priestorovým videním už potvrdené elektrofyziologicky u opíc (Poggio et al., 1988a) a v zobrazovacích štúdiách u ľudí (Mendola et al., 1999; Backus et al., 2001).

Napriek popísaným nezrovnalostiam sa ale autori štúdií zhodujú na tom, že kľúčovou oblasťou pre integráciu mono- a bino- kulárnych informácií predstavuje area V3A (Berryhill and Olson, 2009) a posteriórna časť intraparietálneho zárezu (Rutschmann and Greenlee, 2004). Rôznorodé zadania úloh nás ale vedú k záveru, že informácie o vzdialenostiach objektov sú spracovávané automaticky, bez ohľadu na to, či bol odhad vzdialenosti zadaný v úlohe alebo nie (Berryhill and Olson, 2009).

2.3.5. Neuronálne kódovanie vzdialeností

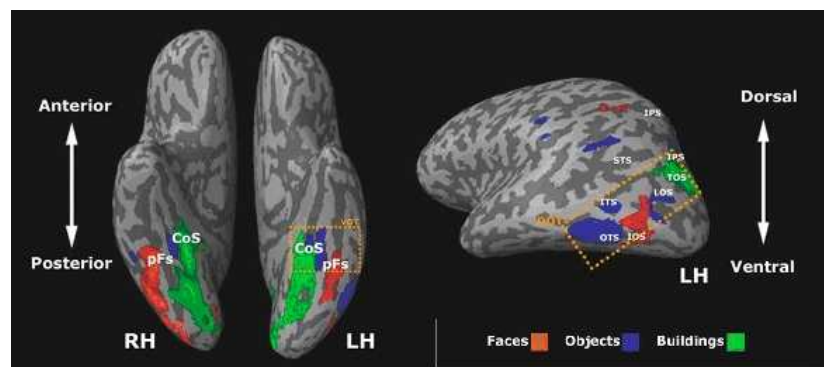
Pri pozorovaní stereoskopických obrazov hrá pri vzniku dojmu hĺbky dôležitú úlohu pohyb pozorovaného objektu. Pohybové snímky tak uľahčujú odhad vzdialenosti a priestorové vnímanie objektov oproti statickému zobrazeniu. Môžeme tak rozlíšiť **dynamickú stereopsiu**, teda postupnú zmenu binokulárnej disparity, ktorá umožňuje stereoskopické vnímanie hĺbky; a **statickú stereopsiu**, ktorá umožní vnímať hĺbku zo statického obrazu (Nishida et al., 2001).

Dôležité je však určiť, ako je vnímaná vzdialenosť voči objektu, kódovaná v aktivite neurónov retinotopických oblastí. Efekt vzdialenosti sa tak ukazuje byť dôležitým faktorom ovplyvňujúcim neuronálnu aktivitu (Berryhill and Olson, 2009). Pokiaľ sledujeme objekt v tesnej (peripersonálnej) blízkosti, je aktivita neuronálnych oblastí iná než pri sledovaní vzdialenejších objektov. Dôvodom odlišnej reprezentácie je pravdepodobne fakt, že blízke objekty majú pre nás iný význam než tie vzdialené, pretože môžu predstavovať priame ohrozenie či blízky zdroj potravy. U človeka a sociálne žijúcich zvierat môžeme navyše hovoriť aj o sociálnej vzdialenosti (Lieberman and Trope, 2008).

Experiment využívajúci virtuálne prostredie ukázal, že v úlohe odhadu vzdialenosti známych objektov sa bilaterálne aktivujú retinotopické oblasti V3A a V3d (Berryhill and Olson, 2009). Tieto superiórne okcipitálne oblasti vykazujú najvyšší rozsah adaptácie na vzdialenosť, teda ich aktivita reprezentuje kontinuálne zmeny vo vnímanej vzdialenosti (Reddy and Kanwisher, 2006). Takéto naladenie neurónov na pozorovanú vzdialenosť v závislosti na binokulárnej disparite objektov bola v oblasti V3d pozorovaná aj u opíc (Gonzalez and Perez, 1998; Poggio et al., 1988b).

Rozdiel v sledovanej aktivite pri rôznych vzdialenostiach tak môže spôsobiť skreslenie výsledkov experimentov, sledujúcich napr. aktivitu pri pozorovaní tváří verus budov (Berryhill and Olson, 2009). Vzdialenosť vnímaná experimentálnym subjektom medzi týmito 2 podmienkami je značná, môže sa teda líšiť aj nameraná aktivita.

Vo vizuálnej kôre makaka boli popísané aj tzv. iso-excentrické línie, teda kontinuálne usporiadané oblasti, ktoré reprezentujú podobné vzdialenosti od fovey (Felleman and Van, 1991). Podobné excentrické mapy boli nájdené aj u vyšších vizuálnych oblastí okcipito-temporálnej kôry, aktívnej pri rozpoznávaní objektov (Hasson et al., 2003). Tak napríklad reťazce písmen a slová, ktorých rozpoznávanie vyžaduje foveálne videnie, aktivovali ľavú centrálnu časť kôry pre reprezentáciu objektov (Hasson et al., 2002). Oblasť okcipitotemporálnej aktivity bola rozdelená na dve symetrické oblasti zrkadlovej organizácie (Hasson et al., 2003): *dorzálnu okcipitotemporálnu kôru* (DOT), ktorá prechádza od transversálneho okcipitálneho zárezu (TOS) až po inferiorný temporálny zárez (ITS), a *ventrálnu okcipito-temporálnu kôru* (VOT), ktorá zasahuje oblasť od posteriórneho fusiformného gyru (pFs) až po kolaterálny sulkus (CoS). Jednotlivé oblasti sú zobrazené na obr. 10. V oboch častiach je možné rozlíšiť sekvenciu oblastí aktívnych pri pozorovaní budov, oblasti aktívne pri sledovaní objektov a oblasti rozpoznávajúce tváre. Toto sekvenčné poradie je charakteristické pre DOT, u VOT je poradie sekvencií opačné. Tieto oblasti pritom vykazujú aj mediocentrálne usporiadanie, teda excentrické usporiadanie, takže centrálnne uložené oblasti reagujú na objekty blízke (tváre) a periférne oblasti zas na objekty vzdialené (budovy). Tieto oblasti si zároveň zachovávajú reakcie na kontinuálne zmeny vzdialenosti, takže na bližšie vzdialenosti reagujú vyššou (rozsiahlejšou) aktivitou (Hasson et al., 2003). Tento efekt je však výraznejší u DOT oblastí, ktoré sa ukázali byť citlivé na pohyb, veľkosť a pozíciu objektov v priestore, a sú tak zapojené do dorzálneho vizuálneho toku (Grill-Spector et al., 1999), zatiaľ čo ventrálne oblasti sú asociované skôr s ich identitou (Beauchamp et al., 2002).



Obr. 10 – Zobrazenie sledovanej aktivity neuronálnych oblastí spojených s pozorovaním objektov (modrá farba), tváří (červená) a budov (zelená) (Hasson et al., 2003).

2.3.6. Egocentrické vs. allocentrické vnímanie vzdialeností

Odhad vzdialeností môže byť do určitej miery závislý aj od iných faktorov než len na type priestorových vodítok a pozorovanej vzdialenosti. Rozhodujúci je pravdepodobne aj referenčný rámec, na základe ktorého vzdialenosti posudzujeme. V 2. kapitole sme si definovali 2 oddelené navigačné procesy: allocentrický a egocentrický. Na ich základe môžeme definovať priestor v 2 odlišných referenčných rámcoch. Egocentrický rámec kóduje priestorové informácie relatívne voči pozorovateľovi, teda určitým častiam jeho tela (očiam, hlave, trupu alebo rukám). Allocentrický rámec naopak kóduje priestor relatívne voči externým referenčným bodom (konkrétnym objektom alebo geometrickým vodítkam prostredia).

Oba referenčné rámce tak môžu kódovať informácie vzdialenosti v odlišných oblastiach mozgu. Egocentrický rámec je zvyčajne asociovaný s aktivitou posteriórnej parietálnej kôry a v zapojených oblastiach frontálnej premotorickej kôry. Táto aktivácia bola bilaterálne (prednostne v pravej hemisfére) nájdená u opíc (Colby and Goldberg, 1999) aj v zobrazovacích štúdiách u ľudí (Vallar et al., 1999; Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000). Dôkaz poskytujú aj pacienti s poškodením zadnej časti parietálnej kôry, ktorí trpia nepresnou vizuo-motorickou koordináciou (optická ataxia; Perenin and Vighetto, 1988) alebo sú neschopní sledovať časť priestoru kontralaterálnemu k miestu poškodenia (Vallar, 1998). Zdá sa, že oblasť posteriórneho intraparietálneho zárezu odpovedá skôr na egocentrickú než allocentrickú vzdialenosť, takže reaguje na vzájomný vzťah pozorovateľa k objektu a nie na allocentrický vzťah medzi externými objektami (Neggers et al., 2006; Neri et al., 2004).

V prípade allocentrického referenčného rámca musíme rozlišovať 2 možné referencie, relatívnu voči objektom a druhú relatívnu voči geometrickým charakteristikám prostredia (roh budovy, geografické znaky prostredia a pod.).

Aktivácia pri spracovávaní allocentrického rámca, orientovaného voči externým objektom, bola popísaná v už spomínanej oblasti posteriórneho parietálneho laloku a dorzálnej premotorickej kôry (Galati et al., 2000; Fink et al., 1997) a bilaterálne v oblasti ventrolaterálnej occipito-temporálnej kôry (Committeri et al., 2004).

V prípade allocentrického kódovania topografického priestoru (geometrie prostredia) je typicky aktivovaná hipokampálna formácia (HF). Aktivita buniek HF odpovedajúcich na

allocentrické charakteristiky prostredia bola potvrdená u voľne sa pohybujúcich potkanov (O'Keefe and Dostrovsky, 1971; Taube et al., 1990) aj opíc (Rolls, 1999). Popísaná bola aj aktivita v posteriórnej parietálnej kôre (Snyder et al., 1998), v retrospleniálnej kôre (Chen et al., 1994; McNaughton et al., 1989a) a ventro-mediálnej časti okcipito-temporálnej kôry, konkrétne oblasti mediálneho fusiformného závitú, linguálneho závitú a posteriórnej časti parahipokampálneho závitú (Committeri et al., 2004). Poškodenie HF tak vedie k ťažkostiam v zapamätávaní aj vybavovaní lokalizácie, ale aj identity dôležitých orientačných bodov, a tak k topografickej dezorientácii (Spiers et al., 2001; Habib and Sirigu, 1987).

Neuronálna aktivácia pre odhad vzdialeností v odlišných referenčných rámcoch sa teda v určitých oblastiach prekrýva, a to predovšetkým v oblasti posteriórneho parietálneho laloku, superiórnej a mediálnej okcipitálnej kôry a premotorickej kôry (Committeri et al., 2004). Zdá sa však, že hlavnú úlohu v odhade vzdialeností (či už v egocentrickom alebo allocentrickom rámci) hrá okcipito-parietálna kôra. Môžeme však rozlíšiť aj oblasti typické pre niektorý z referenčných rámcov. Zatiaľ čo egocentrické kódovanie priestorových informácií je závislé len na dorzálnej časti vizuálneho toku (okcipito-parietálne zapojenie) a asociovaných frontálnych oblastí, allocentrické kódovanie si vyžaduje nielen dorzálnu, ale aj ventrálnu časť vizuálneho toku (okcipito-temporálne zapojenie).

2.4. Teória kognitívnej mapy vs. teória snapshotov

Dnes existuje niekoľko rôznych modelov navigačného správania. Prevažná väčšina z nich je založená na teórii **kognitívneho mapovania** (O'Keefe and Nadel, 1978). Hlavným predpokladom tejto teórie je existencia kognitívnej mapy, ktorá vzniká za pomoci egocentrických a allocentrických navigačných procesov. Vznikajúca kognitívna mapa pritom ukladá informácie o vzájomných priestorových vzťahoch objektov v prostredí v podobe určitého metrického systému, ktorý má podobu allocentrického referenčného rámca.

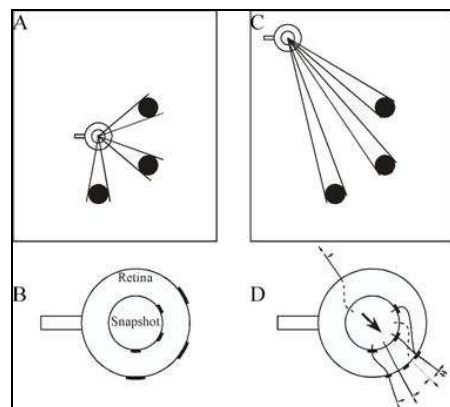
Táto teória je podporovaná niektorými štúdiami navigácie potkanov v MWM (Morris, 1981; Morris et al., 1986) a u človeka v jeho virtuálnych verziách (Jacobs et al., 1998). Behaviorálne štúdie u potkanov v MWM ukázali, že navigácia na skrytý cieľ (ostrovček pod hladinou vody) je zachovaná pri štarte z rôznych pozícií na okraji bazénika, a je teda založená na allocentrickom procese navigácie. Niektoré experimenty potvrdili, že navigácia na cieľ je narušená zmenou konfigurácie presunutím orientačných značiek alebo zmenou geometrie prostredia (Hamilton et al., 2009). Podľa teórie Kognitívneho mapovania totiž dôjde k narušeniu

naučenej kognitívnej mapy. Naopak odstránením orientačných značiek sa rýchlosť a presnosť navigácie potkana na cieľ nezmení (Fenton et al., 1994; Pico et al., 1985; Eichenbaum et al., 1990), pretože chýbajúce znaky prostredia nenarušujú proces vybavovania kognitívnej reprezentácie prostredia.

Výsledky novších štúdií sa však zdajú byť v rozpore s touto teóriou (Hamilton et al., 2002; Fitting et al., 2007; Wang and Spelke, 2002). Objavujú sa nové navigačné modely, ktoré ukazujú, že pamätanie si cieľových pozícií môže byť v skutočnosti založené aj na uložených lokálnych pohľadoch z cieľového miesta. Priestorové vzťahy medzi niekoľkými takými miestami sú potom uložené v podobe reprezentácie pohybov potrebných k presunu od jedného cieľového miesta k druhému (McNaughton et al., 1989c), teda v egocentrickej podobe

Odlíšny pohľad na mentálnu reprezentáciu prostredia priniesol McNaughton (1989c), ktorý navrhol model založený na tzv. „*snapshot*“. Hovoríme tak o akýchsi lokálnych pohľadoch, ktoré si zapamätáme na svojej ceste prostredím z rôznych pozícií, a ktoré sú na pozícii pozorovateľa závislé, teda egocentrické. Tieto lokálne pohľady sú v skutočnosti obrazové reprezentácie, ktoré neobsahujú informáciu o vzdialenostiach objektov alebo priestorových vzťahoch medzi nimi. Jedinou formou priestorových informácií na takomto obraze je tak veľkosť obrazov tvorených na sietnici a ich vzájomná separácia (McNaughton et al., 1989b).

Bolo popísaných niekoľko spôsobov, ako je možné použiť zapamätaný lokálny pohľad pri navigácii. U včiel bola popísaná navigácia pomocou významných priestorových vodítok, ktoré privedú včelu k cieľovému miestu. Na cieľovom mieste si včela zapamätá dvoj-dimenzionálny obraz scény, ktorú z cieľovej pozície vidí (Cartwright and Collett, 1983). Pri opätovnej navigácii na toto miesto včela porovnáva pozíciu so zapamätaným lokálnym pohľadom, vytvoreným vďaka retinálnemu obrazu (viď obr.11).



Obr. 11 Uložený lokálny pohľad a retinálny obraz. (A,B) Cieľová pozícia, kde je lokálny pohľad uložený (C,D). Nasledujúca návšteva cieľa vyžaduje porovnanie zapamätaného lokálneho pohľadu a aktuálneho retinálneho obrazu. Zvýraznená časť kruhu reprezentuje obraz orientačnej značky, tenšia časť zas medzery medzi nimi (Cartwright and Collett, 1983).

U iných zvierat bol vytvorený model pohybu prostredím, ktorý vedie k minimalizácii vizuálnej nezhody medzi aktuálnym a zapamätaným lokálnym pohľadom (Benhamou et al., 1995). Zviera si tak v každom významnom bode svojej trajektórie vyberá takú cestu prostredím, ktorá vedie k minimálnej diskrepancii. Ďalší model navigácie podľa Scholkopfa a Mallota (1995) predpokladá, že si zviera pri pohybe prostredím tvorí mentálnu reprezentáciu v podobe reťazca tvoreného uzlami, teda zapamätanými pozíciami. Tieto pozície môžu byť medzi sebou prepojené určitou trasou. Pokiaľ je prostredie dobre preskúmané, môže dochádzať k prepojeniu jednotlivých reťazcov do akejsi siete a dochádza k nachádzaniu skratiek medzi uzlami. Tým dôjde k tvorbe reprezentácie splňujúcej kritériá kognitívnej mapy. Vzdialenosti medzi jednotlivými miestami v takejto mape sú potom kódované počtom uzlov, ktoré sa nachádzajú na ich spojnici (Scholkopf and Mallot, 1995).

Príbuzný model Wanga a Spelkeho (2002) kombinuje egocentrickú reprezentáciu prostredia s povrchovou geometriou prostredia, podľa ktorej dochádza k aktualizácii reprezentácie výlučne vlastným pohybom v prostredí. Je známe, že keď máme ukázať smerom k cieľovému miestu z predstavovaného miesta sme rýchlejší a presnejší, ak stojíme v rovnakej orientácii (Diwadkar and McNamara, 2008). Podobne rýchlosť rozpoznávania pozíc z fotografií je rýchlejšia, ak sú fotografie nasnímané v uhle, ktorý je nám známy (Shelton and McNamara, 1997). S rastúcim uhlom sa náš reakčný čas predlžuje.

Všetky spomínané modely podporujú **teóriu lokálnych (egocentrických) pohľadov**, podľa ktorej by navigácia na cieľ v kruhovom prostredí MWM bola založená na hľadaní takej pozície, ktorá čo najpresnejšie vystihuje obraz prostredia, zapamätaný pri minulej návšteve cieľovej pozície. Tento model navigácie podporila štúdia Hamiltona (Hamilton et al., 2002), ktorá ukázala, že navigácia na skrytý cieľ je narušená, pokiaľ testované osoby štartujú z pozície, z ktorej vzdialené orientačné značky v priebehu učenia nevideli. Učenie v MWM je tak silne závislé na zapamätaných lokálnych pohľadoch.

Dnešný model navigačného správania však predpokladá, že obe spomínané reprezentácie prostredia (egocentrických lokálnych pohľadov a allocentrickej kognitívnej mapy) existujú paralelne (Burgess, 2006). Opakované poznávanie prostredia (orientačných značiek,

geometrickej štruktúry a pod.) vedie k postupnému posilňovaniu allocentrickej reprezentácie, ktorá nadobúda na význame.

2.5. Metodické prístupy vo výskume odhadu vzdialeností

2.5.1. Metódy štúdia priestorového správania s využitím virtuálnej reality

V posledných rokoch sa značná časť výskumu navigácie venuje vývoju kognitívnych úloh využívajúcich virtuálnu realitu (VR). Nespornou motiváciou takéhoto snaženia sú výhody, ktoré VR poskytuje. Medzi jej hlavné prednosti patrí predovšetkým jednoduchá úprava veľkosti a štruktúry prostredia. VR tak umožňuje pripraviť testové prostredie akýchkoľvek rozmerov. Prvky prostredia sa pritom dajú prispôbovať tak rýchlo, ako nám reálne prostredie neumožní. Pre experimentátora je však dôležitá najmä možnosť detailného záznamu správania subjektu, ktorého pohyb a natočenie sa automaticky ukladajú. V prípade potreby je možné pozorovať správanie experimentálnej osoby zo vzdialeného počítača aj v priebehu experimentu. Ďalšou výhodou VR je jej kombinovateľnosť so zobrazovacími technikami, ako napr. magnetická rezonancia či zariadenie na sledovanie pohybu očí.

Samozrejme nemôžeme opomenúť aj niekoľko nevýhod a nedostatkov, ktoré súvisia s navigáciou vo virtuálnom prostredí. Hlavným nedostatkom je predovšetkým absencia skutočného pohybu, ktorý hrá pri navigácii reálnym prostredím významnú úlohu. Navigácia vo VR je teda založená na podklade vizuálnych, prípadne zvukových informácií. Nesmieme však pritom zabúdať na optický tok, ktorý nám určitú informáciu o našom pohybe VR prostredím poskytuje aj napriek chýbajúcim informáciám z vestibulárneho systému a proprioreceptorov. Ďalším nedostatkom navigácie v tomto prostredí je zúžené zorné pole (monitoru PC). Ďalším problémom VR je samozrejme aj fixovaná akomodačná vzdialenosť. Po navigácii vo VR sa navyše u niektorých osôb môžu vyskytovať nepríjemné následné pocity, teda kinetóza s prejavmi ako bolesť hlavy, poruchy rovnováhy a koordinácie pohybov, ospalosť a dokonca aj malé výpadky pamäti. Príčinou týchto príznakov je predovšetkým sensorický konflikt, teda nesúlad medzi vizuálnymi a proprioreceptívnymi podnetmi pri pohybe vo VR.

2.5.2. Virtuálne vs. reálne prostredie

Je teda navigácia vo virtuálnom prostredí skutočne porovnateľná s pohybom v skutočnom svete? Dnes poznáme niekoľko prostriedkov, ako zahlaďiť či odstrániť nedostatky VR, a priblížiť

tak experimentálne prostredie reálnemu prostrediu. Dobrým príkladom sú zariadenia umožňujúce pohyb osoby počas experimentu vďaka ich prepojeniu s pohybom vo VR. Ide napr. o priame zapojenie pohybu hlavy do rotácie vo VR (Lambrey and Berthoz, 2003). Podobne pohyb celého tela môže byť nahradený náklonom a rotáciou na pohyblivej podložke (Steck et al., 2003), či spojením pohybu vo VR s prirodzeným pohybom na bicykli (Hwan et al., 2005). Problém zúženého zorného poľa je zas možné do určitej miery vyriešiť využitím širokouhlého zobrazenia pomocou zakriveného premietacieho plátna alebo HMD ² (Harrison et al., 2010; Creem-Regehr et al., 2005)

Sú však skutočne porovnateľné aj kognitívne stratégie využívané počas navigácie vo VR a v reálnom prostredí? Líšia sa v nich vznikajúce mentálne reprezentácie? Napriek spomínaným obmedzeniam bolo preukázané, že kognitívne mapy vytvorené vo VR sú porovnateľné s tými, ktoré vznikajú v reálnom prostredí (Arthur et al., 1997; Ruddle et al., 1997). Mnohé štúdie navyše potvrdili, že reprezentácie rozsiahlych prostredí, naučené vo VR, sú v prípade potreby prenášané aj do reálneho prostredia (Waller et al., 1998; Witmer et al., 1996). V porovnaní so stolnými testami VR vyvoláva silný subjektívny pocit „prítomnosti“ (Held and Durlach, 1992), ktorý pravdepodobne súvisí aj so stupňom imerzie VR zobrazenia. Witmer a Singer (Witmer and Singer, 1994) našli dokonca významnú koreláciu medzi touto „prítomnosťou“ a výkonom vo virtuálnych úlohách. Aký presný je ale náš odhad vzdialeností v reálnom a virtuálnom prostredí?

Mnoho experimentov s využitím reálneho prostredia ukázalo, že odhad vzdialeností (do 20 m) je pomerne presný, pokiaľ majú experimentálne osoby za úlohu najskôr pozorovať cieľovú pozíciu zo štartu a následne kráčať k cieľu so zavretými očami (Loomis et al., 1992; Philbeck and Loomis, 1997; Philbeck et al., 1997; Rieser et al., 1990). Niektoré ďalšie štúdie zas popisovali prirodzenú tendenciu experimentálnych osôb podceňovať odhad s rastúcou vzdialenosťou, hovoríme teda o kompresii odhadovaných vzdialeností (Amorim et al., 1998; Norman et al., 1996).

Porovnanie odhadu vzdialeností v reálnom a virtuálnom prostredí ukázalo tendenciu preceňovať vzdialenosti vo VR (Roscoe, 1984). Novšie štúdie využívajúce vizuálne orientované pohybové úlohy naopak popisujú konzistentnú kompresiu vzdialeností vo VR v porovnaní s reálnym prostredím (Loomis and Knapp, 2003; Witmer et al., 1998). Tieto rozdiely môžu byť

² Head Mounted Display (en)

spôsobené obmedzeniami, ktoré so sebou VR prináša. Pri použití VR máme nielen užší horizontálny, ale aj vertikálny zorný uhol, ktorý bráni napríklad pohľadu na nohy, a teda aktuálnu pozíciu osoby vo VR. To do istej miery obmedzuje schopnosť stanoviť výšku pohľadu a tak aj angulárnu deklináciu, teda uhol medzi vizuálnym cieľom a výškou pozorovateľových očí. Táto angulárna deklinácia sa zdá byť dôležitým vodítkom odhadu vzdialeností (Ooi et al., 2001; Philbeck and Loomis, 1997). Štúdia testujúca efekt obmedzeného vertikálneho FOV použila pre virtuálne zobrazenie HMD a v reálnom prostredí golier, ktorý bránil pohľadu na nohy. Ukázalo sa, že zatiaľ čo v reálnom prostredí je aj za týchto podmienok výkon v odhade veľmi presný, vo VR vedie k 50% kompresii vzdialeností (Creem-Regehr et al., 2005). Kompresia vzdialeností vo VR tak bola pravdepodobne spôsobená zúženým horizontálnym FOV. Tento faktor sa pritom zdá byť dôležitý pri hľadaní skrytého cieľa, ale nie v úlohách vyžadujúcich vnímanie egocentrického odhadu vzdialeností a priestorovú pamäť (Riecke et al., 2002; van Veen et al., 1998). Experiment v reálnom prostredí potvrdil, že pokiaľ obmedzíme horizontálne FOV (na 42° pri zabránení otáčania hlavy), dochádza tiež k podceňovaniu vzdialeností. (Creem-Regehr et al., 2005). Iná štúdia popísala efekt užšieho FOV len v prípade, že došlo k zúženiu pod 30° (Wu et al., 2004). Zdá sa teda, že plné FOV nie je pre presnosť odhadu vo VR nutné, pokiaľ nie je obmedzenie príliš veľké.

Zdá sa však, že hlavným problémom odhadu vzdialeností vo VR nie je zúžené zorné pole, ale obmedzenie okulomotorických vodítok, ktoré sú narušené napríklad v dôsledku nemiacej sa akomodačnej vzdialenosti. Experiment využívajúci HMD zobrazenie poukázal na to, že k podceňovaniu odhadovaných vzdialeností dochádza nielen pri monokulárnom, ale aj binokulárnom videní (Creem-Regehr et al., 2005). V reálnom prostredí naopak nevedie ani monokulárne videnie k takému podceňovaniu a nepresnostiam v odhade (Creem-Regehr et al., 2005).

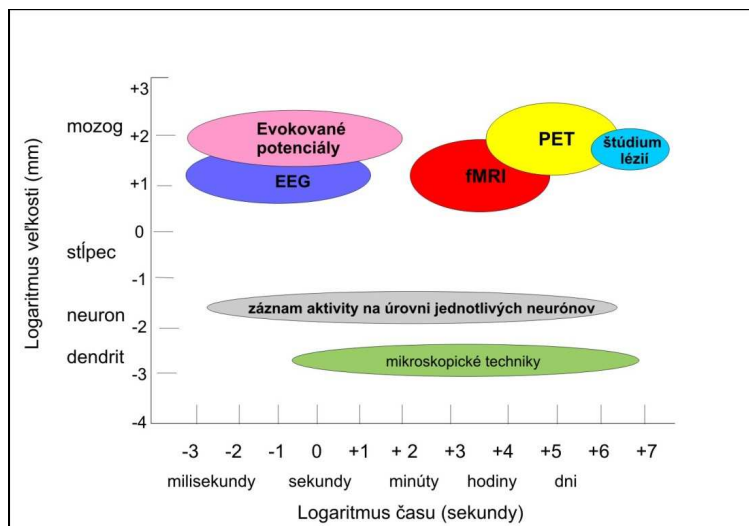
Odhad vzdialeností je citlivý na niekoľko prevažne fyziologických parametrov. Za najvýznamnejší faktor však považujeme vynaložené úsilie spojené s fyzickou kondíciou (a teda aj vekom) experimentálnej osoby. Experiment využívajúci reálne aj virtuálne prostredie ukázal, že adaptácia na pohyb (na chodiacej podložke) pri pohľade na nehybný obraz 3D prostredia výrazne zvýšila následne odhadované vzdialenosti v porovnaní s podmienkami, kde bol optický tok konzistentný s pohybom osoby (Proffitt et al., 2003a). Jedná sa o následný efekt úsilia, ktoré museli venovať tomu, aby došlo pri ich chôdzi k očakávanej zmene optického toku. Tento

následný efekt bol ale popísaný aj v prípade, že dochádzalo k zmenám optického toku u osoby stojacej na mieste (Beusmans, 1998). Pri odhade vzdialeností v reálnom prostredí malo zaťaženie (teda vykonané úsilie) vplyv na odhad vzdialeností. Pokiaľ experimentálna osoba niesla batoh (o 1/5 jej vlastnej hmotnosti), boli jej egocentrické odhady vzdialeností zvýšené oproti podmienkam bez nosenia batohu, a blížili sa tak viac skutočným vzdialenostiam (Proffitt et al., 2003a). Takýto vplyv záťaže (vykonaného úsilia) sa potvrdil aj pri posudzovaní rýchlosti stúpania horským terénom (Proffitt et al., 2003b). Zaujímavé zistenie priniesla štúdia venujúca sa vplyvu nesúladu medzi optickým tokom a rýchlosťou pohybu na bežeckom trenažéri (Rieser et al., 1995). Tento nesúlad síce podľa očakávaní ovplyvnil u osoby so zviazanými očami odhad vzdialeností pri chôdzi, ale nemal vplyv na jej hádzanie do danej vzdialenosti. Popísané experimenty teda konzistentne potvrdzujú, že úsilie vynaložené k dosiahnutiu danej vzdialenosti (či zmeny optického toku) odhadovanú vzdialenosť kontinuálne zvyšuje.

2.5.3. Zobrazovacie techniky - Funkčná magnetická rezonancia (fMRI)

Veľmi dôležitú metódu pre neurofyziológiu aj kognitívnu psychológiu predstavujú rôzne zobrazovacie metódy, ktoré môžu odpovedať na otázku, ktoré oblasti mozgu sú aktivované pri kognitívnom výkone v zadanej úlohe. Bolo vyvinutých niekoľko rôznorodých zobrazovacích techník, ktoré sa líšia svojou priestorovou a časovou rozlišovacou schopnosťou (Churchland and Sejnowski, 1988). Zatiaľ čo niektoré nám poskytujú informácie na úrovni bunky, iné sledujú aktivitu veľkých skupín neurónov. Podobne nám niektoré techniky môžu poskytovať informácie s rýchlosťou myšlienkových procesov (v milisekundách), iné snímajú aktivitu v omnoho dlhších intervaloch. Porovnanie niektorých zobrazovacích techník je vyobrazené na obr. 12.

Metóda fMRI nám umožňuje sledovať aktuálnu aktivitu mozgových oblastí v 3D zobrazení. Táto technika je v porovnaní s PET vyšetrením priestorovo presnejšia a rýchlejšia, navyše u fMRI nie je známe žiadne biologické riziko (Raichle, 1994). Jedinú nepríjemnosť predstavuje hlučnosť MRI zariadenia a zúžený priestor, ktorý nie je zlúčiteľný s prípadmi klaustrofóbie. MRI nám navyše poskytuje súčasne anatomické aj funkčné zobrazenie s pomerne dobrou presnosťou (1-2mm). Nevýhodou tejto techniky je, že spolieha na odpočet hodnôt mozgovej aktivity v nameraných kontrolných podmienkach a že jej rýchlosť nie je pre sledovanie kognitívnych dejov postačujúca (Anderson et al., 1996).



Obr. 12 - Zobrazenie relatívnej priestorovej a časovej citlivosti rôznych zobrazovacích techník, ktoré sú dnes využívané u zvierat, ľudí alebo pri práci s izolovaných tkanívom (Churchland and Sejnowski, 1988).

Vzhľadom na to, že súčasťou experimentálnej časti tejto diplomovej práce je využitie funkčnej magnetickej rezonancie (fMRI), budeme sa v tejto podkapitole venovať výlučne popisu tejto zobrazovacej techniky.

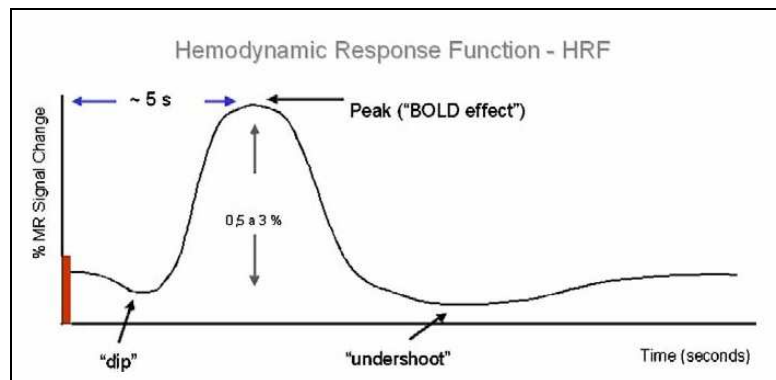
Magnetická rezonancia (MRI, nukleárna magnetická rezonancia, MNR) je moderná vyšetrovacia metóda, ktorá využíva magnetických vlastností atómových jadier vodíka pre zobrazenie štruktúry vnútorných orgánov (Amaro and Barker, 2006). Využíva sa hlavne pre zobrazenie mozgu a miechy, ale aj ďalších mäkkých tkanív. V priebehu MRI experimentu sa teda sledovaný subjekt nachádza v silnom magnetickom poli, na ktorý jeho telo reaguje vďaka magneticky aktívnym časticiam. Magneticky aktívne jadrá vodíka, ktoré sú najhojnejším prvkom nášho tela, obsahujú vo svojom jadre jediný protón. Tento protón neustále rotuje a tým vytvára magnetický moment (spin) smerujúci súbežne s osou otáčania protónu. Tento tzv. precesný pohyb má rovnakú frekvenciu (protónové jadrá vykonávajú rovnaký počet otáčok za určitý čas). Táto frekvencia závisí na sile magnetického poľa, ktorému sú atómy vystavené, a na druhu atómu a možno ju vypočítať, nazýva sa Larmorova frekvencia. A tým sa dostávame k rezonancii, ktorá je obsiahnutá v názve MRI.

Za normálnych okolností atómy vodíka v tele rotujú rôznymi smermi, ich spiny sa vzájomne vyrušia a výsledná magnetická sila je nulová. Keď umiestnime pacientovo telo do "tunela" magnetickej rezonancie, kde je silné magnetické pole, atómy vodíka sa zorientujú tak, aby ich spin bol rovnobežný so siločiarami magnetického poľa, a to v dvoch možných smeroch - buď paralelne alebo antiparalelne. Antiparalelne orientované atómy majú pritom vyššiu energiu

ako tie paralelné. V tejto fáze totiž prístroj vyšle do pacientovho tela elektromagnetické vlnenie o rovnakej frekvencii, ako má precesný pohyb atómov vodíka. Ich frekvencia zodpovedá vlnám, ktorými sa šíri rozhlas. Pri interakcii dvoch vlnení o rovnakej frekvencii dochádza k rezonancii - atómy vodíka absorbujú energiu, ktorá ich precesný pohyb o niečo vychýli. Zjednodušene môžeme povedať, že tým pribudlo tých antiparalelne postavených atómov o vyššiu energiu na úkor tých paralelných. Navyše všetky atómy začnú vykonávať vďaka elektromagnetickému impulzu svoj precesný pohyb synchronne - začnú obiehať pomyselný kužeľ z rovnakej strany, ich spin je teda v daný okamih vychýlený na rovnakú stranu a vznikne tak priečna magnetizácia (kolmá na hlavné magnetické pole), ktorú môžeme merať. Keď impulz prestane pôsobiť, atómy vodíka sa začnú vracieť do pôvodného postavenia a pritom energiu, ktorú predtým absorbovali, zase postupne vyžiarajú – hovoríme o fáze relaxácie. Práve v tejto fáze nastáva MR meranie. Meria sa jednak čas, za ako dlho sa antiparalelné atómy vrátia do paralelnej polohy, čo sa prejaví ako zmena v pozdĺžnej magnetizácii, a ďalej sa merajú zmeny v priečnej magnetizácii, tzn. za ako dlho sa atómy opäť desynchronizujú v precesnom pohybe. To závisí hlavne od zloženia okolitého tkaniva a od toho, ako v nej na seba molekuly vzájomne pôsobia. Niekde sa tak atómy začnú o niečo oneskorovať a niekde zrýchľovať. Kontrastne tak môžeme zobraziť tkanivo obsahujúce veľa tukov od tkanív zložených hlavne z vody (Amaro and Barker, 2006).

Základným princípom získavania obrazov neuronálnej aktivity prostredníctvom funkčnej MRI je záznam hemodynamickej zmeny, teda tzv. **BOLD (Blood oxygenation level dependent) kontrastu**. Táto metóda je založená na citlivosti MR obrazov na zmeny v nasýtení hemoglobínu kyslíkom (Ogawa et al., 1990). Molekuly hemoglobínu majú odlišné magnetické vlastnosti v závislosti na koncentrácii O_2 . Oxyhemoglobín (saturovaný kyslíkom) sa správa ako diamagnetická látka, zatiaľ čo deoxyhemoglobín (po odobraní určitého množstva kyslíka) sa chová paramagneticky. Každý voxel MR obrazu tak reprezentuje pomer oxy/deoxyhemoglobínu, takže oblasti s vysokou koncentráciou oxyhemoglobínu poskytujú vyšší signál (svetlejší obraz) než oblasti s jeho nízkou koncentráciou. Ako ale táto koncentrácia súvisí s neuronálnou aktivitou? Zdravý rozum nám totiž hovorí, že vyššie metabolické nároky aktivovanej oblasti spôsobujú miestny pokles oxyhemoglobínu. V skutočnosti je ale kyslík transportovaný pasívne od červených krviniek do plazmy, následne do medzibunečného priestoru a napokon do mitochondrií buniek. Deje sa tak pomocou gradientu tlaku, ktorého zvýšenie je možné dosiahnuť len lokálnym zvýšením hladiny oxyhemoglobínu v krvi (Buxton et

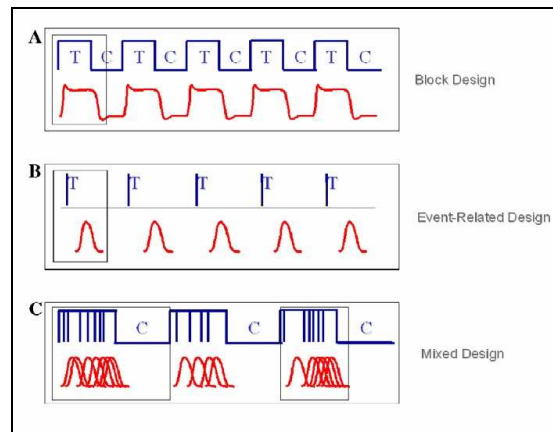
al., 1998), ktorý následne vedie k zvýšeniu BOLD signálu (Hyder et al., 2002). Výsledkom tohto fenoménu je komplexná funkcia MR signálu, asociovaná s neuronálnym podnetom, hovoríme o tzv. funkcii hemodynamickej odpovede (HRF). Pri prvotnom spracovaní podnetu dochádza k lokálnemu nárastu koncentrácie deoxyhemoglobínu, tzv. počiatkový pokles (tzv. initial dip; Yacoub and Hu, 2001). Následne dochádza k nárastu pomeru oxy/deoxy-hemoglobínu, čím dôjde k zvýšeniu BOLD signálu. Tento nárast BOLD signálu je úmerný prebiehajúcej neuronálnej aktivite. Pokiaľ trvá stimulus dostatočne dlhú dobu, dosiahne BOLD signál fázy plateau. Po odoznení stimulu sa vracia MR signál do základnej úrovne, prípadne k jeho podstreleniu (tzv. undershoot effect; Buxton et al., 1998). Popisované deje sú zobrazené na obr. 13 (Amaro and Barker, 2006).



Obr. 13 - Priebeh funkcie hemodynamickej odpovede (HRF) na krátkotrvajúci stimulus (červená čiara).

Ako je ale možné zo získaných BOLD obrazov získať aktivitu konkrétnych oblastí? Hlavným prostriedkom fMRI experimentov je princíp *subtrakcie* prevzatý z PET štúdií (Friston et al., 1996). Ide vlastne o odčítanie obrazov získaných v priebehu vykonávania „kontrolnej“ úlohy od obrazov získaných pri vykonávaní úlohy, ktorá predstavuje „aktívnu“ podmienku. K tomu je ale nutné použiť príslušný metodologický design úlohy. Pri prezentácii podnetov pokusnej osobe v fMRI totiž môžeme použiť „blokový“ alebo tzv. „event-related“ design (Amaro and Barker, 2006). Bloková schéma pokusu (viď obr. 14.A) je založená na sekvenčnom zobrazení podnetov (každé 2-3 sekundy jeden podnet) v rámci bloku tvorenej podnetmi jednej podmienky. Takáto sada sa potom strieda s ďalšou sadou podnetov testujúcich inú podmienku. Jeden cyklus potom tvoria dva bloky každej podmienky. Vzájomné odčítanie (subtrakcia) obrazov jednej podmienky voči druhej tak umožní stanoviť neuronálnu aktivitu. Druhá možná schéma viazaná na udalosti (event-related design; erfMRI) je zobrazená na obr.14.B. Táto technika umožňuje časovo charakterizovať BOLD signál súvisiaci s prezentovaným podnetom. Pomocou

variabilného interstimulačného intervalu (ISI) je možné udržať pozornosť pokusnej osoby a zabrániť tomu, aby predpovedala prichádzajúci podnet (D'Esposito et al., 1999). Takýto dizajn je však oproti blokovej schéme omnoho zdĺhavejší. Oba dizajny je možné kombinovať v zmiešanom dizajne.



Obr. 14 - Možný spôsob prezentácie experimentálnych podnetov (prevzaté z Amaro and Barker, 2006). **(A)** Bloková schéma: podnety rovnakej podmienky sú prezentované v bloku. BOLD signál je detekovaný z celého bloku a býva silnejší; **(B)** event-related schéma: HRF signál je meraný pre každý podnet zvlášť; **(C)** zmiešaná schéma: kombinácia oboch schém, kombinácia podobných udalostí sa strieda s kontrolnými podnetmi.

3. Ciele diplomovej práce

Cieľom práce bolo vytvoriť test odhadu vzdialeností v jednoduchom 3D virtuálnom prostredí. Na tento účel bola využitá virtuálna analógia Testu hľadania skrytého cieľa (HGT) v uzavretej kruhovej aréne.

- *Experimentálne využitie virtuálnej reality pri testovaní odhadu vzdialeností u zdravých osôb.*
 - ❖ **Experiment 1** - *Test odhadu vzdialeností (pozície skrytého cieľa) v kruhovej aréne voči jednoduchým 3D objektom (rôzne tvary a farby orientačných značiek).*

Aby sme overili, či budú predpoklady teórie Kognitívneho mapovania platiť aj v našej uzavretej virtuálnej BVA aréne, pripravili sme Experiment 1. Ten využíva princípu HGT pri navigácii na cieľ bez spätnej väzby o jeho nájdení, ktorý sa tak stáva odhadom správnej pozície cieľa a teda jeho vzdialenosti od viditeľných orientačných značiek.

Experiment má tiež za cieľ odhaliť, s akou presnosťou je možné odhadovať vzdialenosti skrytej pozície cieľa od rôznych objektov v prostredí virtuálnej arény. Pomocou experimentu s náhodným odoberaním orientačných značiek môžeme ukázať, ako je presnosť odhadu závislá od počtu viditeľných orientačných značiek. Tiež sa pokúsime určiť, či je tento odhad vzdialeností závislý na relatívnej vzdialenosti od orientačnej značky (v pokusoch s 1 značkou) alebo skôr na jej identite (tvare a farbe 3D objektu).

- ❖ **Experiment 2** - *Test odhadu relatívnej zmeny vzdialenosti s využitím fMRI*

Experiment č. 2 s využitím funkčnej magnetickej rezonancie nám pomôže objasniť, ktoré oblasti mozgu sa na kognitívnom procese odhadu vzdialeností zúčastňujú. V teste sa zameriame na rozdiel neuronálnej aktivácie spojenej s egocentrickým (Ego) a allocentrickým (Allo) odhadom vzdialeností, teda procesom odhadu vzdialeností relatívneho k vlastnej pozícii alebo z pozície externého pozorovateľa. Kognitívny odhad v úlohe však nie je priamym posudzovaním metrických vzdialeností, ale posudzovaním relatívnej zmeny (posunu) cieľa v porovnaní s pôvodnou (naučenou) vzdialenosťou. K tomuto účelu boli použité snímky priestorových scén z našej virtuálnej arény z pozície cieľa aj z pozície vzdialeného pozorovateľa s fixovanou výškou pohľadu. Posudzované budú zmeny vzdialeností od steny aj od najbližšej značky. Keďže fMRI nám neumožňuje použitie 3D zobrazenia, snímky poskytujú prevažne monokulárne optické vodítka: snímky v Ego referenčnom rámci meniacu sa veľkosť objektu, či textúru koberca,

ktorého sa značka aj stena dotýkajú. Allo rámeč zas umožňuje posúdenie vzájomných vzdialeností relatívne k veľkosti celého obrazu a tiež textúre koberca.

3.1. Hypotézy

3.1.1. Experiment 1.

Podľa teórie Kognitívneho mapovania platí predpoklad rovnocennosti orientačných značiek v kognitívnej mape MWM. Pokiaľ toto pravidlo platí pre našu arénu, bude platiť nasledujúce:

- Odhad pozície cieľa bude rovnako presný bez ohľadu na to, aký počet orientačných značiek bude odstránený (pokiaľ je viditeľná aspoň 1 z nich a je možné odhadovať vzdialenosť od steny arény, čo poskytuje 2 pozičné informácie).
- Odhad vzdialeností pomocou 1 viditeľnej značky bude približne rovnako presný pre značky v rovnakej vzdialenosti, a to bez ohľadu na ich farbu a tvar.
- Ak ale predpoklady tejto teórie pre našu virtuálnu arénu neplatia:
 - Presnosť odhadu (vzdialeností) pozície cieľa bude znížená po odstránení 1 alebo 2 orientačných značiek.
 - Odhad vzdialenosti pri zobrazení len 1 značky bude lepší pre dominantnú značku, ktorej dominancia je daná nielen vzdialenosťou od pozície cieľa, ale aj vplyvom identity (tvar a farba) značky.

3.1.2. Experiment 2.

Behaviorálna časť

- Reakčný čas pokusných osôb v 2. kole experimentu v fMRI bude kratší než v prvom tréningovom kole na počítači práve vplyvom zácviaku.
- Naopak individuálna úspešnosť v úlohe odhadu zmeny vzdialenosti bude približne rovnaká v oboch opakovaniach testu (na počítači aj v fMRI), pretože pokusné osoby nedostávajú spätnú väzbu o správnosti svojich odpovedí.
- Úspešnosť odhadov vzdialeností bude závislá na blízkosti prezentovaných podnetov, teda na type posunu (posun +/- od pôvodnej pozície cieľa).

fMRI meranie

Pre fMRI dáta bude platiť nasledujúce:

- U jednotlivých pokusných osôb bude aktivita mozgovej kôry pre jednotlivé experimentálne podmienky podobná.
- V úlohe odhadu zmeny vzdialenosti (allocentrického aj egocentrického) voči kontrolnej úlohe bude v skupinovej analýze pozorovaná spoločná aktivita okcipito-parietálnej oblasti (dorzálneho vizuálneho toku) a tiež v oblastiach dôležitých pre kognitívne rozhodovanie (frontálny lalok).
- Skupinová analýza ukáže niekoľko oblastí špecificky aktívnych pre jednu z experimentálnych podmienok (Allo/Ego): V priebehu Allo odhadu očakávame aktivitu v oblasti temporálneho laloku (rozpoznávanie objektov a ich vzájomných priestorových vzťahov). Naopak u Ego odhadu očakávame aktivitu v oblasti asociačnej somatosenzorickej kôry frontálneho laloku (kontrola pohybov v súvislosti so zapamätanými pohybovými vzorcami).

4. Materiál a metódy

4.1. Použitá aparatúra a programové vybavenie

4.1.1. Zobrazenie virtuálneho prostredia a obrazových podnetov

Všetky experimentálne osoby absolvovali navigačnú úlohu vo virtuálnom prostredí. Pre tieto účely bola využitá analógia úlohy Hľadania skrytého cieľa (HGT) v podobe virtuálnej kópie kruhovej arény BVA (popísaná v prvej kapitole, viď obr. 2.C). Táto virtuálna verzia úlohy vznikla v spolupráci Fyziologického ústavu Akadémie vied (FGÚ AVČR) a Matematicko-fyzikálnej fakulty Univerzity Karlovej (MFF UK).

Výšetrenie priestorového odhadu zdravých dobrovoľníkov prebiehalo v laboratóriu virtuálnej reality vytvorenom pre testovanie ľudí na oddelení Neurofyziológie pamäti (FGÚ AVČR). Toto laboratórium pozostáva z dvoch počítačov, ktoré sú vzájomne prepojené. Takéto usporiadanie nám umožňuje sledovať výkon testovanej osoby na inom LCD displeji, než na ktorom je pokusnej osobe prezentované virtuálne prostredie.

Pre prezentáciu VR prostredia bol použitý editor enginu počítačovej hry Unreal Tournament 2004 (UT 2004; Epic Games, Epic Games: UnrealTournament 2004., 2004). Toto grafické prostredie spolupracuje s programom nazvaným SpaNav (java aplikácia). Tento program bol vytvorený v spolupráci s MFF UK a slúži na administráciu experimentov vo VR. Tento program nám na základe pripraveného skriptu umožňuje kontrolovať experimentálne prostredie (zobrazovať značky, aktivovať alebo deaktivovať cieľové oblasti, teleportovať virtuálnu postavu či blokovať jej pohyb a pod.). SpaNav zároveň umožňuje nahrávať podrobné správanie testovanej osoby (aktuálnu pozíciu a natočenie) v priebehu celého experimentu. Vďaka tomu je možné na konci vyhodnotiť jednak trajektóriu pokusnej osoby atiež jej vstupy do cieľových oblastí. Virtuálne prostredie bolo zobrazené na 19" alebo 22" LCD displeji a pohyb v ňom ovládala pokusná osoba pomocou páčok herného zariadenia gamepadu (viď obr. 16.A).

Prezentácia podnetových obrázkov v Experimente 2 bola zabezpečená pomocou programu *pxlab*, ktorý umožňuje zobrazovať akékoľvek obrázky v stanovenom slede, ktorý môže byť v prípade potreby randomizovaný. V priebehu experimentu je možné zaznamenávať aj mačkanie preddefinovaných tlačidiel. V našom experimente sme použili zobrazovanie obrázkov

s časovým limitom 3 sekúnd. Ako odpovedové tlačidlá boli použité tri smerové tlačidlá klávesnice umiestnené v jednom slede.

4.1.2. Parametre fMRI snímania

Experiment prebiehal v spolupráci s Pracoviskom rádiodiagnostiky a intervenčnej rádiológie v Inštitúte Klinickej a Experimentálnej medicíny (ZRIR IKEM). Rezonančné snímky boli pripravené na celotelovom MR systéme Siemens Trio Tim 3T (Erlangen, Nemecko, vid' obr. 15). Pokusné osoby boli testované v polohe na chrbte v zatemnenej miestnosti. Podnetové obrázky boli premietané na obrazovke počítača a súčasne cez LCD projektor na zadnú stenu skenera. Pomocou špeciálneho držiaka s nakloneným zrkadlom bol obraz premietnutý priamo pred zorné pole testovanej osoby. Pohyb hlavy bol minimalizovaný pomocou držiaka a mäkkých vypchávk. Pre zadávanie inštrukcií na začiatku snímania a tiež minimalizáciu hluku (v MRI) boli použité slúchadlá. Ako podnetové stimuly boli použité statické obrázky získané z virtuálnych snímok monitora, na ktorom bolo zobrazené prostredie virtuálnej arény.³ Na jednotlivé obrázky reagovali pokusné osoby tlačením jedného z 3 možných odpovedových tlačidiel umiestnených v rade vedľa seba, ktorých stlačenie bolo zaznamenávané.

Všetky merania fMRI boli realizované v štandardnej 12-kanálovej hlavovej RF cievke metódou BOLD kontrastu. Pre tieto účely bola použitá sekvencia gradientného echa EPI s nasledujúcimi parametrami: TE=30 ms, TR=2,928 s, sklápací uhol 90°, šírka pásma 1488 Hz/pixel, paralelná technika GRAPPA s PAT-faktorom 2, akvizičná matica 82 x 82, FOV=2082 mm². Priestorové rozlíšenie (veľkosť voxelu) bola 2,5 x 2,5 x 2,5 mm. Celý mozog bol pokrytý 48 vrstvami. Celkový počet dynamík naberaných počas merania bol 320, takže každé meranie trvalo 16:11 min.



Obr. 15 MR systém Siemens Trio Tim 3T na pracovisku ZRIR IKEM.

³ Presnejší popis podnetového materiálu je v časti 7.3.3.2 Experimentálnych procedúr

4.2. Pokusné osoby

4.2.1. Experiment 1.

Experimentu 1 sa zúčastnilo 19 zdravých dobrovoľníkov (18 mužov a 1 žena). Priemerný vek skupiny bol 24 rokov (21 - 26 rokov, 24.5 ± 1.47), so začatým VŠ vzdelaním. Väčšina testovaných osôb bola dominantne pravoruká (N=17). Išlo o skupinu študentov Matematicko – fyzikálnej fakulty UK, ktorí boli na účasti v experimente motivovaní zápočtom za absolvovaný voliteľný predmet Informatika a kognitívne vedy.

4.2.2. Experiment 2.

Pre-testovej časti experimentu 2 (bez použitia fMRI) sa zúčastnilo 10 zdravých dobrovoľníkov vo veku (26 - 33 rokov). Následne sme otestovali 2 osoby v fMRI preteste, ktorý by nám odhalil prípadné nedostatky fMRI snímania spojeného s našou úlohou odhadu vzdialeností. V samotnom experimente s využitím fMRI bolo otestovaných 9 dobrovoľníkov (4 muži a 5 žien). Priemerný vek pokusnej skupiny bol 28 rokov (25 - 30 rokov, 27.78 ± 1.79), s priemerným vzdelaním 17 rokov, vo väčšine prípadov tak išlo o osoby s ukončeným alebo začatým vysokoškolským vzdelaním. Väčšina osôb bola dominantne pravoruká (N=8), jediná ľavoruká osoba je ale zvyknutá používať pravú ruku pre ovládanie pohybu vo VR a inej práci na počítači.

4.3. Experimentálna procedúra

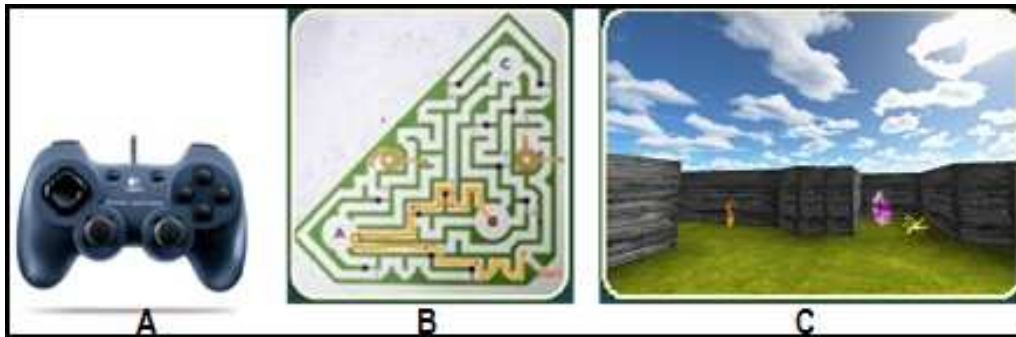
4.3.1. Princíp úlohy hľadania skrytého cieľa a jej virtuálna verzia

Virtuálna analógia úlohy hľadania skrytého cieľa bola vytvorená v spolupráci s MFF UK (viď obr. 2.C). Jej súčasný rozmer je 60 virtuálnych metrov na priemere, čo predstavuje asi 20 násobok pôvodnej veľkosti reálnej arény (2,9 m). V úlohe hľadania cieľa bolo možné nájsť skrytú pozíciu cieľa len vďaka pochopeniu vzájomných priestorových vzťahov medzi orientačnými značkami, najbližšou stenou arény a cieľovou pozíciou. Štartovná pozícia bola v každom pokuse randomizovaná, takže ju nebolo možné použiť pre určenie smerovania k cieľu. Aby sme zabránili aj používaniu iných zdrojov informácií (napr. nerovností na stene arény), celá konfigurácia (značiek a cieľa) v rámci kruhovej arény medzi jednotlivými pokusmi rotovala.

4.3.2. Design experimentu 1

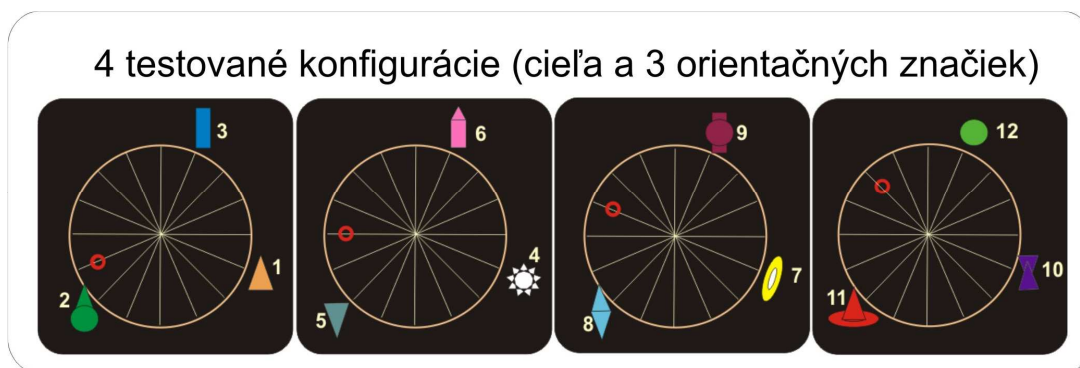
Každá pokusná osoba absolvovala na začiatku experimentu krátky 15 minútový tréning pohybu vo virtuálnom prostredí, ktorý slúžil ako nácvik ovládania pohybu vo VR pomocou gamepadu (viď obr. 16.A). K tomuto účelu bolo použité komplexné virtuálne bludisko (viď obr. 16.B). Úlohou pokusných osôb bolo prejsť trasou vyznačenou rôznymi objektami (viď obr. 16.B) a následne v bludisku hľadať skryté bonusy (viď obr. 16.C). K pohybu boli použité obidve páčky gamepadu (ľavá na otáčanie a pravá na pohyb v 4 možných smeroch).

Následne im bol v krátkom pre-tréningu vysvetlený princíp úlohy HGT. Pochopenie inštrukcií bolo overené v 3 pokusoch vyžadujúcich navigáciu na cieľ v kruhovej aréne.

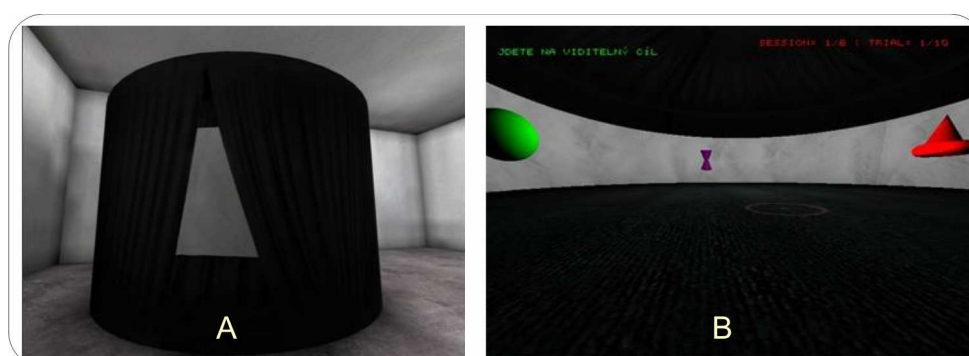


Obr. 16 Pre-tréning v Experimente 1: (A) zariadenie gamepad použité k ovládaniu pohybu vo VR; (B) náhľad na virtuálne tisové bludisko použité v priebehu pre-tréningu s vyznačenou trasou; (C) Ukážka bonusov (virtuálnych objektov), ktoré mali pokusné osoby hľadať v priebehu pre-tréningu

Po úspešnom ukončení tréningu absolvovali všetky testované osoby Test odhadu pozície skrytého cieľa v 4 rôznych priestorových konfiguráciách (s rôznym vzťahom polohy cieľa a 3 orientačných značiek; viď obr. 17 a obr. 18.B). Z obr. 17 je zrejmé, že vo všetkých konfiguráciách bol vzájomný vzťah orientačných značiek rovnaký, menila sa len identita značiek (farba a tvar) a poloha skrytého cieľa. Vďaka tomu sa cieľ dostával do rôznych vzdialeností od orientačných značiek bez nutnosti manipulovať ich vzájomným vzťahom. Všetky značky mali rotačný tvar, to znamená, že z rôzneho smeru vyzerali vždy rovnako.



Obr. 17 Schematické zobrazenie 4 konfigurácií (cieľa a 3 orientačných značiek) použitých v Experimente 1. V jednotlivých konfiguráciách (1 - 4) sme označili orientačné značky číselným kódom od 1 do 12 pre potreby analýzy.



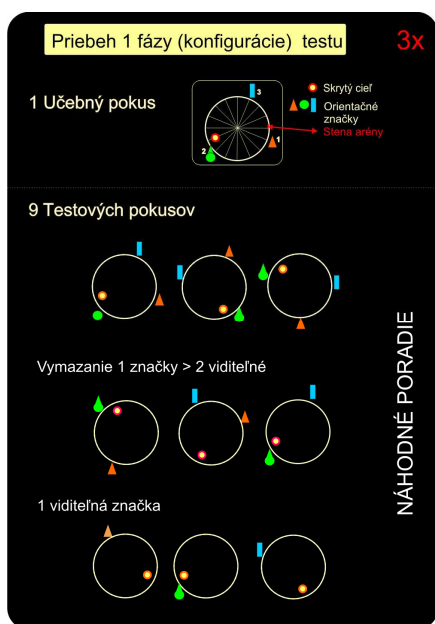
Obr. 18 Virtuálna verzia BVA. (A) pohľad na virtuálny stan zvonku. (B) Ukážka 4. konfigurácie v úlohe HGT z pohľadu pokusnej osoby; Pokus s 3 viditeľnými značkami a zobrazením cieľovej pozície na podlahe arény.

Aby sme zabránili únave pokusných osôb, bola každá z nich testovaná v priebehu dvoch samostatných experimentálnych sedení, takže v jednom sedení absolvovali 2 zo 4 použitých konfigurácií.

Každá konfigurácia (1 - 4) sa v priebehu experimentu opakovala trikrát. Jedno kolo (jedno opakovanie konfigurácie) sa pritom skladalo z 10 pokusov (viď obr. 19). Prvý z týchto pokusov bol učebný, poskytoval teda spätnú väzbu o správnej pozícii cieľa. Nasledujúcich 9 pokusov testovalo odhad správnej pozície cieľa bez spätnej väzby. V priebehu týchto 9 pokusov dochádzalo k miznutiu 1 - 2 orientačných značiek.

Úlohou experimentálnej osoby v Experimente 1 bolo opakovane hľadať pozíciu skrytého cieľa (viď obr. 18.B), ktorý bol umiestnený na podlahe kruhovej arény (60m), a to za pomoci 1 až 3 orientačných značiek umiestnených v blízkosti steny kruhovej arény. K cieľu mali navigovať čo najkratšou trajektóriou a postaviť sa na miesto, ktoré považovali subjektívne za presnú pozíciu

cieľa. Ich pozícia bola zaznamenaná a bez spätnej väzby o správnosti svojej voľby pokračovali v ďalšom pokuse. Vzájomná poloha značiek a cieľa sa v jednotlivých opakovaniach danej konfigurácie nemenila, dochádzalo však k náhodnému miznutiu 1 až 2 orientačných značiek (obr. 19). Pokusné osoby teda navigovali k cieľu za pomoci 1, 2 alebo 3 orientačných značiek. Každá kombinácia počtu viditeľných značiek sa v jednom kole opakovania danej konfigurácie vyskytla trikrát (to predstavuje spomínaných 9 pokusov / 1 kolo). Počet značiek v pokusoch 1 kola bol náhodne usporiadaný tak, aby pokusné osoby nemohli predvídať ich poradie a využiť tak ich následnosť.



Obr. 19 Schematické zobrazenie dizajnu 1. konfigurácie experimentu v priebehu 1 opakovania. Kolo je rozdelené na 1 učebný pokus a 9 testových pokusov. V priebehu týchto 9 pokusov dochádza k mazaniu (odoberaniu) určitého počtu orientačných značiek (0 - 2). V randomizovanom poradí sa tak vyskytli všetky kombinácie značiek, 3 pokusy pre každý počet viditeľných značiek. Celé kolo 10 pokusov sa v priebehu experimentu opakovalo 3 krát pre každú zo 4 konfigurácií.

4.3.3. Design experimentu 2

Experiment testujúci posudzovanie relatívnej zmeny vzdialenosti cieľa od objektu (ďalej len ako *Odhad vzdialenosti*) prebiehal v 2 samostatných fázach. V priebehu jedného dňa absolvovala každá pokusná osoba najskôr tréning Odhadu vzdialenosti vo Fyziologickom Ústave (FGÚ AVČR), trvajúci približne hodinu. Po následnom presune do zariadenia ZRIR IKEM absolvovali 2. kolo Odhadu vzdialenosti s použitím fMRI.

4.3.3.1. Tréningová časť experimentu

Na začiatku experimentu absolvovali všetky pokusné osoby krátky pre-tréning ovládania pohybu vo virtuálnej aréne. K pohybu vo VR bol opäť použitý gamepad, tentokrát sme však použili len jednu páčku (pre dominantnú ruku). To pokusným osobám umožňovalo pohyb

dopredu, dozadu a otáčanie do strán. Pohyb do strán a otáčanie pohľadu nad a pod úroveň zorného poľa tak nebolo možné. Týmto sme počas učenia vo virtuálnej aréne zabezpečili vizuálne podmienky čo najviac podobné obrazovým podnetom použitým v 2. časti úlohy posudzovania zmeny vzdialeností.

V priebehu krátkej tréningovej časti mala pokusná osoba za úlohu čo najpresnejšie si zapamätať vzdialenosť cieľa od dvoch viditeľných orientačných značiek a od najbližšej steny. Ich úlohou bolo navigovať vo virtuálnej kruhovej aréne na skrytý cieľ, v klasickom paradigmate HGT úlohy. Cieľová pozícia sa po každom ich vstupe zobrazila a zapíjala. Pokusná osoba potom musela vstúpiť do stredovej časti cieľa (označenej stredným vyvýšením, vid' obr. 20), následne bol jej pohyb (dopredu/ dozadu) zablokovaný. Počas nasledujúcich 15 sekúnd mala pokusná osoba za úlohu otáčať sa v strede cieľa tak, aby jej pohľad smeroval buď kolmo na najbližšiu stenu, alebo na jednu z orientačných značiek. Dostali inštrukciu centrovať si pozíciu značky uprostred obrazovky, aby sme ich učenie prispôbili podnetovým obrazom v 3. časti úlohy.



Obr. 20 Ukážka cieľovej pozície s vyvýšením v centrálnej oblasti.

Ešte pred samotným tréningom bola pokusná osoba pomocou ukázkových obrázkov inštruovaná, ktoré prvky prostredia si má všímať (textúru koberca, veľkosť značky a pod.). Každá osoba pritom absolvovala 10 pokusov s hľadaním cieľa a 15 sekundovým učením z jeho pozície.

Následne bola osoba v krátkom pre-tréningu inštruovaná, ako odpovedať v experimente s odhadom vzdialeností bez časového limitu. Po krátkom nácviku všetkých variantov možných odpovedí prebehlo 1. kolo Úlohy odhadu vzdialeností (16 minút). Tá pozostávala zo sady obrázkov popísaných nižšie. V priebehu tohto tréningu bolo úlohou pokusnej osoby odpovedať na experimentálnu otázku podľa typu podnetu, a to do 3 sekúnd. Odpoveď pomalšia ako 3 sekundy nebola zaznamenaná, opakované stlačenie tlačidla v časovom limite tiež nebolo zaznamenané.

4.3.3.2. Experiment s použitím fMRI

V MRI zariadení experimentálne osoby najskôr absolvovali 2. kolo (opakovanie) úlohy Odhadu zmeny vzdialeností (16 minút). Následne boli v pokoji nasnímané aj T1 a T2 anatomické snímky použité pre koregistráciu funkčných meraní a tiež pre vylúčenie možného patologického nálezu (mozgový nádor, roztrúsená skleróza apod.).

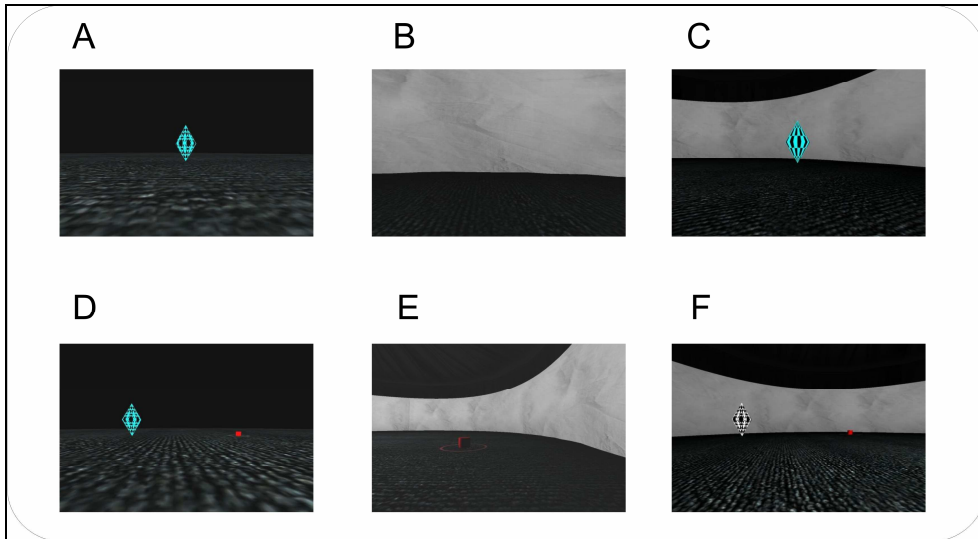
V priebehu samotného experimentu bol každé 3 sekundy prezentovaný nový podnetový obrázok. Počas každej prezentácie podnetu (obrázku) bol nasnímaný jeden funkčný BOLD 3D snímok (teda 48 planárnych snímok). V priebehu experimentu bolo synchronizované fMRI snímanie s prezentáciou obrázkov. Celý experiment bol rozdelený do sady niekoľkých blokov (obr. 22). Jednotlivé sady obsahovali 4 experimentálne a 4 kontrolné podmienky. Experimentálne aktívna podmienka (odhad vzdialeností) bola vždy alternovaná kontrolnou podmienkou (charakteristika značky). Každá podmienka bola uvedená v 30 sekúnd trvajúcim bloku po 10 snímkach. Prvá snímka každej série obsahovala len fixačný podnet (biely stredový kríž na čiernom pozadí), ktorý signalizoval zmenu podmienky, po ňom nasledovalo 9 stimulačných obrázkov pre danú podmienku. Jedna sada trvajúca 4 min. (240 sek/ 8 blokov po 10 snímkach) sa opakovala 4x, celý experiment tak trval cca 16 min.

Experimentálne stimuly (obrázky) boli vybrané podľa nasledujúcich zásad:

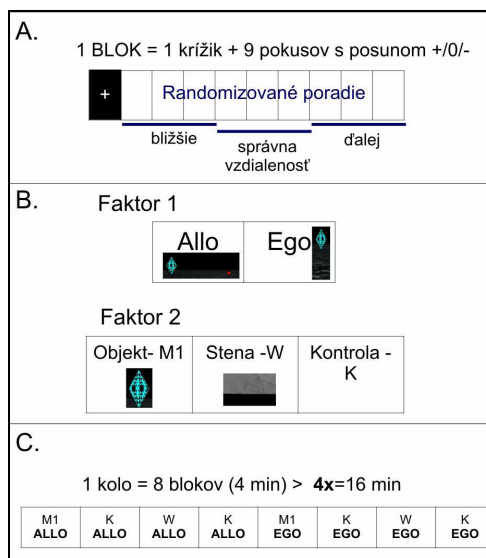
- i. *Vo všetkých úlohách by mala byť vizuálna stimulácia na rovnakej úrovni, aby výsledná aktivácia primárnej vizuálnej kôry bola podobná, a teda odčítateľná kontrolnou podmienkou;*
- ii. *Náročnosť úloh by mala byť čo najviac vyrovnaná, aby tak vyžadovala rovnakú úroveň kognitívneho spracovania, a teda porovnateľnú aktiváciu oblastí spojených s rozhodovaním a exekutívou obecné;*
- iii. *Vyrovnaná by mala byť predovšetkým úspešnosť v experimentálnych podmienkach (Allo, Ego);*
- iv. *Zjavné motorické komponenty experimentálnej úlohy by mali byť odstránené kontrolnou podmienkou (pohyb očí a pohyb prstov).*

V úlohe sa vyskytujú dve experimentálne podmienky: 1. *Egocentrický odhad vzdialenosti z vlastnej pozície v cieľi (ďalej len **Ego**);* 2. *Allocentrický odhad z pozície vzdialeného pozorovateľa*

(ďalej len **Allo**). Obe podmienky sa vyskytovali v dvoch možných formách, ako odhad vzdialenosti od orientačnej značky (*M1*) alebo od steny arény (*W*) (viď obr.21). Aby sme vytvorili 9 rôznych obrázkov pre každú zmenu vzdialenosti v danej podmienke, bol pohľad na virtuálnu scénu nafotený nielen vycentrovaním značky do stredu obrazovky, ale aj s miernym natočením do strán. Design úlohy je podrobne zobrazený na obr. 22.



Obr. 21 Ukážka 6 testovaných podmienok. (A-C) Egocentrický rámec; (D-F) Allocentrický rámec; (A,D) Odhad vzdialenosti cieľa od orientačnej značky; (B-E) Odhad vzdialenosti cieľa od najbližšej steny; (C,F) Rozpoznanie zmeny orientačnej značky v kontrolnej úlohe; (C) zmena textúry; (F) zmena farby.



Obr. 22 Schematické zobrazenie designu úlohy Odhadu zmeny vzdialenosti. (A) Schéma jedného bloku 10 obrázkov (1. obrázok upozorňuje na zmenu typu úlohy, 9 nasledujúcich obrázkov testuje jednu zo 6 podmienok); (B) V úlohe boli použité faktory: 1. faktor referenčného rámca (Allo/ Ego), 2. faktor objektu (značka/ stena) a kontrolná podmienka. (C) Vzájomná kombinácia oboch faktorov tvorí jedno 4-minútové kolo tvorené 8 blokmi. Celkové trvanie úlohy so 4 kolami je 16 minút.

Úlohou pokusnej osoby bolo odpovedať na jednu z nasledujúcich otázok zadaných pre jednotlivé podmienky:

- i. *EGO podmienka: Je Vaša vzdialenosť od značky/ steny rovnaká, väčšia alebo menšia, než ako si ju pamätáte z tréningu?*
- ii. *ALLO podmienka: Je vzdialenosť viditeľného cieľa od značky/ steny rovnaká, väčšia alebo menšia, než ako si ju pamätáte z tréningu?*
- iii. *KONTROLA: Je značka na obrázku rovnaká, ako si ju pamätáte z tréningu, alebo sa líši? Ak áno, odlišuje sa tvarom alebo farbou?*

Na základe zvolenej odpovede na položenú otázku potom musí pokusná osoba vybrať jedno z 3 možných odpoveďových tlačidiel podľa nasledujúceho princípu: ⁴

<i>Odhad zmeny vzdialenosti</i>	<i>Tlačidlo*</i>	<i>Rozpoznávanie značky</i>
vzdialenosť je väčšia	< (vľavo)	zmenila sa textúra značky
vzdialenosť je rovnaká	∨ (v strede)	značka je rovnaká
vzdialenosť je menšia	> (vpravo)	zmenila sa farba značky

4.4. Spracovanie dát

4.4.1. Spracovanie a analýza behaviorálnych dát

Pri vyhodnocovaní pokusov Experimentu 1 boli vytvorené priemerné hodnoty chýb odhadu pozície cieľa pre jednotlivé pokusné osoby a stanovená stredná chyba priemeru. Priemerná presnosť odhadu bola následne vyhodnotená jedno-faktorovou analýzou rozptylu (ANOVA) pre každú konfiguráciu samostatne (faktor: počet orientačných značiek) v programe *Štatistika*. Pokiaľ boli zistené významné rozdiely medzi hodnotami jednotlivých faktorov, bola ich štatistická významnosť testovaná pomocou Newman-Keulsovho Post hoc testu. Dáta popisujúce vzťah medzi vzdialenosťou orientačnej značky a presnosťou odhadu boli vyhodnotené pomocou korelačného koeficientu.

Pre behaviorálne dáta Experimentu 2 boli vytvorené priemerné hodnoty úspešnosti (počtu správnych odpovedí) v jednotlivých typoch úloh s ohľadom na opakovanie pre jednotlivé pokusné osoby a bola stanovená stredná chyba priemeru. Aby sme vyhodnotili vplyv interakcií

⁴ *Poznámka: Odpoveďové tlačidlá v tréningovej fáze experimentu predstavovali 3 smerové klávesy na klávesnici počítača (vľavo, dolu, vpravo). V fMRI experimente bol k tomuto účelu použitý panel 3 tlačidiel s rovnakým priestorovým usporiadaním.

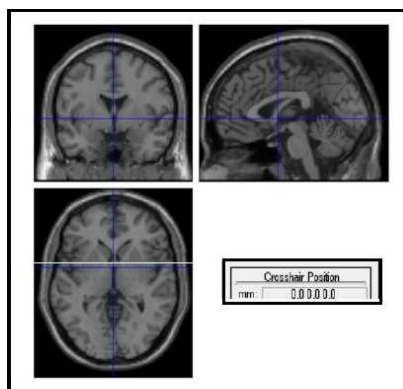
testovali sme priemerné dáta trojcestnou analýzou rozptylu s nasledujúcimi faktormi (typ referenčného rámca (Allo,Ego), typ objektu (značka, stena, kontrola), opakovanie (1,2)). Následne sme použili Tukeyho post hoc test pre otestovanie nájdených významných rozdielov. Bola testovaná aj miera korelácie medzi reakčným časom a úspešnosťou v úlohe. Za signifikantný bol považovaný výsledok na 5%-nej hranici štatistickej významnosti.

4.4.2. Spracovanie fMRI snímok

Snímky získané pomocou fMRI je pred vlastným vyhodnotením aktivity CNS nutné spracovať v slede niekoľkých normalizačných procesov, čím získame dáta v štandardnom MNI priestore. Znamená to, že jednotlivé snímky mozgu sú prevedené do jednotného súradnicového systému, aby bolo možné porovnávanie BOLD signálu pre všetky osoby skupinovú analýzou. Dva najrozšírenejšie súradnicové systémy používané v neurovedách sú Talairachov priestor a tzv. MNI priestor (pomenovaný podľa Montrealského Neurologického Inštitútu, kde bol vytvorený). Talairachov súradnicový systém bol v minulosti štandardným spôsobom popisu mozgových oblastí vo vedeckých publikáciách. MNI priestor sa ale vďaka rastúcemu počtu fMRI štúdií stáva bežným spôsobom popisu.

Úprava fMRI snímok do normalizovanej podoby prebieha v slede niekoľkých krokov pomocou softwaru SPM8 (software pre analýzu fMRI signálu pomocou Štatistického Parametrického Mapovania implementovaného do programu Matlab (Mathworks, USA). :

a) V prvom kroku je nutné upraviť polohu hlavy na snímke tak, aby sa kríž, označujúci 3D súradnice, nachádzal pri nastavení východiskových koordinát (0,0,0) v oblasti AC (*anterior commissure*, vid' obr. 23). Posunom obrazu v 3 možných smeroch a natočeniach tak dosiahneme štandardnú polohu snímky. Túto zmenu potom aplikujeme na všetky vybrané fMRI snímky danej osoby. Pomocou funkcie „Check-Reg“ si potom môžeme zobrazíť niekoľko snímok súčasne (anatomické aj funkčné obrázky), v ktorých je možné pohybovať stredovým krížom súčasne. Tým overíme, či jednotlivé pozície sedia voči sebe na anatomickom skene a jednotlivých funkčných snímkach. Tento krok je nutným predpokladom ďalšieho už automatizovaného procesu. V prípade výrazne odlišnej orientácie a posunutia snímok by program nedokázal pracovať.

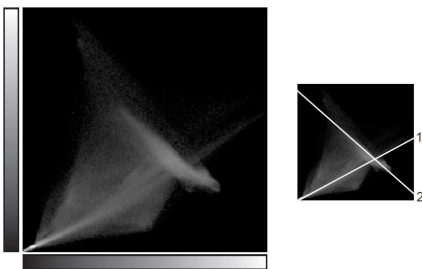


Obr. 23 Kríž označuje 3D súradnice v pozícii 0,0,0 na T1 anatomickej fMRI snímke. Táto pozícia odpovedá polohe AC (anterior commissura).

- b) Prvou základnou funkciou spracovania fMRI obrazu je ich automatizovaná reorganizácia (realign). Ide o proces, ktorý metódou pokusov a omylov hľadá takú manipuláciu obrazu, ktorá minimalizuje rozdiel medzi dvoma individuálnymi snímkami. Touto metódou je ale možné manipulovať len snímky získané rovnakou pulznou sekvenciou. Táto metóda koriguje pohyb osoby počas funkčných vyšetrení. Výsledkom je teda výpočet posunov (pohyb obrazu v X, Y, alebo Z smere) a rotácií (cez X, Y a Z osi), ku ktorým počas snímania dochádza. Tieto údaje sú potom využité v ďalších krokoch spracovania obrazu. Keďže použitie tejto metódy je do určitej miery obmedzené, je nutné snímky upraviť najskôr ručne, ako je popísané v predošlom kroku.
- c) Časová korekcia (timing correction) je ďalším kľúčovým krokom štandardizácie snímok. Keďže EPI pulzná sekvencia použitá pri našom funkčnom meraní neposkytuje jednotlivé snímky v rovnakom okamihu, môže v priebehu funkčného snímania dochádzať k významným časovým rozdielom. SPM tento problém rieši tým, že poskytuje možnosť korekcie načasovania funkčného sledu podľa stanovených parametrov: TR (priemerné trvanie jednej funkčnej snímky) a TA (čas od nasnímania prvej do poslednej snímky, ktorý je daný ako podiel TR a počtu snímok) a poradia snímok.
- d) Koregistrácia (coregister) slúži na spojenie snímok 2 rôznych modalít (funkčných a T1 anatomických snímok). To je nutné k tomu, aby bolo možné správne vyhodnotenie polohy BOLD signálu vo funkčných snímkach. Výsledkom procesu koregistrácie je tak 2D-histogram, ktorý zobrazuje „ostrosť“ korelačných čiar (pozitívnej a negatívnej) medzi oboma typmi snímok (obr. 24). V tmavých polohách vzniká vždy určitý pozitívny vzťah, pretože obrázky všetkých modalít majú čierne pozadie, sivú kožu a čiernu lebku. Naopak vo svetlých

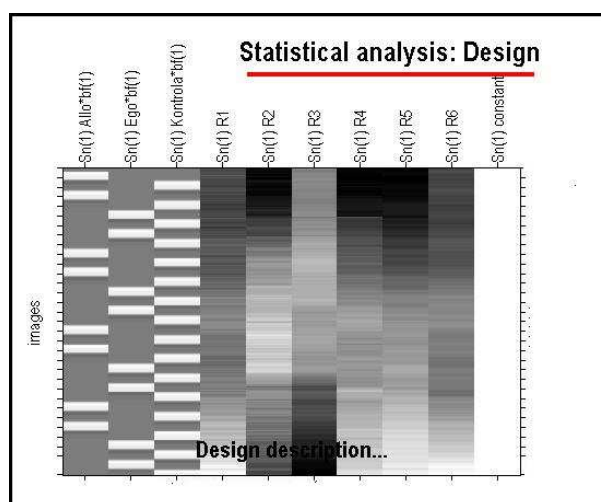
odtieňoch vzniká negatívny vzťah, pretože mozgové tekutiny v dutinách sú na T1 snímkach tmavé, zatiaľ čo na T2 funkčných snímkach svetlé.

- e) Normalizácia (normalize) je funkcia používaná pre prevedenie snímok do štandardného MNI priestoru. K tomu program SPM používa šablóny rôznych modalít (T1, T2 a pod.), teda snímky, ktoré vznikli priemerovaním skenov viacerých subjektov. Táto funkcia teda minimalizuje rozdiely medzi snímkami pomocou rôznych lineárnych (translácie, rotácie, zoomu a zostrihu) aj nelineárnych metód. Tým dôjde ku korekcii anatomických odlišností medzi jednotlivými osobami. V tomto kroku stanovíme aj niekoľko dôležitých parametrov, ako napr. veľkosť voxelov nastavených v priebehu snímania a ohraničenie snímaného priestoru (tzv. *bounding box* pritom nemusí zahrňovať celý mozog, ale musí byť deliteľný voxel size).
- f) Vyhladenie (smooth) sa používa ako posledný krok v priestorovom spracovaní funkčných snímok, ktorý vedie k ich rozmazaniu. Týmto krokom dochádza ku korekcii malých zvyškových (funkčných / anatomických) rozdielov medzi pokusnými osobami. Nevýhodou tejto metódy je, že dôjde k čiastočnej strate ostrosti, a teda aj rozlíšenia. Mieru vyhladzovania je preto potrebné uvážiť na základe toho, akú si kladieme otázku. Pokiaľ sledujeme aktivitu veľmi malých oblastí, nemali by sme vyhladzovanie používať vôbec. V našom prípade sme použili gausovské vyhladenie 5x5x5mm.



Obr. 24 Výsledok procesu koregistrácie v podobe 2D histogramu.

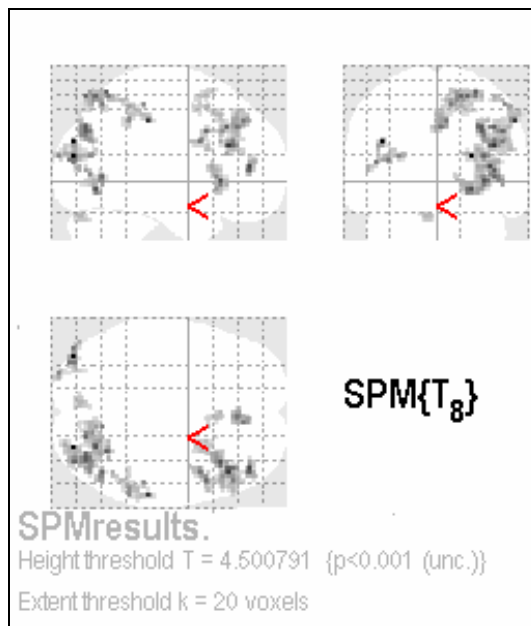
Po prevedení individuálnych fMRI snímok do štandardného MNI priestoru sme analyzovali zmenu BOLD signálu v aktívnej (experimentálnej) a kľudovej (kontrolnej) podmienke. Tento prvý krok analýzy prebieha pre každú pokusnú osobu zvlášť (1. level analýzy). V tejto fáze je potrebné špecifikovať design úlohy, teda časové usporiadanie jednotlivých blokov podmienok, ktoré chceme voči sebe porovnávať (viď príklad na obr. 25). Výsledkom tejto analýzy je hemodynamická odpoveď pre nami stanovené podmienky v podobe kontrastov, ktoré vznikajú substrakciou (analýza prostredníctvom T-testu) jednej podmienky voči druhej (napr. Allo/Kontrola, Ego/Kontrola).



Obr. 25 Ukážka designu úlohy pre 3 základné podmienky: Allo, Ego a Kontrola.

Získané údaje individuálnych kontrastov sú potom ďalej hodnotené v skupinovej analýze (2. level analýzy). Pomocou vybranej štatistickej metódy tak môžeme porovnať prítomnosť aktivity v danej oblasti (skupine voxelov) naprieč jednotlivými osobami. Pre analýzu bol v našom prípade použitý T-test pre viacnásobné meranie s nekorigovaným prahom $p < 0.001$. Hranica veľkosti voxelov jednotlivých klastrov hemodynamickej odpovede bola stanovená individuálne pre jednotlivé podmienky ($k \geq 20$ pre vyhodnotenie súhrnej aktivity spojenej s odhadom vzdialenosti v kontraste s kontrolnou podmienkou, $k \geq 10$ pre Allo/Ego kontrast a $k \geq 6$ pre Ego/Allo kontrast, ktoré mali nižší počet meraní). Výsledkom tejto analýzy je mapa oblastí aktívnych u sledovanej skupiny osôb v zadanej podmienke.

Výsledný kontrast podmienok v podobe zvýšeného BOLD signálu je v programe SPM8 zobrazený na tzv. sklenenom 3D mozgu (viď obr. 26), kde je stanovenie presnej pozície aktívnej oblasti možné iba použitím všetkých 3 dostupných zobrazení (rozmerov). Sklenený mozog zobrazuje aktivitu oblastí vyjadrenú v štandardnom MNI priestore nasledujúco: Vľavo hore sa nachádza pohľad na pravú hemisféru v parasagitálnej projekcii, vpravo je zobrazený pohľad spredu a vľavo dole sa nachádza pohľad na mozog zhora.



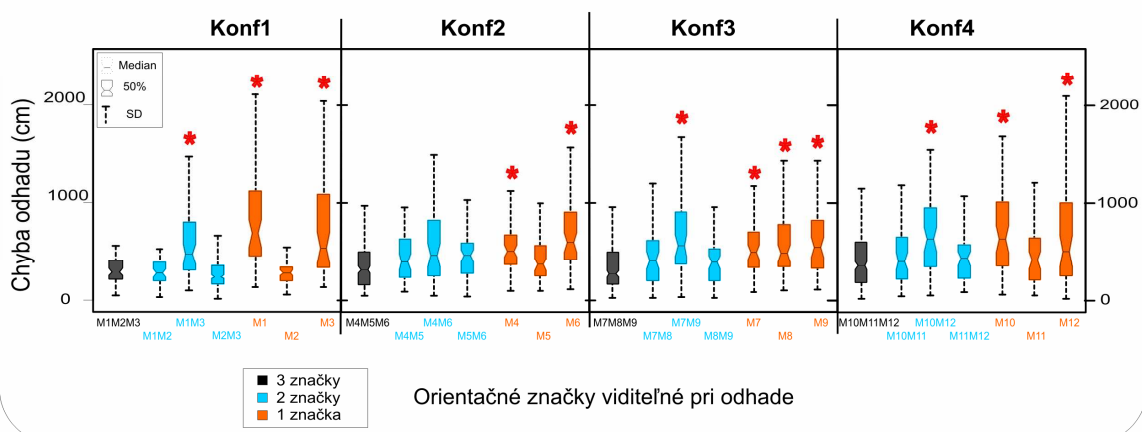
Obr. 26 Zobrazenie BOLD signálu (kontrastu získaného po odčítaní kontrolnej podmienky od experimentálnej podmienky). Neuronálna aktivita spojená s odhadom vzdialeností je zobrazená na tzv. sklenenom mozgu.

5. Výsledky

5.1. Výsledky Experimentu 1

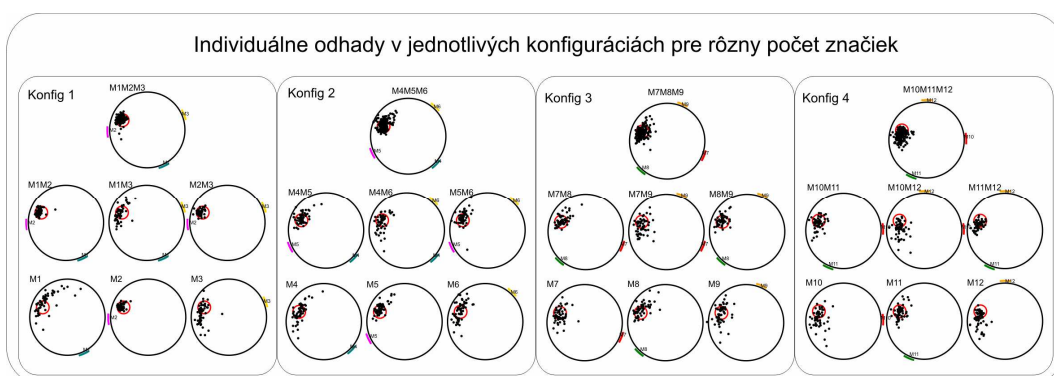
Výsledkom prvého experimentu je stanovenie priemerných chýb odhadu pozície cieľa v jednotlivých konfiguráciách. Chybou odhadu rozumieme vyjadrenie vzdialenosti medzi stredom skutočnej pozície cieľa a pozíciou, ktorá bola odhadovaná ako správna jednotlivými osobami v každom pokuse. Boxplot na obr. X nám ukazuje, nakoľko sa líšia chyby odhadu jednotlivých osôb pre rôzny počet a identitu značiek (Mark 1-12). Z grafu (viď obr. 27) vidíme, že chyby odhadu s použitím všetkých 3 orientačných značiek sa líšia od chýb stanovených v pokusoch s miznutím značiek. Štatistická analýza ukázala, že chyby odhadu sa signifikantne líšia nielen pri rôznom počte viditeľných značiek, ale aj v pokusoch s ich rovnakým počtom. V Konfigurácii 1 bola prítomná blízka orientačná značka, ktorá tak umožnila veľmi presnú navigáciu aj v pokuse s 1 viditeľnou značkou M2. V prípade jej neprítomnosti však dochádzalo k štatisticky významnému nárastu chýb odhadu pozície cieľa ($p < 0.05$), a to aj v prípade, že boli prítomné zvyšné 2 značky M1M3. Značka M2 bola teda pre presnosť navigácie nevyhnutná, a v dôsledku svojej blízkosti k cieľu sa tak stala "dominantnou" značkou pre danú konfiguráciu. Podobná situácia nastala aj v Konfigurácii 4, kde ale nebola prítomná blízka orientačná značka. Aj v tejto konfigurácii môžeme identifikovať "dominantnú" orientačnú značku M11. V tomto prípade ale nejde o efekt blízkosti značky k cieľu, najbližším objektom totiž bola značka M10. Dominantnou z hľadiska presnosti navigácie sa stala značka M11, ktorá mala kontrastnejšiu farbu a tvar než M10. Menej významný ale stále viditeľný efekt dominantnej značky môžeme pozorovať aj v Konfigurácii 2, kde bola navigácia najpresnejšia v prítomnosti značky M5, ktorá bola k cieľu najbližšie. Opäť teda pozorujeme efekt vzdialenosti od cieľa. V Konfigurácii 3 je efekt dominantnej značky najslabší. V pokusoch s jednou viditeľnou značkou nepostačovala ani jedna z prítomných značiek k presnosti zhodnej s kontrolnou situáciou (prítomnosťou všetkých 3 značiek). Výkon vo všetkých pokusoch s 1 značkou je vyrovnaný. Významným sa ale ukázal rozdiel v pokusoch s dvojicami značiek. V oboch pokusoch s prítomnou M5 sa chyby odhadu nelíšia od kontrolných pokusov. Naopak v neprítomnosti M5 je výkon v odhade významne horší. Zdá sa teda, že v Konfigurácii 3 postačuje k presnej navigácii na cieľ len kombinácia M5 s ktoroukoľvek druhou značkou.

Porovnanie chýb odhadu pri použití rôzneho počtu orientačných značiek



Obr. 27 Vzájomné porovnanie chýb odhadu pozície cieľa v jednotlivých konfiguráciách pre rôzne kombinácie viditeľných značiek. Chyby odhadu s použitím všetkých 3 viditeľných značiek je označená čiernou farbou, pre rôzne kombinácie 2 viditeľných značiek je chyba označená modrou farbou, pre pokusy s 1 značkou oranžovou farbou.

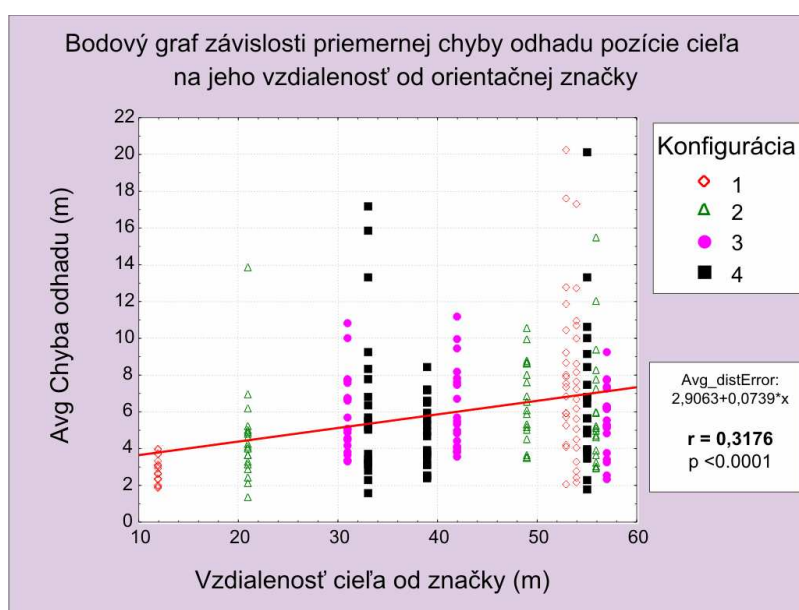
Rovnaký efekt prítomnosti či neprítomnosti značky, ktorá je pre danú konfiguráciu “dominantná”, môžeme vidieť aj na obr. 28. Ten nám ukazuje typy (odhady pozície cieľa) jednotlivých osôb. Jednotlivé pokusy sú opäť rozdelené podľa počtu a identity značiek.



Obr. 28 Zobrazenie odhadov pozície cieľa jednotlivých pokusných osôb pre rôzny počet značiek v 4 použitých konfiguráciách. Horný riadok každej konfigurácie reprezentuje typy všetkých pokusných osôb vo všetkých opakovaní pokusu s 3 značkami. 2. riadok reprezentuje odhady pri rôznych kombináciách dvojíc značiek; posledný riadok ukazuje odhady v prítomnosti jednej zo značiek.

Keďže predpokladáme efekt vzdialenosti na určovanie dominantnej značky v jednotlivých konfiguráciách, pokúsili sme sa túto koreláciu štatisticky vyjadriť. Pre toto vyjadrenie sme použili údaje získané u jednotlivých osôb z pokusov s jednou viditeľnou značkou, konkrétne priemerné

hodnoty (z 3 opakovaní) pre danú osobu. Potvrdili sme pozitívnu koreláciu ($r = 0.3176$, $p < 0.001$) medzi chybou odhadu a vzdialenosťou jedinej viditeľnej značky od pozície cieľa (viď obr. 29). Po rozdelení na jednotlivé konfigurácie sme zistili, že táto korelácia je omnoho silnejšia pre Konf1 a slabšia pre Konf2 (viď tab. 1). Naopak v Konf3 a 4 sme koreláciu medzi vzdialenosťou značky a presnosťou odhadu nenašli. Zdá sa, že efekt blízkej značky je tak významný len do určitej vzdialenosti (cca 20m) a pre väčšie vzdialenosti stráca na význame. V takom prípade hrá pravdepodobne významnejšiu úlohu identita značky (farba a tvar), ako sa podarilo ukázať u značky M11 v Konfig4.

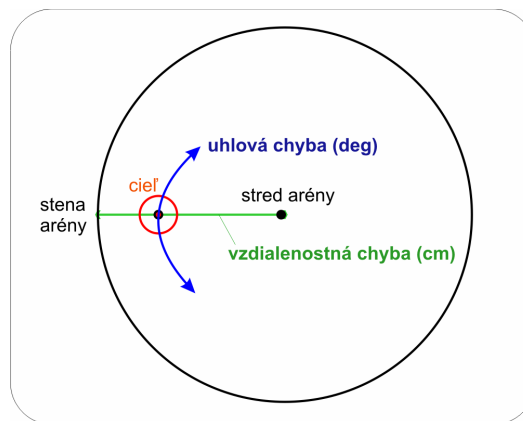


Obr. 29 Bodový graf zobrazuje koreláciu medzi priemernou chybou odhadu od správnej pozície cieľa) a vzdialenosti viditeľnej orientačnej značky od cieľa.

Korelácie Priemenej Chyby Odhadu a Vzdialenosti cieľa od značky pre jednotlivé konfigurácie (N pokusov=57)			
Konfigurácia	r	t	p
1	0.562437	5.044674	0.000005
2	0.288367	2.233465	0.029605
3	-0.075375	0.560594	0.577351
4	0.118918	0.888225	0.378288

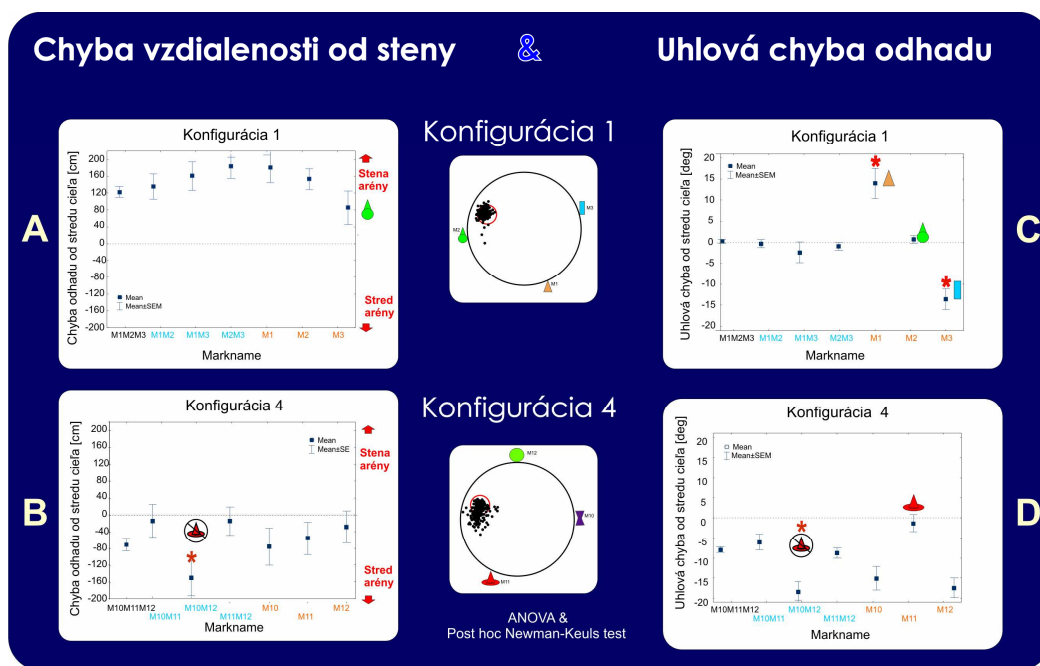
Tab. 1 Korelácie medzi priemernou chybou odhadu a vzdialenosťou viditeľnej orientačnej značky, vypočítané pre jednotlivé Konfigurácie samostatne.

Pri odhade správnej pozície cieľa bolo možné okrem viditeľných orientačných značiek použiť aj iné vodítka, prítomné v každom pokuse, konkrétne vzdialenosť od najbližšej steny arény a zakrivenie stien arény pri uhlovom odhade pozície. Obe tieto priestorové vodítka tak mohli prispieť k chybe odhadu. Pokúsili sme sa preto oddeliť vzdialenostnú a uhlovú komponentu chyby odhadu. Pod vzdialenostnou chybou rozumieme chybu, ktorá vznikla medzi skutočnou a odhadovanou pozíciou cieľa na ose stena-centrum arény. Uhlová chyba je vyjadruje chybu odhadu do strán od skutočnej pozície cieľa je vyjadrená v uhlových stupňoch. Obe typy chýb a ich účasť na presnosti odhadu v Konfigurácii 1 a 4 môžeme vidieť na obr. 30.



Obr. 30 Rozlíšenie 2 typov chýb odhadu pozície cieľa v kruhovej aréne. Vzdialenostná chyba odhadu (zelené značenie); Uhlová chyba odhadu (modré značenie).

V Konfig1 spôsobila prítomnosť blízkej dominantnej M2 značky (zelená guľa s trojuholníkom) nepresnosť v odhade od najbližšej steny. V dôsledku toho sa pokusné osoby systematicky posúvali bližšie k stene arény. Naopak v Konfig4 bola chyba odhadu vzdialenosti od steny arény malá a jedinou významnou výnimkou bol pokus s dvojicou značiek bez prítomnosti dominantnej M11 (preškrtnutý červený klobúčik, $p < 0.05$). Efekt uhlovej chyby sa v Konfig 1 prejavil len v neprítomnosti blízkej značky M2 (na obr. 31 vpravo hore). Významnú uhlovú chybu sme našli v pokusoch s 1 značkou (M1 alebo M3), ktoré viedli k systematickému posunu do opačných strán ($p < 0.05$). Aj v Konfig4 sme identifikovali uhlovú chybu len v pokusoch bez dominantnej značky (vid' obr. 31 vpravo dole).



Obr. 31 Rôzne typy chýb pri odhade pozície cieľa v kruhovej aréne v konfigurácii 1 (A,C) a 4 (B,D). Vzdialenostná chyba odhadu na ose stena-stred arény (vľavo); Uhlová chyba od stredú cieľa do oboch strán (vpravo). Jednotlivé body na grafoch predstavujú priemer (a smerodajnú odchýlku) zo všetkých meraní daného typu úlohy (v prítomnosti rôzneho počtu a rôznej identity značiek). Zľava doprava tak vidíme priemerné hodnoty pre pokusy s počtom značiek 3, 2 a 1. Ich identita je označená kódom (MX na x súradnici). Prítomnosť či neprítomnosť značiek je vo významných prípadoch naznačená aj farebným symbolom, reprezentujúcim identitu značky.

5.2. Výsledky Experimentu 2

5.2.1. Pretest

Na základe pretestu v úlohe posudzovania relatívnej zmeny vzdialenosti cieľa od objektu (orientačnej značky alebo steny arény) sme stanovili mieru úspešnosti v jednotlivých podmienkach (allocentrický vs. egocentrický odhad). Použili sme rôzne veľké posuny, teda zmeny voči pôvodnej vzdialenosti cieľa. Na základe výsledkov pretestu sme vybrali stimulačné obrázky do fMRI experimentu tak, aby úspešnosť v jednotlivých fázach úlohy bola približne rovnaká (s výnimkou jednoduchšej kontrolnej úlohy s rozpoznaním rozdielov textúry a farby orientačnej značky). Boli vybrané obrázky reprezentujúce 20-30% zmenu pôvodnej vzdialenosti cieľa od viditeľných objektov (značka/stena)

Na základe pretestu s využitím fMRI u 2 pokusných osôb bolo upravené rozlíšenie zobrazenia v fMRI tuneli tak, aby čo najviac odpovedalo podmienkam zobrazenia na LCD displeji v 1. kole úlohy. Tiež došlo k zmene vo veľkosti voxelov pri snímaní 3D BOLD signálu z 2 mm na 2,5 mm. To

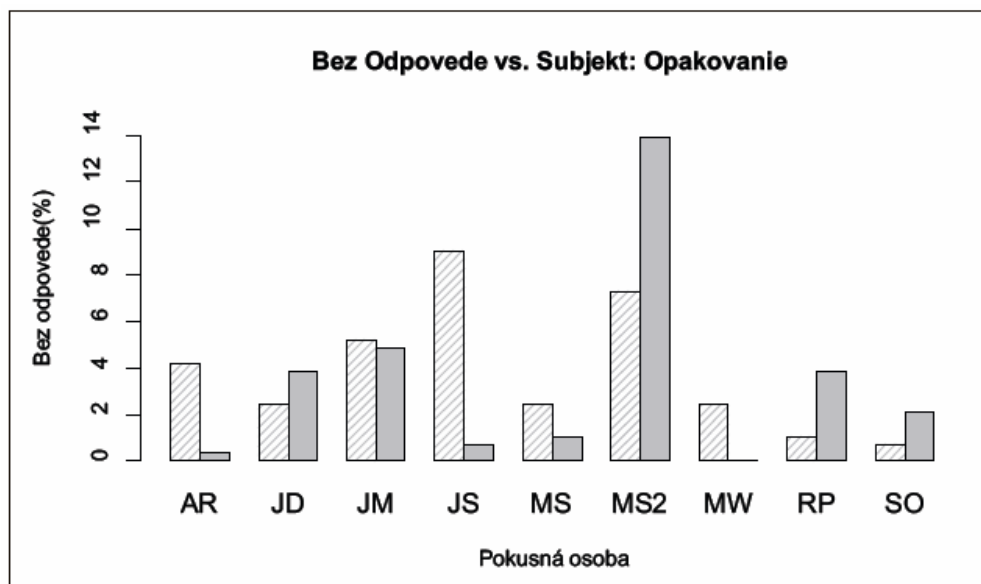
nám umožnilo nasnímať v časovom limite 3 s celý mozog vrátane temporálnych lalokov a mozočku.

5.2.2. Behaviorálne dáta

V oboch fázach experimentu absolvovali všetky pokusné osoby dve opakovania Testu odhadu vzdialeností. Naším predpokladom bolo, že obe opakovania testu povedú k porovnateľným výsledkom, pretože pokusné osoby nedostávali v priebehu experimentu spätnú väzbu o správnosti svojich odpovedí. Porovnali sme výkon jednotlivých pokusných osôb v 1. kole experimentu na počítači a v 2. opakovaní úlohy v priebehu fMRI snímania.

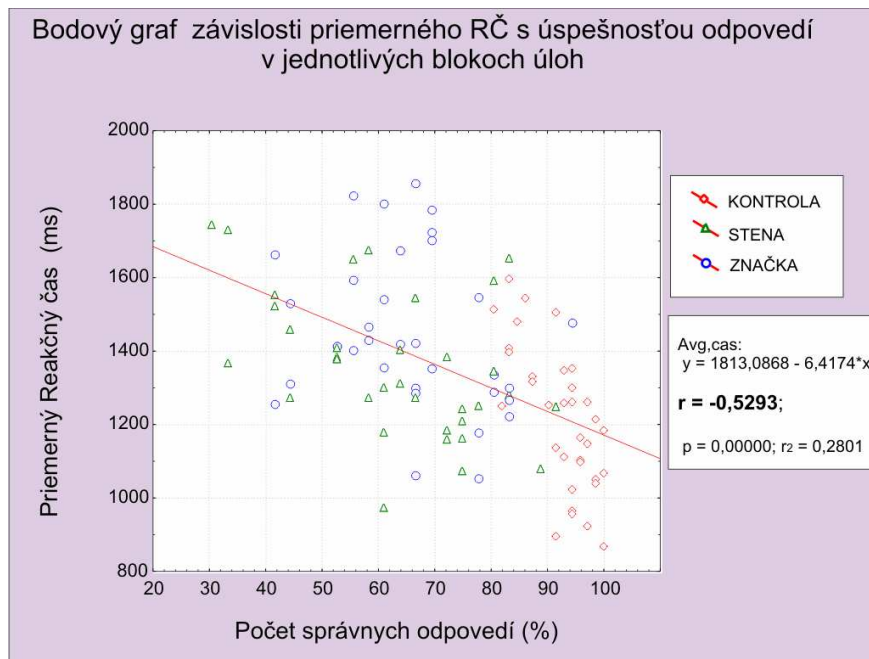
V priebehu pokusov sme sledovali nielen správnosť odpovedí, ale aj rýchlosť stlačenia odpovedňových kláves. Mohli sme tak určiť rýchlosť jednotlivých odpovedí, teda reakčný čas (RČ). Horný limit RČ bol stanovený samotnou úlohou na 3 s. Pokusné osoby sa teda museli naučiť stlačiť odpovedňové tlačidlo do časového limitu, inak nebola odpoveď pre daný podnet zaznamenaná. Zaujímalo nás teda, nakoľko boli pokusné osoby schopné reagovať v rámci stanoveného časového limitu.

Všetky pokusné osoby boli schopné odpovedať v stanovenom limite 3 s vo väčšine času 1. aj 2. kola experimentu. S výnimkou osoby JS a MS2 bolo percento nestlačenia klávesy pod 5% z celkového počtu podnetových obrázkov (viď obr. 32).



Obr. 32 Percentuálne vyjadrenie počtu pokusov s nestlačením odpovedňovej klávesy pre jednotlivé pokusné osoby z celkového počtu obrázkov (po odpočítaní krížikov, ktoré nevyžadovali aktívnu odpoveď pokusnej osoby, $320 - 32 = 288$ podnetových obrázkov). Šrafované stĺpce reprezentujú 1.opakovanie úlohy na počítači, sivé stĺpce 2. opakovanie v fMRI.

Zaujímalo nás, ako súvisí priemerný RČ v jednotlivých blokoch úloh s úspešnosťou (počtom správnych odpovedí).



Obr. 33 Bodový graf vyjadrenia závislosti priemerného Reakčného času na úspešnosti (počte správnych odpovedí) v jednotlivých typoch úlohy. Výsledky kontrolných pokusov sú vyznačené v podobe červených krúžkov, pokusy s odhadom vzdialenosti od značky sú vyznačené modrým krúžkom a pokusy s odhadom vzdialenosti od steny zeleným trojuholníkom.

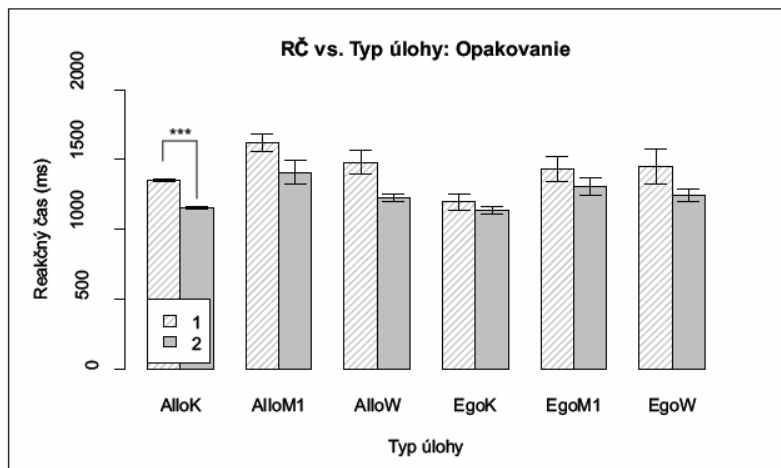
Korelácia Úspešnosti a Typu úlohy pre jednotlivé typy podnetov		
Typ úlohy	r	p
Kontrola (K)	-0.694000	0.000010
Značka (M)	-0.247900	0.157400
Stena (W)	-0.474300	0.004600

Tab. 2 Korelácie medzi priemernou chybou odhadu a vzdialenosťou viditeľnej orientačnej značky, vypočítané pre jednotlivé Konfigurácie samostatne.

Z korelačného bodového grafu (viď obr. 33 a tab. 2) je zrejmé, že lepší výkon v úlohe viedol k rýchlejšim odpovediam. Existuje teda negatívna závislosť medzi rýchlosťou odpovede (RČ) a úspešnosťou v danom bloku podnetov (percento úspešných odpovedí) (viď obr. 33). Z grafu tiež vyplýva, že tento vzťah medzi úspešnosťou a RČ je ovplyvnený tým, že kontrolná úloha bola jednoduchšia a viedla tak k rýchlejšej reakcii, zatiaľ čo rýchlosť odpovede pre experimentálne podmienky bola pomerne variabilná. V blokoch testujúcich kontrolnú podmienku (červený kruh) bola teda úspešnosť odpovedí vyššia (80-100%) a viedla aj k priemerne rýchlejšim odpovediam (viď obr. 34). V blokoch s experimentálnou podmienkou

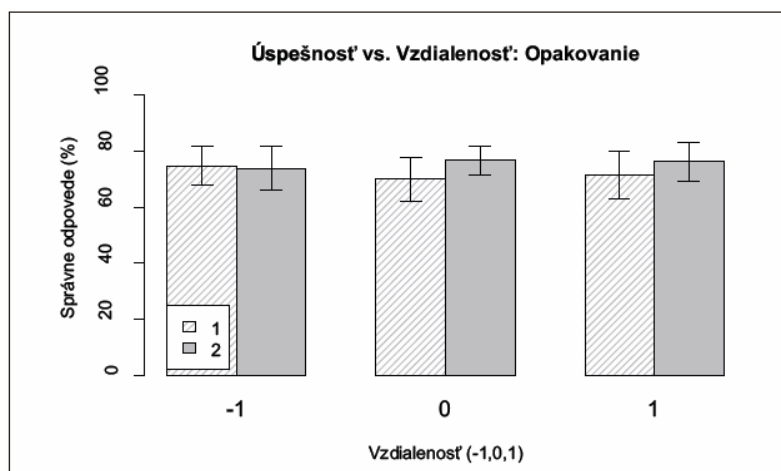
(odhad vzdialenosti voči stene/značke) bol RČ priemerne vyšší a úspešnosť odpovedí sa pohybovala v rozmedzí 30-90%.

RČ bol v 2. opakovaní testu viditeľne kratší bez ohľadu na typ úlohy. Tento efekt opakovania na rýchlosť odpovede bol štatisticky významný ($p < 0.001$, $F = 63.2$).



Obr. 34 Závislosť RČ na type úlohy v oboch opakovaníach úlohy.

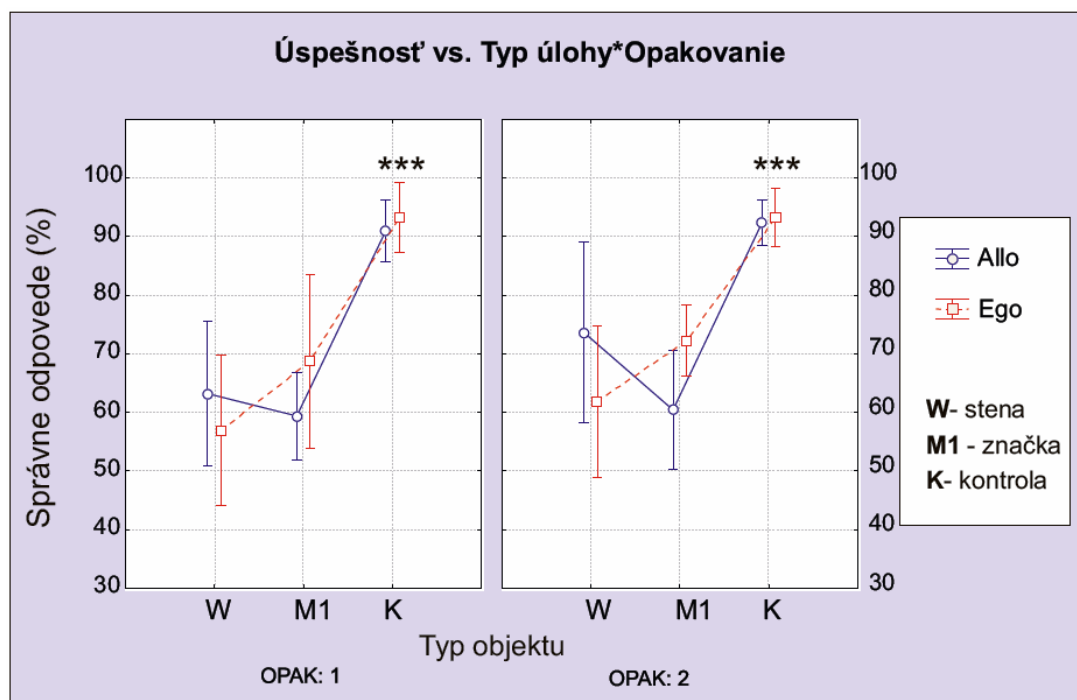
Keďže v literatúre je často popisované podhodnocovanie pri odhade väčších vzdialeností, zaujímalo nás, či bude mať na výkon v úlohe vplyv aj samotný posun k bližším hodnotám (vzdialenosť menšia než počas učenia = vzdialenosť -1), alebo posun do väčšej vzdialenosti (vzdialenosť väčšia než počas učenia = vzdialenosť 1). Efekt smeru +/- posunu voči pôvodnej vzdialenosti sa ale v našej úlohe neprejavil (viď obr. 35).



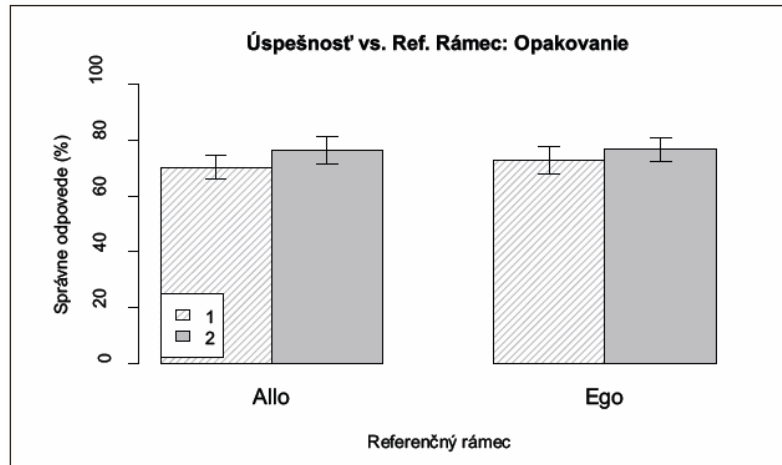
Obr. 35 Závislosť úspešnosti (percento správnych odpovedí) na smere posunu v oboch opakovaníach úlohy (-1 označuje posun smerom k bližším hodnotám; 0 pokusy bez posunu a 1 označuje posun do väčších vzdialeností).

Nutným predpokladom meraní v fMRI je, aby boli jednotlivé úlohy porovnateľne náročné, a vyžadovali tak približne rovnakú kognitívnu námahu. Z grafu (na obr.36) je zrejmé, že výkon v kontrolnej úlohe bol celkovo lepší, takže kontrolná podmienka predstavovala menšie nároky na kognitívne funkcie, a viedla preto až k významne vyššej úspešnosti ($p < 0.001$, $F = 32.392$). Výkon vo všetkých 4 experimentálnych podmienkach sa ale pohyboval na nižšej hladine úspešnosti a výkon bol medzi jednotlivými podmienkami vyrovnaný.

Vzájomné porovnanie úspešnosti v jednotlivých experimentálnych podmienkach je dôležitým východiskom pre hodnotenie kontrastu neuronálnej aktivity v fMRI. Keďže náročnosť úlohy odhadu vzdialeností voči stene a voči značke nie je plne porovnateľná, nie je vyhodnocovanie BOLD kontrastu medzi týmito dvoma podmienkami vhodné. Naopak súhrnná úspešnosť allocentrických a egocentrických odhadov (bez ohľadu na typ objektu) je na rovnakej úrovni (viď obr. 37), takže je možné porovnať BOLD kontrast pre podmienky Allo vs. Ego.



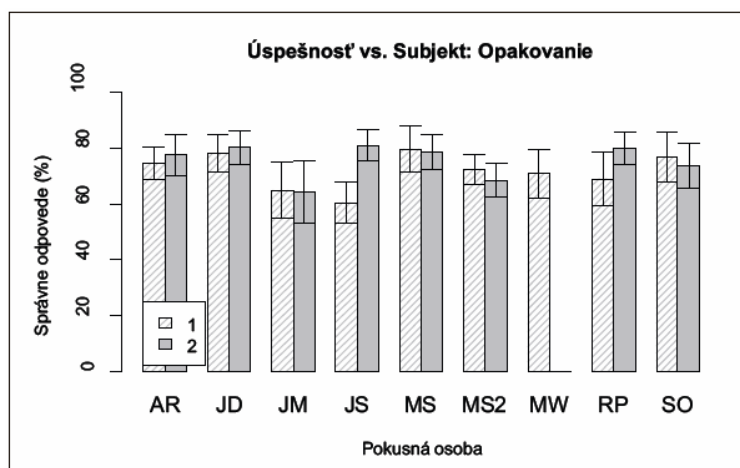
Obr. 36 Úspešnosť (% správnych odpovedí) v rôznych typoch úloh (rámec, objekt) v oboch opakovaniach.



Obr. 37 Závislosť úspešnosti (% správnych odpovedí) na použitom referenčnom rámci (Allo/Ego) v experimentálnej úlohe odhadu vzdialeností (pri zanedbaní kontrolných pokusov).

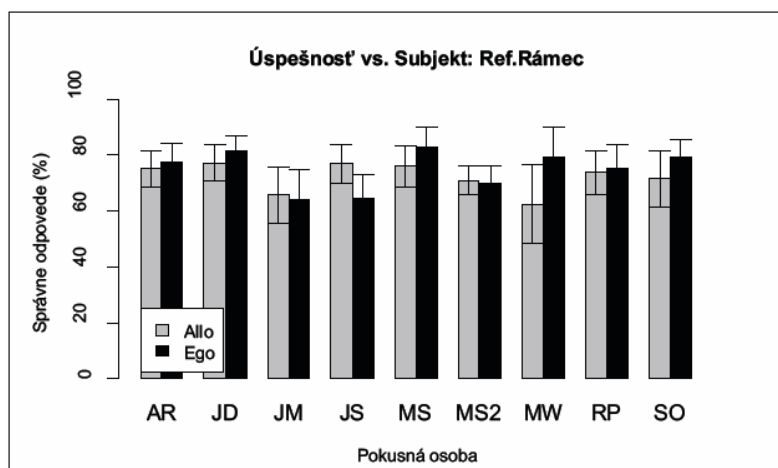
Zaujímalá nás aj individuálna úspešnosť v úlohe Odhadu vzdialenosti. Pokiaľ by sa ukázalo, že niektorá z pokusných osôb sa pohybovala na náhodnej úrovni v počte správnych odpovedí (čo je pri 3 možných odpovediach cca 33%), bolo by to znakom neschopnosti odhadovať zmenu vzdialenosti v danej úlohe. V takom prípade by sme museli pokusnú osobu vyradiť.

Z grafu na obr. 38 je zrejmé, že individuálna úspešnosť pokusných osôb sa podľa nášho predpokladu vplyvom opakovania nezmenila. Jedinou výnimkou, kde je možné pozorovať vplyv opakovania, je osoba JS, ktorá svoju úspešnosť zvýšila v 2. kole testovania v fMRI. Tento rozdiel mohol byť spôsobený zvýšenou motiváciou počas testovania v fMRI. Dáta ďalšej pokusnej osoby MW neboli v dôsledku chyby nastavenia tlačidiel v fMRI uložené, nie je teda možné porovnať výkon tejto osoby v úlohe vplyvom opakovania. Individuálne rozdiely v úspešnosti v úlohe sú zrejmé a sú pravdepodobne dané rôznou hladinou motivácie pokusných osôb v priebehu experimentu. Priemerná úspešnosť všetkých osôb v experimente je ale vyššia ako 60%, čo pri 3 možných odpovediach v úlohe predstavuje nenáhodnú úspešnosť.



Obr. 38 Závislosť úspešnosti (% správnych odpovedí) v oboch opakovaníach úlohy pre jednotlivé pokusné osoby.

Na obr. 39 môžeme vidieť, že v jednotlivých experimentálnych podmienkach (Allo, Ego, bez kontrolnej podmienky) sa úspešnosť jednotlivých osôb mierne líšila, ne išlo však o štatisticky významné rozdiely. Možným vysvetlením menších individuálnych rozdielov je, že jednotlivé osoby používali v priebehu experimentu rôzne stratégie, čo viedlo k rôznej úspešnosti v jednotlivých častiach úlohy, a teda aj k rôznej celkovej úspešnosti.



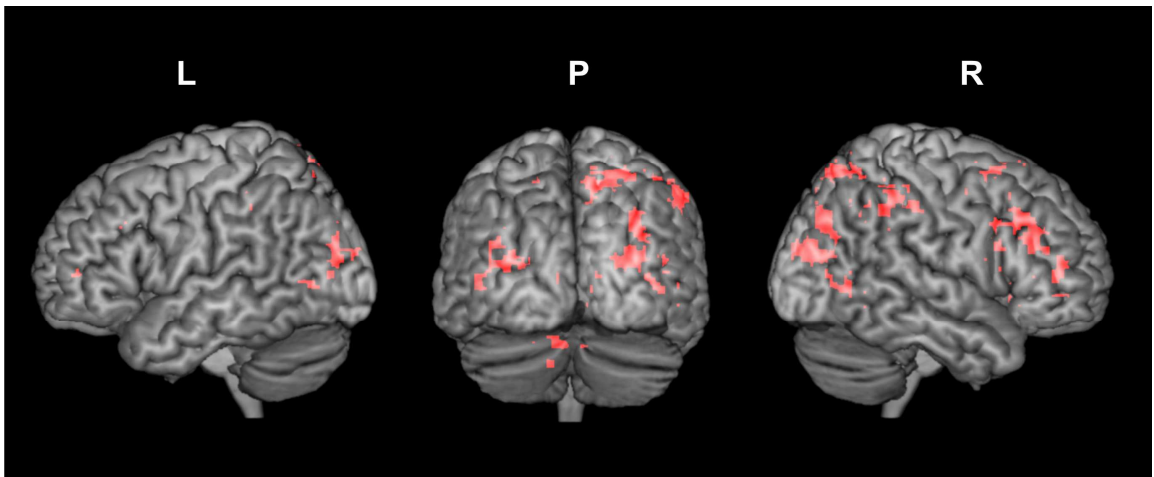
Obr. 39 Závislosť úspešnosti (% správnych odpovedí) v oboch testovaných podmienkach (Allo/Ego) pre jednotlivé pokusné osoby.

5.2.3. fMRI dáta

Dáta získané počas fMRI snímania sme normalizovali podľa postupu uvedeného v metodike. Následne sme dáta spracovali skupinovú analýzou, aby sme získali kontrasty BOLD signálu spoločné pre celú experimentálnu skupinu v jednotlivých experimentálnych podmienkach.

Ako prvý sme posúdili kontrast BOLD signálu medzi hlavnou experimentálnou podmienkou, teda Odhadom vzdialenosti (sumárne bez ohľadu na spôsob odhadu Allo alebo Ego) a kontrolnou podmienkou, teda rozpoznávaním textúry a farby orientačných značiek.

Výsledkom skupinovej analýzy (T-testu) všetkých 9 testovaných osôb je vyšší BOLD fMRI signál pre odhad vzdialenosti kontrastovaný voči kontrolnej podmienke (viď obr. 40). Zobrazená je ale len tá aktivita, ktorá splňuje nastavenú úroveň nekorigovanej štatistickej významnosti ($p < 0,001$) a zároveň presahuje nastavený prah počtu voxelov daného klastru ($k \geq 20$).



Obr. 40 Oblasti s vyšším BOLD fMRI signálom asociované s úlohou Odhadu vzdialenosti vo všetkých experimentálnych podmienkach v porovnaní s kontrolnou úlohou (výška prahu $T=4.5$, minimálna veľkosť voxelov $k \geq 20$, $p < 0.001$ bez korekcie). R- pravá hemisféra, L-ľavá hemisféra, P- posteriórne zobrazenie.

Úloha Odhadu vzdialenosti je spojená so zvýšeným signálom v okcipito-parietálnej oblasti a tiež s aktivitou frontálneho laloka (viď tab. 3). To odpovedá neuronálnemu zapojeniu v podobných úlohách (viď literárny prehľad neuronálnych základov).

Oblasť mozgu	BA	Hemisféra	Koordináty			k _E
			x	y	z	
Inferior parietal lobe	19	R	32.5	-75	37.5	174
Superior / middle occipital g.	17/18	R	25	-85	17.5	
Middle occipital gyrus	18	R	42.5	-62.5	2.5	37
Middle occipital gyrus	19	R	40	-72.5	5	
Superior / middle occipital g.	18	L	-35	-85	15	83
Medial occipitotemporal gyrus/ Lingual gyrus	19	R	25	-67.5	-5	49
Supramarginal gyrus	40	R	57.5	-30	42.5	94
Superior parietal lobe	7	R	27.5	-60	62.5	136
Postcentral gyrus	7	R	50	-32.5	55	
Inferior frontal gyrus	44	R	42.5	30	25	233
Middle frontal gyrus	9	R	42.5	27.5	37.5	
Middle frontal gyrus	45	R	40	45	10	46
Superior frontal gyrus	8	R	2.5	35	37.5	78
Superior frontal gyrus	6	R	20	12.5	52.5	46
Superior frontal gyrus	6	R	10	15	52.5	26
Anterior Insula	43	R	35	22.5	0	82
Neocerebellum	-27	L	-7.5	-77.5	-25	27

BA-Brodmannova Area; R-pravá hemisféra; L-ľavá hemisféra; (x,y,z) -koordináty MNI priestoru; k_E-počet voxelov prekračujúci počet 20

Tab. 3 Zvýšený BOLD signál spojený s úlohou Odhadu vzdialenosti po odčítaní kontrolnej podmienky. P-hodnota každého uvedeného voxelu presahuje hladinu významnosti $p < 0.001$ a veľkosť skupiny voxelov sa pohybuje nad 20.

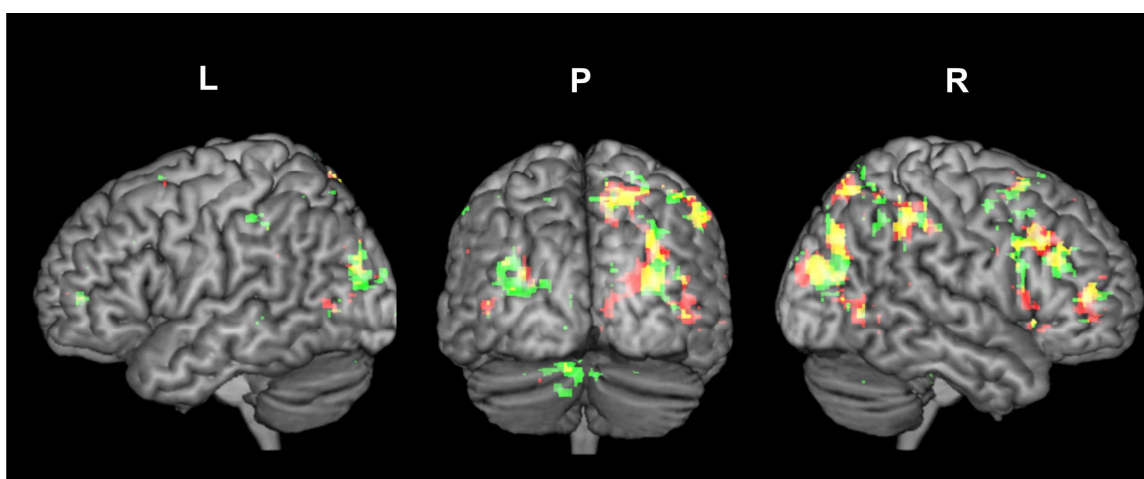
Rozsiahla aktivita v okcipitálnom laloku (Brodmannove oblasti BA17-BA19) zasahuje pravostranne *middle occipital gyrus*, *medial occipito-temporal gyrus* a zasahuje až do *superior parietal lobe*. Bilaterálne sa objavuje aktivita na prechode medzi *superior* a *middle occipital gyrus*. V oblasti parietálneho laloka je pravostranne aktívny aj *superior parietal lobe* (BA7) a *supramarginal gyrus* (BA40). Rozsiahla oblasť zvýšeného signálu sa v úlohe odhadu vzdialeností objavila pravostranne aj vo frontálnom laloku, konkrétne v oblasti *superior frontal gyrus* (BA6 a BA8), *middle frontal gyrus* (BA9 a BA45) a *inferior frontal gyrus* (BA44). Zvýšený signál sme zaznamenali aj v pravej insule (BA43) a ľavostranne v oblasti mozočku.

V úlohe odhadu vzdialeností v Allo referenčnom rámci v porovnaní s Ego odhadom bol nájdený zvýšený BOLD signál pravostranne v okcipitálnom laloku (BA18 a 19) v mediálnej časti *superior occipital gyrus*), ďalej v okcipito-temporálnej oblasti (*medial occipitotemporal gyrus*) a v prednej časti *insula* (viď obr. 41 a 42 a tab. 4).

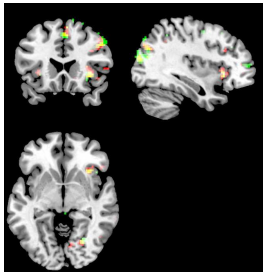
Allo > Kontrola	BA	Hemisféra	Koordináty			k_E
Allo > Ego			x	y	z	
superior occipital g.-medial	18	R	22.5	-90	17.5	124
inferior parietal lobe	19	R	32.5	-75	35	79
middle /inferior occipital gyrus	18	R	47.5	-62.5	-2.5	36
medial occipitotemporal gyrus/ lingual gyrus	19	R	20	-67.5	0	83
superior parietal lobe	7	R	22.5	-67.5	60	70
supramarginal gyrus	40	R	52.5	-42.5	52.5	55
inferior frontal gyrus	45	R	45	45	7.5	44
inferior frontal gyrus-posterior	44	R	55	15	12.5	22
superior/ middle frontal g.	9	R	37.5	30	25	121
superior frontal gyrus	6	R	5	22.5	57.5	32
superior frontal gyrus	8	R	5	40	50	29
insula-anterior	43	R	35	20	2.5	46

BA-Brodmannova Area; R-pravá hemisféra; L-ľavá hemisféra; (x,y,z) -koordináty MNI priestoru; $k_E \geq 20$ (počet voxelov v zhluku prekračujúci počet 20); $p < 0.001$; $F = 4.5$

Tab. 4 fMRI BOLD kontrast skupinovej analýzy pre úlohu odhadu vzdialeností v Allocentrickom referenčnom rámci po odčítaní kontrolnej aktivity. Oblasti vyznačené červenou farbou mali vyšší signál pre Allo odhad v porovnaní s Ego odhadom.



Obr. 41 fMRI BOLD signál skupinovej analýzy pre úlohu odhadu vzdialeností v Allocentrickom (červené značenie) a Egocentrickom (zelené značenie) referenčnom rámci po odčítaní kontrolnej podmienky. Žlté oblasti predstavujú prekrytie signálu pre oba typy odhadu vzdialenosti.



Obr. 42 Rez mozgom v oblasti zobrazujúceho insulu. BOLD signál sa objavil v oboch podmienkach, pri Allo odhade bol ale vyšší.

V úlohe odhadu vzdialeností v Ego referenčnom rámci v porovnaní s Allo odhadom bol naopak zvýšený BOLD signál v oboch hemisférach, a to v okcipito-parietálnej oblasti (BA18 a 19), vo frontálnom laloku a v *cerebellu*. Jedná sa o pravostranné zvýšenie BOLD signálu v laterálnej časti *superior occipital gyrus* a ľavostranne v *inferior parietal gyrus* (viď obr. 41 a tab. 5). Pravostranne bola zvýšená aj aktivita frontálnych lalokov, konkrétne v *superior frontal gyrus* (BA8) a v prednej časti *inferior frontal g.*(BA44). Pre Ego odhad bola špecifická aj aktivita *neocerebella*.

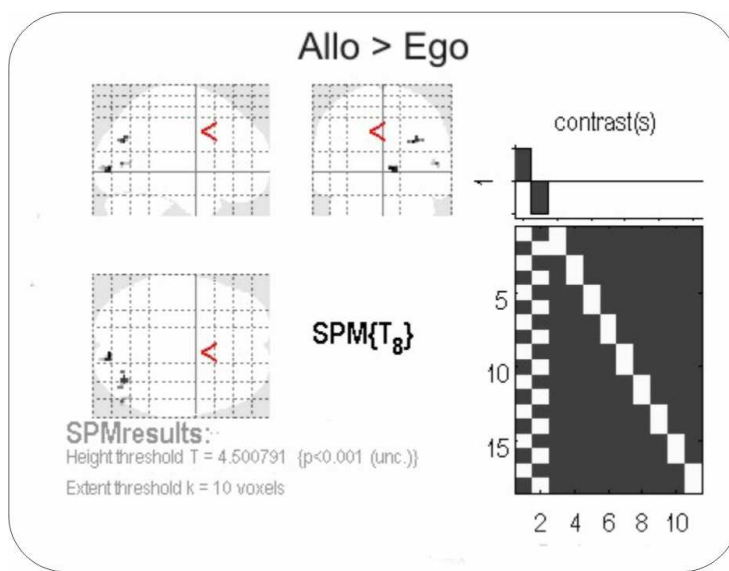
Ego > Kontrola	BA	Hemisféra	Koordináty			k_E
Ego > Allo			x	y	z	
superior occipital g.-lateral	18	R	32.5	-82.5	17.5	160
inferior parietal lobe	19	R	30	-75	37.5	
inferior parietal lobe	19	L	-40	-85	27.5	59
middle occipital gyrus	18	R	42.5	-62.5	2.5	37
medial occipitotemporal gyrus/ lingual gyrus	19	R	25	-67.5	-7.5	20
superior parietal lobe	7	R	10	-67.5	57.5	46
supramarginal gyrus	40	R	55	-42.5	52.5	42
inferior frontal gyrus-anterior	44	R	52.5	32.5	22.5	71
middle frontal gyrus	9	R	42.5	27.5	37.5	
middle frontal gyrus	45	R	40	45	10	46
superior frontal gyrus	8	R	2.5	35	45	67
superior frontal gyrus	8	R	2.5	22.5	45	20
superior frontal gyrus	8	R	20	5	52.5	26
anterior Insula	43	R	35	22.5	-2.5	20
neocerebellum	-	L	-5	-77.5	-27.5	36

BA-Brodmannova Area; R-pravá hemisféra; L-ľavá hemisféra; (x,y,z) -koordináty MNI priestoru; $k_E \geq 20$ (počet voxelov prekračujúci počet 20); $p < 0.001$; $F = 4.5$

Tab. 5 fMRI BOLD kontrast skupinovej analýzy pre úlohu odhadu vzdialeností v Egocentrickom referenčnom rámci po odčítaní kontrolnej aktivity. Oblasti vyznačené zelenou farbou mali vyšší signál pre Ego odhad v porovnaní s Allo odhadom.

Individuálne fMRI kontrasty v oboch podmienkach (Allo aj Ego voči kontrole) sme porovnali skupinovú analýzou pomocou párového T-testu ($T=4.5$; $p<0.001$).

Pre odhad v Allo referenčnom rámci v porovnaní s Ego odhadom sme našli významne zvýšený BOLD signál (pre $k_E \geq 10$) pravostranne v oblasti okcipitálneho a parietálneho laloka (vid' tab. 6; obr. 43)



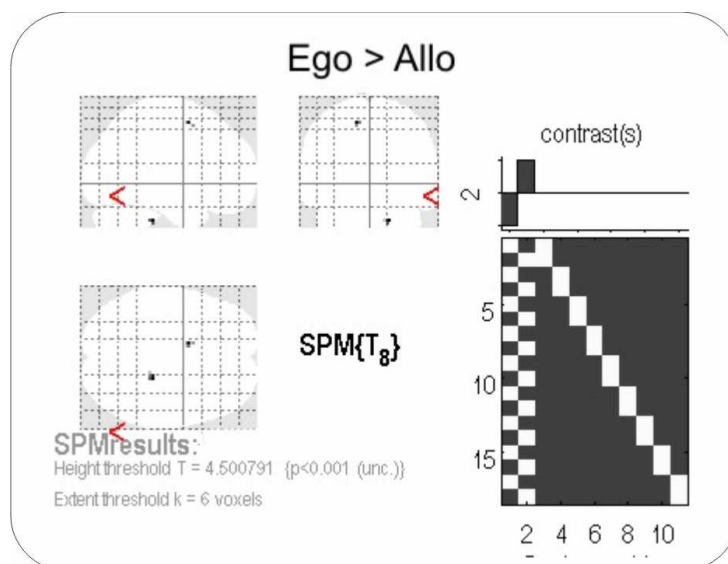
Obr. 43 Zvýšený fMRI BOLD signál ako výsledok skupinovej analýzy pre Allo voči Ego odhadu.

Allo > Ego	BA	Hemisféra	Koordináty			$k_E \geq 10$
			x	y	z	
cuneus	17	R	10	-85	2.5	16
inferior parietal lobe	19	R	30	-70	27.5	17
middle occipital gyrus	19	R	52.5	-72.5	7.5	10

BA-Brodmannova Area; R-pravá hemisféra; L-ľavá hemisféra; (x,y,z) -koordináty MNI priestoru; k_E - počet voxelov prekračujúci počet 10; $p<0.001$; $F=4.5$

Tab. 6 Zvýšený fMRI BOLD signál skupinovej analýzy pre Allo referenčný rámec v porovnaní s Ego rámcom.

Pre odhad v Ego referenčnom rámci v porovnaní s Allo odhadom sme našli významne zvýšený BOLD signál (pre $k_E \geq 6$) pravostranne v oblasti superior frontal gyrus a v ľavej časti mozochku (viď tab. 7; obr. 44)



Obr. 44 Zvýšený fMRI BOLD signál ako výsledok skupinovej analýzy pre Ego voči Allo odhadu.

Ego > Allo	BA	Hemisféra	Koordináty			$k_E \geq 6$
			x	y	z	
superior frontal gyrus	4	R	-12.5	5	57.5	6
paleocerebellum	-	L	20	-30	-35	6

BA-Brodmannova Area; R-pravá hemisféra; L-ľavá hemisféra; (x,y,z) -koordináty MNI priestoru; k_E - počet voxelov prekračujúci počet 6; $p < 0.001$; $F = 4.5$

Tab. 7 Zvýšený fMRI BOLD signál pre Ego referenčný rámec v porovnaní s Allo rámcom.

6. Diskusia

6.1. Experiment 1

Výsledok prvého experimentu s mazaním značiek vo virtuálnej verzii MWM ukázal, že rôzny počet značiek nevedie k rovnakej presnosti v odhade pozície cieľa v kruhovej aréne. Mazanie značiek viedlo vo všetkých konfiguráciách k významne zníženej presnosti odhadu. Výnimku predstavovali pokusy, v ktorých nedošlo k zmazaniu dominantnej orientačnej značky. Prítomnosť tejto značky teda viedla v pokusoch s 1 a 2 viditeľnými značkami k navigácii rovnako presnej ako v kontrolných pokusoch s 3 viditeľnými značkami. Z tohto výsledku vyplýva, že jednotlivé orientačné značky danej konfigurácie nie sú plne rovnocenné.

Tento výsledok je v rozpore s inými štúdiami, ktoré nenašli efekt úbytku orientačných značiek na presnosť navigácie v Morrisovom vodnom bludisku (Fenton et al., 1994; Pico et al., 1985) v súlade s teóriou Kognitívneho mapovania. Naše výsledky naopak ukazujú význam počtu orientačných značiek na presnosť odhadu pozície cieľa, potvrdeného aj v iných virtuálnych verziách MWM (Fitting et al., 2007). Pre našu virtuálnu verziu MWM teda predpoklad teórie kognitívneho mapovania neplatí. Domnievame sa, že nálezy štúdií, ktoré efekt odstraňovania orientačných značiek nenašli, bol založený na prostredí v ktorom sú orientačné značky predstavované veľkými komplexnými objektami, ktoré tak samé o sebe obsahujú niekoľko orientačných bodov a môžu tak poskytnúť niekoľko smerových a pozičných informácií. Tým sa efekt vymazania niektorej z nich nemusí prejaviť, pretože zvier (človek) má stále k dispozícii ďalšie komplexné objekty. V našom prípade však boli použité jednoduché tvary rotačných objektov rôznych farieb, ktoré tak poskytovali len jednu smerovú informáciu.

Odstraňovanie značiek v MWM u potkana zároveň ukázalo, že nezáleží na tom, ktorá orientačná značka bola odstránená. Predpokladáme však, že na rozdiel od potkana má človek tendenciu všímať si niektoré orientačné prvky prostredia viac ako iné nielen na základe ich vzdialenosti, ale aj identity (farby a tvaru). V našom experimente sme preto testovali aj rovnocennosť orientačných značiek v pokusoch s jednou viditeľnou značkou. Výsledky týchto pokusov ukázali, že orientačné značky nie sú rovnocenné a ich individuálne zobrazenie vedie k rôznej presnosti odhadu pozície cieľa. V každej konfigurácii (s výnimkou Konfig 3) sme tak identifikovali jednu dominantnú značku, ktorá viedla k významne vyššej presnosti odhadu ako ostatné 2 značky. V konfigurácii 3 sme identifikovali dominantnú značku na základe výsledkov

pokusov s 2 viditeľnými značkami, kde jej neprítomnosť viedla k signifikantne nižšej presnosti voči pokusom, kde táto značka bola prítomná.

Efekt vzdialenosti prítomnej orientačnej značky na presnosť navigácie vo virtuálnom Morrisovom bludisku ukázala štúdia Fittingovej (Fitting et al., 2009). Tento efekt vzdialenosti sa nám podarilo potvrdiť aj v našej virtuálnej aréne. Ukázali sme, že v pokuse s jednou prítomnou orientačnou značkou je presnosť vyššia pokiaľ je prítomná najbližšia (dominantná) orientačná značka. To však platilo len pre konfigurácie 1 a 2. V tretej konfigurácii bola presnosť približne rovnaká bez ohľadu na vzdialenosť viditeľnej orientačnej značky. V konfigurácii 4 tiež neplatila korelácia medzi presnosťou odhadu a vzdialenosťou prítomnej značky. V tomto prípade bola ako dominantná značka, vedúca k najvyššej presnosti, identifikovaná značka od cieľa vzdialenejšia. Tento výsledok si vysvetľujeme ako efekt identity orientačnej značky. Dominantná orientačná značka mala totiž na rozdiel od najbližšej značky výraznú farbu a tvar. Predpoklad rovnocennosti orientačných značiek teda v našej virtuálnej aréne neplatí. Vzhľadom na to, že pre všetky konfigurácie bola ako dominantná značka identifikovaná tá, ktorá je viditeľná napravo od virtuálnej postavy stojacej v celi, nemôžeme úplne vylúčiť ani efekt pravorukosti.

Experiment nám tiež ukázal, akú veľkú presnosť odhadu pozície cieľa môže pokusná osoba vo virtuálnej aréne dosiahnuť pri rôznom počte orientačných značiek. Výsledky naznačujú, že pokiaľ sú prítomné aspoň 2 orientačné značky, nepresiahne chyba odhadu hodnotu 15 metrov, čo predstavuje 25% celkovej veľkosti arény. Priemerná chyba odhadu je však ešte nižšia. Pre 3 orientačné značky sa chyba odhadu pohybuje pod hodnotou 10 metrov. Tento poznatok môže byť východiskom pre ďalšie experimenty testujúce napr. efekt zmeny vzdialenosti medzi cieľom a orientačnou značkou na úspešnosť v úlohe.

Podrobnejšia analýza chýb odhadu pozície cieľa nám ukázala, aký je význam vzdialenostnej a uhlovej chyby odhadu vo vybraných konfiguráciách. Výsledky naznačujú, že pre blízke orientačné značky hrá vzdialenostná chyba odhadu voči najbližšej stene arény väčší význam, čo je pravdepodobne spôsobené tým, že pokusné osoby nevenovali tejto vzdialenosti dostatočnú pozornosť, pretože spoliehali výlučne na vzdialenosť od blízkej orientačnej značky. Naopak v situácii so vzdialenejšou orientačnou značkou kládli na vzdialenosť od steny vyšší dôraz, čo viedlo k menším vzdialenostným chybám v odhade pozície cieľa. Naopak uhlová chyba

odhadu mala vyšší význam pri odhade vzdialeností voči vzdialenejším orientačným značkám v porovnaní s blízkou orientačnou značkou.

6.2. Experiment 2

Keďže pri navigácii na skrytý cieľ používame súčasne egocentrické aj allocentrické navigačné procesy, pokúsili sme sa od seba tieto dva procesy oddeliť pomocou ďalšieho experimentu, využívajúceho zmenu relatívnej vzdialenosti pozície cieľa voči orientačnej značke alebo stene. K tomuto účelu použité podnetové obrázky boli vytvorené v egocentrickom rámci z pohľadu pokusnej osoby alebo allocentrickom rámci z pozície pozorovateľa vzdialeného od konfigurácie cieľa a objektu. Zaujímalo nás, aká je schopnosť pokusných osôb pozorovať malé 20-30% zmeny vzdialeností v týchto podnetových obrázkoch. Pomocou fMRI sme sa pokúsili objasniť, ktoré oblasti mozgu sú pre tento odhad kľúčové a ako sa líši neuronálna aktivácia pri allocentrickom a egocentrickom odhade.

Predbežné výsledky založené na menšej vzorke pokusných osôb ukazujú, že schopnosť pozorovať tak malé zmeny vzdialeností je do určitej miery obmedzená a pokusné osoby dosahujú úspešnosť cca 60-70%.

Všetky pokusné osoby ale boli schopné rozhodnúť o relatívnej zmene vzdialenosti v stanovenom časovom limite 3s. Ich Priemerný reakčný čas sa dosahoval cca 1.5 sekundy. V kontrolnej úlohe s rozhodovaním o zmene textúry a farby orientačnej značky bol RČ priemerne nižší než v experimentálnej úlohe odhadu vzdialenosti. Rýchlejší RČ pritom viedol k vyššej úspešnosti, teda k vyššiemu počtu správnych odpovedí.

Keďže literárne zdroje uvádzajú podceňovanie odhadovaných vzdialeností pre väčšie vzdialenosti (Norman et al., 1996; Amorim et al., 1998), zaujímalo nás, či bude úspešnosť v jednotlivých častiach úlohy závisieť na smere posunu k menším alebo väčším vzdialenostiam. Výsledky nášho experimentu ukázali, že úspešnosť odhadu je na smere posunu nezávislá. Vzhľadom na to, že posun cieľovej pozície na obrázkoch predstavoval len 20-30%-nú zmenu pôvodnej vzdialenosti, ktorá bola pomerne malá, nie je táto neprítomnosť efektu smeru posunu na presnosť odhadu prekvapujúca.

Keďže nás zaujímalo, ako sa bude líšiť neuronálna aktivácia medzi Allo a Ego odhadom, overovali sme, či jednotlivé úlohy spĺňajú požiadavku porovnateľnej kognitívnej náročnosti. Výsledky pokusných osôb ukázali, že úspešnosť v oboch experimentálnych podmienkach je porovnateľná. Naopak úspešnosť kontrolnej podmienky rozpoznania zmeny farby a štruktúry

objektu bola oproti experimentálnym podmienkam vyššia. To môže viesť k nálezu vyššej aktivácie oblastí zodpovedných za exekutívne procesy v experimentálnych podmienkach v porovnaní s kontrolnou.

Výsledky fMRI meraní ukázali, že úloha odhadu zmeny vzdialenosti (bez ohľadu na typ použitého referenčného rámca Allo/Ego) aktivuje prednostne pravú hemisféru a to v oblastiach dorzálného aj ventrálneho vizuálneho toku (BA 18-19). Bilaterálne sa objavila aktivita v okolí laterálneho okcipitálneho zárezu (*superior/middle occipital gyrus*). Tieto oblasti sú v mnohých štúdiách spájané s priestorovým odhadom alebo stereoskopickým videním (napr. Gulyas and Roland, 1994; Berryhill and Olson, 2009), naše nálezy sú teda v súlade s literárnymi zdrojmi. Aktivita v úlohe odhadu vzdialenosti zasahuje až do parietálneho laloka (BA7 a BA40). Oblasť BA7 (*superior parietal gyrus*), ktorá je súčasťou sekundárnej somatosenzorickej kôry je pritom funkčne zodpovedná za vizuo-motorickú koordináciu (de Jong et al., 1999), ktorá je pri odhadovaní vzdialeností potrebná. Aktivita tejto oblasti preto nie je prekvapujúca. Oblasť BA 40 (*supramarginal gyrus/ inferior parietal lobe*) spolu s BA7 sú pritom zodpovedné za vizuálnu lokalizáciu objektov v priestore a somatosenzorickú stimuláciu (Bushara et al., 1999). Okrem týchto oblastí sme našli silnú pravostrannú aktiváciu kôry frontálneho laloka a to v oblastiach BA6 a BA8 (*superior frontal gyrus*), BA9 a BA45 (*middle frontal gyrus*) a v oblasti BA44, (*inferior frontal gyrus*). Táto aktivita frontálnej kôry býva popisovaná aj v niektorých štúdiách testujúcich úlohy vyžadujúce priestorové videnie (Gulyas and Roland, 1994). Z veľkej časti sa jedná o aktivitu premotorickej kôry (BA6 a BA8), ktorá je spájaná s plánovaním a senzorickým vedením zložitejších pohybov, napr. pohybu prstov (Johnston et al., 2004; Gerardin et al., 2000). Spomínané oblasti frontálnej kôry (BA6, 8, 44 a 45) pritom reagujú aj na zmenu pohľadu pri imaginácii plánovaného pohybu prstov (Bedard et al., 2008), alebo pri pozorovaní pohybov ruky (Grafton et al., 1996; Skipper et al., 2007). Môžeme teda predpokladať, že v našej úlohe bola táto aktivita spojená s rozhodovaním, k akému posunu vzdialenosti došlo a ktoré tlačidlo je potreba stlačiť. Táto aktivácia sa objavila v kontraste s kontrolnou úlohou, ktorá nemala priestorovú komponentu, je teda možné, že práve zmena pozície cieľa (na podnetovom obrázku) vyvolala túto aktivitu. Druhým možným vysvetlením je, že výrazné zvýšenie aktivity prefrontálnej kôry je dôsledkom vyšších kognitívnych nárokov, ktoré na pokusné osoby úloha kladie v porovnaní s kontrolnou podmienkou. Aktivita prefrontálnej kôry (BA9) býva popisovaná aj v spojitosti s úlohami vyžadujúcimi pracovnú pamäť (Goldman-Rakic, 1996). Možným

vysvetlením tejto aktivity je, že pokusné osoby hodnotili zmenu vzdialenosti relatívne voči predošlým obrázkom v sérii danej podmienky, čo si vyžadovalo zapojenie funkcie pracovnej pamäti na rozdiel od kontrolnej podmienky, kde bola odpoveď vzťahovaná len k podnetom naučeným v priebehu časovo vzdialeného tréningu.

Okrem tejto frontálnej aktivity sme však našli aj bilaterálnu aktiváciu prednej časti insuly. Insula býva obecné spájaná s vedením kôrovej reprezentácie strachu do amygdaly (Phelps et al., 2001). Hoci ani jedna z pokusných osôb netrpela klaustrofóbiou, nemožno vylúčiť, že pre nich meranie v fMRI predstavovalo určitý stres. Navyše úloha odhadu bola v porovnaní s kontrolou náročnejšia, mohla teda určité obavy z neúspechu vyvolať.

Okrem kôrovej aktivity sme v porovnaní s kontrolou objavili aj výrazné zvýšenie BOLD signálu v oblasti ľavého neocerebella. Mozoček bol dlhodobo spájaný s motorickými funkciami, ale v poslednej dobe sa objavujú aj doklady o jeho zapojení pri kognitívnych procesoch (Rapoport et al., 2000). Keďže pohyb prstov vykonávali osoby rovnako v aktívnej aj kontrolnej podmienke, môže byť táto aktivita spojená napr. s prehrávaním motorických vzorcov (Hartley et al., 2003). Takže by mozoček mohol prehrávať pohyby prstov gamepadu zapamätaných v priebehu pre-tréningu vo virtuálnej aréne. Pokusné osoby si tak mohli predstavovať, či je potrebné sa posunúť bližšie alebo ďalej od cieľa, aby dosiahli správnu vzdialenosť zapamätanú z tréningu vo virtuálnej aréne (kde bol pohyb tiež ovládaný pravou rukou). Tento predpoklad je do určitej miery potvrdený tým, že zvýšená aktivita mozočku sa objavuje práve pri egocentrickom posudzovaní vzdialeností, ktoré bolo predmetom pre-tréningu.

Naopak v allocentrickom referenčnom rámci pokusné osoby cieľ súčasne so značkou a stenou nikdy nevideli, pretože sa učili výlučne z pozície cieľa, ktorý hneď po zablokovaní pohybu hráča zmizol.

Zaujímala nás však aj neuronálna aktivita špecificky spojená s egocentrickým a allocentrickým odhadom vzdialeností. Vzhľadom na nižší počet meraní v porovnaní s predošlou analýzou celkového odhadu vzdialenosti je ale počet meraní vstupujúcich do analýzy jednotlivých typov odhadov (Allo/Ego) nižší, a výsledok analýzy je tak aj menej významný a prah počtu voxelov pre zobrazenie zhlukov aktivity musel byť znížený na 6. Predpokladáme, že vyšší počet pokusných osôb pomôže tento výsledok zlepšiť.

Pri egocentrickom odhade sme zaznamenali zvýšený fMRI signál v porovnaní s allocentrickým odhadom pravostranne v hornej laterálnej časti okcipitálneho laloka (superior occipital gyrus, BA18), ľavostranne v parietálnom laloku (inferior parietal lobe BA19). Jedná sa o oblasti dorzálneho vizuálneho toku, ktorý je spojený s pohybom a priestorovými vzťahmi. Zvýšená aktivita sa objavila pravostranne aj vo frontálnej oblasti (BA8 a 44) a v ľavej časti cerebella. Na hladine štatistickej významnosti sa však v kontraste k Allo podmienke potvrdila len aktivita frontálnej kôry a mozočku. Ako sme už spomínali, aktivita premotorickej kôry je spojená s imagináciou, kontrolou a plánovaním pohybov. Ich zvýšená aktivita práve pri Ego odhade v kontraste s Allo odhadom je teda v súlade s literatúrou (Committeri et al., 2004).

Zvýšený BOLD signál pri Allo odhade (po odčítaní kontrolnej aktivity a porovnaní s Ego odhadom) bol nájdený v pravej hemisfére, konkrétne v superiórnej časti extrastriatálnej vizuálnej kôry (v oblasti BA18-19), a tiež v oblasti occipito-temporálneho (linguálneho) gyru. Jedná sa teda o zvýšený signál v oblasti ventrálneho vizuálneho toku. Predpokladáme teda, že úloha Allo odhadu si vyžiadala vyššiu úroveň spracovania vizuálnych informácií než u Ego odhadu. Oblasť occipitotemporálnej kôry (zapojenej do ventrálneho optického toku) je v literatúre spájaná s rozpoznávaním tvarov a textúr objektov (Sary et al., 1995; Hasson et al., 2003). Tento proces preto mohol hrať pri posudzovaní vzdialeností dvoch externých objektov (cieľa a steny/značky) významnejšiu úlohu než v Ego odhade, kde osoba sledovala vždy len jeden objekt. Zvýšená aktivita pri allocentrickom posudzovaní vzdialeností v porovnaní s egocentrickým bola popísaná aj v štúdií Committeri et al. (2004). Zvýšený signál okcipito-temporálnej kôry sa však neobjavil po štatistickom spracovaní kontrastu Allo voči Ego odhadu. Je pravdepodobné, že táto oblasť bola čiastočne aktívna aj pri Ego odhade a rozdiel v aktivite tak nebol pri malom počte subjektov dostatočný pre dosiahnutie hladiny štatistickej významnosti.

Aktivita popísaná v našej experimentálnej úlohe je v súlade s literatúrou popisujúcou pozorovanie optických vodítok vnímania hĺbky, použitých k relatívnemu odhadu vzdialeností.

7. Záver

Výsledkom tejto diplomovej práce je príprava virtuálnej verzie Úlohy hľadania skrytého cieľa v Morrisovom vodnom bludisku. Využitie tejto úlohy v experimente s odstraňovaním dostupných orientačných značiek ukázal, že pre našu virtuálnu arénu neplatia predpoklady teórie Kognitívneho mapovania o rovnocennosti orientačných značiek pri presnosti navigácie na skrytý cieľ. Výsledky experimentu ukázali, že vymazanie jednej až dvoch orientačných značiek spôsobilo zníženie presnosti odhadu správnej pozície cieľa vo všetkých štyroch použitých konfiguráciách. V každej konfigurácii bola tiež identifikovaná dominantná orientačná značka, pomocou ktorej bol odhad pozície cieľa presnejší. Táto dominancia bola prevažne určená vzdialenosťou týchto značiek od cieľa. V jednej z konfigurácií však pravidlo vzdialenosti neplatilo a dominancia značky bola daná skôr jej identitou (výrazným tvarom a farbou).

Cieľom druhého experimentu bolo objasnenie neuronálnych základov používaných pri odhade vzdialenosti pozície cieľa od orientačných značiek a steny virtuálnej arény. Pomocou obrázkov vytvorených v tomto virtuálnom prostredí sme testovali odhad vzdialeností vo funkčnej magnetickej rezonancii. Behaviorálne výsledky úlohy odhadu vzdialenosti splňovali kritériá potrebné pre analýzu fMRI dát. Analýza fMRI obrazov nasnímaných počas podmienky odhadu vzdialeností a kontrolnej podmienky (rozpoznania textúry a farby značiek), prebehla štatistickým porovnaním nameranej intenzity BOLD signálu v oboch podmienkach. Výsledkom analýzy bola rozsiahla prevažne pravostranná aktivita nameraná v okcipito-parietálnej oblasti a premotorickej frontálnej kôre. Táto aktivita je v literatúre spájaná práve s úlohami pozorovania obrazov poskytujúcich optické vodítka vnímania hĺbky alebo úlohami vyžadujúcimi odhad vzdialeností. Počas tejto kognitívne náročnej úlohy sa objavila aj aktivita pravého frontálneho laloka spojená s plánovaním pohybov, rozhodovaním a pracovnou pamäťou.

Porovnaním odhadu vzdialeností v allocentrickom a egocentrickom referenčnom rámci sme odhalili rozdielnú aktivitu mozgovej kôry. Pre egocentrický odhad vzdialeností bola špecifická aktivita premotorickej kôry pravého frontálneho laloka a ľavého cerebella. Allocentrický odhad vzdialeností sa prejavil zvýšenou aktivitou oblastí okcipitálneho a parietálneho laloka a okcipito-temporálneho závitú. Výsledky fMRI experimentu sú v súlade s dostupnými literárnymi zdrojmi citovanými v úvode práce. Tieto výsledky naznačujú, že egocentrický a allocentrický odhad vzdialeností predstavujú odlišné procesy.

8. Použitá literatura

- Amaro,E.Jr. and Barker,G.J. (2006). Study design in fMRI: basic principles. *Brain Cogn* 60: 220-232.
- Amorim,M.A., Loomis,J.M., and Fukusima,S.S. (1998). Reproduction of object shape is more accurate without the continued availability of visual information. *Perception* 27: 69-86.
- Anderson,A.W., Zhong,J., Petroff,O.A., Szafer,A., Ransom,B.R., Prichard,J.W., and Gore,J.C. (1996). Effects of osmotically driven cell volume changes on diffusion-weighted imaging of the rat optic nerve. *Magn Reson. Med.* 35: 162-167.
- Arthur,E.J., Hancock,P.A., and Chrysler,S.T. (1997). The perception of spatial layout in real and virtual worlds. *Ergonomics* 40: 69-77.
- Backus,B.T., Fleet,D.J., Parker,A.J., and Heeger,D.J. (2001). Human cortical activity correlates with stereoscopic depth perception. *J. Neurophysiol.* 86: 2054-2068.
- Baddeley,A.D. (1986). *Working memory.* (London: Oxford University Press).
- Beauchamp,M.S., Lee,K.E., Haxby,J.V., and Martin,A. (2002). Parallel visual motion processing streams for manipulable objects and human movements. *Neuron* 34: 149-159.
- Bedard,P., Thangavel,A., and Sanes,J.N. (2008). Gaze influences finger movement-related and visual-related activation across the human brain. *Exp. Brain Res.* 188: 63-75.
- Belliveau,J.W., Kwong,K.K., Kennedy,D.N., Baker,J.R., Stern,C.E., Benson,R., Chesler,D.A., Weisskoff,R.M., Cohen,M.S., Tootell,R.B., and . (1992). Magnetic resonance imaging mapping of brain function. *Human visual cortex. Invest Radiol.* 27 *Suppl* 2: S59-S65.
- Benhamou,S., Bovet,P., and Poucet,B. (1995). A Model for Place Navigation in Mammals. *Journal of Theoretical Biology* 173: 163-178.
- Berryhill,M.E., Fendrich,R., and Olson,I.R. (2009). Impaired distance perception and size constancy following bilateral occipitoparietal damage. *Exp. Brain Res.* 194: 381-393.
- Berryhill,M.E. and Olson,I.R. (2009). The representation of object distance: evidence from neuroimaging and neuropsychology. *Front Hum. Neurosci.* 3: 43.
- Beusmans,J.M. (1998). Optic flow and the metric of the visual ground plane. *Vision Res.* 38: 1153-1170.
- Brandeis,R., Brandys,Y., and Yehuda,S. (1989). The use of the Morris Water Maze in the study of memory and learning. *Int J Neurosci* 48: 29-69.
- Brouwer,A.M., Smeets,J.B., and Brenner,E. (2005a). Hitting moving targets: effects of target speed and dimensions on movement time. *Exp. Brain Res.* 165: 28-36.

- Brouwer,G.J., van,E.R., and Schwarzbach,J. (2005b). Activation in visual cortex correlates with the awareness of stereoscopic depth. *J. Neurosci.* 25: 10403-10413.
- Bruno,N. and Cutting,J.E. (1988). Minimodularity and the perception of layout. *J. Exp. Psychol. Gen.* 117: 161-170.
- Burgess,N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends Cogn Sci.* 10: 551-557.
- Bushara,K.O., Weeks,R.A., Ishii,K., Catalan,M.J., Tian,B., Rauschecker,J.P., and Hallett,M. (1999). Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans. *Nat. Neurosci.* 2: 759-766.
- Buxton,R.B., Wong,E.C., and Frank,L.R. (1998). Dynamics of blood flow and oxygenation changes during brain activation: the balloon model. *Magn Reson. Med.* 39: 855-864.
- Cartwright,B.A. and Collett,T.S. (1983). Landmark learning in bees. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 151: 521-543.
- Chen,L.L., Lin,L.H., Green,E.J., Barnes,C.A., and McNaughton,B.L. (1994). Head-direction cells in the rat posterior cortex. I. Anatomical distribution and behavioral modulation. *Exp. Brain Res.* 101: 8-23.
- Churchland,P.S. and Sejnowski,T.J. (1988). Perspectives on cognitive neuroscience. *Science* 242: 741-745.
- Colby,C.L. and Goldberg,M.E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annu Rev Neurosci* 22: 319-349.
- Committeri,G., Galati,G., Paradis,A.L., Pizzamiglio,L., Berthoz,A., and LeBihan,D. (2004). Reference frames for spatial cognition: different brain areas are involved in viewer-, object-, and landmark-centered judgments about object location. *J. Cogn Neurosci.* 16: 1517-1535.
- Creem-Regehr,S.H., Willemsen,P., Gooch,A.A., and Thompson,W.B. (2005). The influence of restricted viewing conditions on egocentric distance perception: implications for real and virtual indoor environments. *Perception* 34: 191-204.
- D'Esposito,M., Postle,B.R., Ballard,D., and Lease,J. (1999). Maintenance versus manipulation of information held in working memory: an event-related fMRI study. *Brain Cogn* 41: 66-86.
- de Jong,B.M., Frackowiak,R.S., Willemsen,A.T., and Paans,A.M. (1999). The distribution of cerebral activity related to visuomotor coordination indicating perceptual and executional specialization. *Brain Res. Cogn Brain Res.* 8: 45-59.
- Diwadkar,V.A. and McNamara,T.P. (2008). Viewpoint dependence in scene recognition. *Psychological Science* 8: 302-307.
- Eichenbaum,H., Stewart,C., and Morris,R.G. (1990). Hippocampal representation in place learning. *J Neurosci* 10: 3531-42.

Epic Games: UnrealTournament 2004. <http://www.unrealtournament.com/> . 2004.
Ref Type: Electronic Citation

Etienne,A.S., Maurer,R., and Seguinot,V. (1996). Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks. *J Exp Biol* 199 (Pt 1): 201-9.

Eysenck, M. W. and Keane, M. T. Kognitivní psychologie. From Original: Cognitive Psychology. A Student's Handbook. 1. -752. 2008. Academia. Kohoutek, Tomáš Heller Daniel Smolík Filip Lukavský Jir í Filip Miroslav Šikl Radovan.
Ref Type: Serial (Book,Monograph)

Farrell,M.J. (1996). Topographical disorientation. *Neurocase* 2: 509-520.

Felleman,D.J. and Van,E. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb. Cortex* 1: 1-47.

Fenton,A.A., Arolfo,M.P., Nerad,L., and Bures,J. (1994). Place navigation in the Morris water maze under minimum and redundant extra-maze cue conditions. *Behav Neural Biol* 62: 178-89.

Fenton,A.A. and Bures,J. (2003). Navigation in the moving world. In *The neurobiology of spatial behaviour*, K.J.Jeffery, ed. (Oxford: Oxford University Press), pp. 240-258.

Fink,G.R., Dolan,R.J., Halligan,P.W., Marshall,J.C., and Frith,C.D. (1997). Space-based and object-based visual attention: shared and specific neural domains. *Brain* 120 (Pt 11): 2013-2028.

Fitting,S., Wedell,D.H., and Allen,G.L. (2007). Memory for spatial location: cue effects as a function of field rotation. *Mem. Cognit.* 35: 1641-1658.

Fitting,S., Wedell,D.H., and Allen,G.L. (2009). Cue effects on memory for location when navigating spatial displays. *Cogn Sci.* 33: 1267-1300.

Fox,P.T., Mintun,M.A., Raichle,M.E., Miezin,F.M., Allman,J.M., and Van,E. (1986). Mapping human visual cortex with positron emission tomography. *Nature* 323: 806-809.

Franz,V.H., Scharnowski,F., and Gegenfurtner,K.R. (2005). Illusion effects on grasping are temporally constant not dynamic. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 31: 1359-1378.

Friston,K.J., Price,C.J., Fletcher,P., Moore,C., Frackowiak,R.S., and Dolan,R.J. (1996). The trouble with cognitive subtraction. *Neuroimage.* 4: 97-104.

FRY,G.A., BRIDGMAN,C.S., and ELLERBROCK,V.J. (1949). The effects of atmospheric scattering on binocular depth perception. *Am. J. Optom. Arch. Am. Acad. Optom.* 26: 9-15.

GAARDER,K., Koresko,R., and Kropfl,W. (1966). The phasic relation of a component of alpha rhythm to fixation saccadic eye movements. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 21: 544-551.

- Galati,G., Lobel,E., Vallar,G., Berthoz,A., Pizzamiglio,L., and Le,B.D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Exp. Brain Res.* 133: 156-164.
- Gallistel,C.R. (1990). Representations in animal cognition: an introduction. *Cognition* 37: 1-22.
- Georgieva,S.S., Todd,J.T., Peeters,R., and Orban,G.A. (2008). The extraction of 3D shape from texture and shading in the human brain. *Cereb. Cortex* 18: 2416-2438.
- Gerardin,E., Sirigu,A., Lehericy,S., Poline,J.B., Gaymard,B., Marsault,C., Agid,Y., and Le,B.D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb. Cortex* 10: 1093-1104.
- Gibson,J.J. and Bridgeman,B. (1987). The visual perception of surface texture in photographs. *Psychol. Res.* 49: 1-5.
- Gilaie-Dotan,S., Ullman,S., Kushnir,T., and Malach,R. (2001). Shape-selective stereo processing in human object-related visual areas. *Hum. Brain Mapp.* 15: 67-79.
- Goldman-Rakic,P.S. (1996). The prefrontal landscape: implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. *Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* 351: 1445-1453.
- Gonzalez,F. and Perez,R. (1998). Neural mechanisms underlying stereoscopic vision. *Prog. Neurobiol.* 55: 191-224.
- Goodale,M.A. and Milner,A.D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.* 15: 20-25.
- Grafton,S.T., Arbib,M.A., Fadiga,L., and Rizzolatti,G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp. Brain Res.* 112: 103-111.
- Grill-Spector,K., Kushnir,T., Edelman,S., Avidan,G., Itzchak,Y., and Malach,R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron* 24: 187-203.
- Gruber,H.E. (1954). The relation of perceived size to perceived distance. *Am. J. Psychol.* 67: 411-426.
- Gulyas,B., Cowey,A., Heywood,C.A., Popplewell,D., and Roland,P.E. (1998). Visual form discrimination from texture cues: a PET study. *Hum. Brain Mapp.* 6: 115-127.
- Gulyas,B. and Roland,P.E. (1994). Binocular disparity discrimination in human cerebral cortex: functional anatomy by positron emission tomography. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 91: 1239-1243.
- Habib,M. and Sirigu,A. (1987). Pure topographical disorientation: a definition and anatomical basis. *Cortex* 23: 73-85.

- Hamilton,D.A., Driscoll,I., and Sutherland,R.J. (2002). Human place learning in a virtual Morris water task: some important constraints on the flexibility of place navigation. *Behav Brain Res* 129: 159-70.
- Hamilton,D.A., Johnson,T.E., Redhead,E.S., and Verney,S.P. (2009). Control of rodent and human spatial navigation by room and apparatus cues. *Behav. Processes*.
- Hanlon,F.M., Weisend,M.P., Hamilton,D.A., Jones,A.P., Thoma,R.J., Huang,M., Martin,K., Yeo,R.A., Miller,G.A., and Canive,J.M. (2006). Impairment on the hippocampal-dependent virtual Morris water task in schizophrenia. *Schizophr. Res.* 87: 67-80.
- Harrison,W.J., Thompson,M.B., and Sanderson,P.M. (2010). Multisensory integration with a head-mounted display: background visual motion and sound motion. *Hum. Factors* 52: 78-91.
- Hartley,T., Maguire,E.A., Spiers,H.J., and Burgess,N. (2003). The well-worn route and the path less traveled: distinct neural bases of route following and wayfinding in humans. *Neuron* 37: 877-888.
- Hasson,U., Harel,M., Levy,I., and Malach,R. (2003). Large-scale mirror-symmetry organization of human occipito-temporal object areas. *Neuron* 37: 1027-1041.
- Hasson,U., Levy,I., Behrmann,M., Hendler,T., and Malach,R. (2002). Eccentricity bias as an organizing principle for human high-order object areas. *Neuron* 34: 479-490.
- Held,R. and Durlach,N. (1992). Telepresence. *Presence: Teleoperator & Virtual Environments* 1: 109-112.
- Henson,D.B., Chaudry,S., Artes,P.H., Faragher,E.B., and Ansons,A. (2000). Response variability in the visual field: comparison of optic neuritis, glaucoma, ocular hypertension, and normal eyes. *Invest Ophthalmol. Vis. Sci.* 41: 417-421.
- Hoffman,D.M., Girshick,A.R., Akeley,K., and Banks,M.S. (2008). Vergence-accommodation conflicts hinder visual performance and cause visual fatigue. *J. Vis.* 8: 33-30.
- Holmes,G. (1918). Disturbances of vision by cerebral lesions. *Br. J. Ophthalmol* 2: 353-384.
- Hwan,J.S., Jun,P.Y., Suk,C.W., Yook,K.Y., Min,L.S., Kyu,K.T., Un,H.C., and Gyun,K.N. (2005). The development of a new training system for improving equilibrium sense using a virtual bicycle simulator. *Conf. Proc. IEEE Eng Med. Biol. Soc.* 3: 2567-2570.
- Hyder,F., Rothman,D.L., and Shulman,R.G. (2002). Total neuroenergetics support localized brain activity: implications for the interpretation of fMRI. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 99: 10771-10776.
- Ittelson,W.H. (1951). Size as a cue to distance: static localization. *Am. J. Psychol.* 64: 54-67.
- Jacobs,L.F., Thomas,K.G.F., Laurance,H.E., and Nadel,L. (1998). Place learning in virtual space II: topographical relations as one dimension of stimulus control. *Learn Motiv* 29: 288-308.

- Jansen,L., Onat,S., and Konig,P. (2009). Influence of disparity on fixation and saccades in free viewing of natural scenes. *J. Vis.* 9: 29-19.
- Jeffery,K.J. (2003). *The neurobiology of spatial behaviour.* (Oxford: Oxford University Press).
- Johnston,S., Leek,E.C., Atherton,C., Thacker,N., and Jackson,A. (2004). Functional contribution of medial premotor cortex to visuo-spatial transformation in humans. *Neurosci. Lett.* 355: 209-212.
- Kalova,E., Vlcek,K., Jarolimova,E., and Bures,J. (2005). Allothetic orientation and sequential ordering of places is impaired in early stages of Alzheimer's disease: corresponding results in real space tests and computer tests. *Behav Brain Res* 159: 175-186.
- Kanizsa,G. (1976). Subjective contours. *Sci. Am.* 234: 48-52.
- King,W.L. and Gruber,H.E. (1962). Moon Illusion and Emmert's Law. *Science* 135: 1125-1126.
- Laczo,J., Andel,R., Vyhnaek,M., Vlcek,K., Magerova,H., Varjassyova,A., Tolar,M., and Hort,J. (2010). Human Analogue of the Morris Water Maze for Testing Subjects at Risk of Alzheimer's Disease. *Neurodegener. Dis.* 7: 148-152.
- Lambrey,S. and Berthoz,A. (2003). Combination of conflicting visual and non-visual information for estimating actively performed body turns in virtual reality. *Int. J Psychophysiol.* 50: 101-115.
- Lieberman,N. and Trope,Y. (2008). The psychology of transcending the here and now. *Science* 322: 1201-1205.
- Loomis,J.M., Da Silva,J.A., Fujita,N., and Fukusima,S.S. (1992). Visual space perception and visually directed action. *J Exp. Psychol Hum. Percept. Perform.* 18: 906-921.
- Loomis,J.M. and Knapp,J.M. (2003). Visual perception of egocentric distance in real and virtual environments. In *Virtual and adaptive environments*, L.J.Hettinger and M.W.Haas, eds. (Mahwah, NJ.: pp. 21-46.
- Lou,L. (2007). Apparent afterimage size, Emmert's law, and oculomotor adjustment. *Perception* 36: 1214-1228.
- Malmstajn. http://www.wikiskripta.eu/index.php/Zraková_dráha . 8-5-2010.
Ref Type: Electronic Citation
- Mather,G. (1997). The use of image blur as a depth cue. *Perception* 26: 1147-1158.
- McAfoose,J. and Baune,B.T. (2009). Exploring visual-spatial working memory: a critical review of concepts and models. *Neuropsychol. Rev.* 19: 130-142.
- McNaughton,B.L., Barnes,C.A., Meltzer,J., and Sutherland,R.J. (1989a). Hippocampal granule cells are necessary for normal spatial learning but not for spatially-selective pyramidal cell discharge. *Exp Brain Res* 76: 485-96.

McNaughton,B.L., Leonard,B., and Chen,L. (1989c). Cortical-hippocampal interactions and cognitive mapping: a hypothesis based on reintegration of the parietal and inferotemporal pathways for visual processing. *Psychobiology (Austin, TX)* 17: 236-246.

McNaughton,B.L., Leonard,B., and Chen,L. (1989b). Cortical-hippocampal interactions and cognitive mapping: a hypothesis based on reintegration of the parietal and inferotemporal pathways for visual processing. *Psychobiology (Austin, TX)* 17: 236-246.

Mendola,J.D., Dale,A.M., Fischl,B., Liu,A.K., and Tootell,R.B. (1999). The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J. Neurosci.* 19: 8560-8572.

Michael W.Eysenck and Mark T.Keane. Kognitivní psychologie. From Original: Cognitive Psychology. A Student´s Handbook. 1. -752. 2008. Academia. Kohoutek, Tomáš Heller Daniel Smolík Filip Lukavský Jir í Filip Miroslav Šikl Radovan.

Ref Type: Serial (Book,Monograph)

Mittelstaedt,M.L. and Glasauer,S. (1991). Idiopathic Navigation in Gerbils and Humans. *Zoologische Jahrbucher-Abteilung Fur Allgemeine Zoologie Und Physiologie Der Tiere* 95: 427-435.

Mittelstaedt,M.L. and Mittelstaedt,H. (1980). Homing by path integration in the mammal. *Naturwissenschaften* 68: 566-567.

Morris,R.G., Hagan,J.J., and Rawlins,J.N. (1986). Allocentric spatial learning by hippocampectomised rats: a further test of the "spatial mapping" and "working memory" theories of hippocampal function. *Q J Exp Psychol B* 38: 365-95.

Morris,R.G.M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learn Motiv* 12: 239-261.

Neggers,S.F., Van Der Lubbe,R.H., Ramsey,N.F., and Postma,A. (2006). Interactions between ego- and allocentric neuronal representations of space. *Neuroimage* 31: 320-331.

Neri,P., Bridge,H., and Heeger,D.J. (2004). Stereoscopic processing of absolute and relative disparity in human visual cortex. *J. Neurophysiol.* 92: 1880-1891.

Nishida,Y., Hayashi,O., Iwami,T., Kimura,M., Kani,K., Ito,R., Shiino,A., and Suzuki,M. (2001). Stereopsis-processing regions in the human parieto-occipital cortex. *Neuroreport* 12: 2259-2263.

Norman,J.F., Todd,J.T., Perotti,V.J., and Tittle,J.S. (1996). The visual perception of three-dimensional length. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 22: 173-186.

O'Keefe,J. and Dostrovsky,J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res* 34: 171-175.

O'Keefe,J. and Nadel,L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map.* (Oxford: Clarendon Press).

- Ogawa,S., Lee,T.M., Nayak,A.S., and Glynn,P. (1990). Oxygenation-sensitive contrast in magnetic resonance image of rodent brain at high magnetic fields. *Magn Reson. Med.* 14: 68-78.
- Ooi,T.L., Wu,B., and He,Z.J. (2001). Distance determined by the angular declination below the horizon. *Nature* 414: 197-200.
- Perenin,M.T. and Vighetto,A. (1988). Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain* 111 (Pt 3): 643-674.
- Petrovický,P. (1997). *Systematická, topografická a klinická anatomie.* (Praha: Nakladatelství Karolinum).
- Phelps,E.A., O'Connor,K.J., Gatenby,J.C., Gore,J.C., Grillon,C., and Davis,M. (2001). Activation of the left amygdala to a cognitive representation of fear. *Nat. Neurosci.* 4: 437-441.
- Philbeck,J.W., Loomis,J.M., and Beall,A.C. (1997). Visually perceived location is an invariant in the control of action. *Percept. Psychophys.* 59: 601-612.
- Philbeck,JW. and Loomis,JM. (1997). Comparison of two indicators of perceived egocentric distance under full-cue and reduced-cue conditions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance* 23: 72-85.
- Pico,R.M., Gerbrandt,L.K., Pondel,M., and Ivy,G. (1985). During stepwise cue deletion, rat place behaviors correlate with place unit responses. *Brain Res* 330: 369-72.
- Poggio,G.F., Gonzalez,F., and Krause,F. (1988a). Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex: binocular correlation and disparity selectivity. *J. Neurosci.* 8: 4531-4550.
- Poggio,T., Gamble,E.B., and Little,J.J. (1988b). Parallel integration of vision modules. *Science* 242: 436-440.
- Proffitt,D.R., Stefanucci,J., Banton,T., and Epstein,W. (2003b). The role of effort in perceiving distance. *Psychol. Sci.* 14: 106-112.
- Proffitt,D.R., Stefanucci,J., Banton,T., and Epstein,W. (2003a). The role of effort in perceiving distance. *Psychol. Sci.* 14: 106-112.
- Ptito,A., Zatorre,R.J., Larson,W.L., and Tosoni,C. (1991). Stereopsis after unilateral anterior temporal lobectomy. Dissociation between local and global measures. *Brain* 114 (Pt 3): 1323-1333.
- Raichle,M.E. (1994). Visualizing the mind. *Sci. Am.* 270: 58-64.
- Ramachandran,V.S. (1988). Perception of shape from shading. *Nature* 331: 163-166.
- Rapoport,M., van,R.R., and Mayberg,H. (2000). The role of the cerebellum in cognition and behavior: a selective review. *J. Neuropsychiatry Clin. Neurosci.* 12: 193-198.
- Reddy,L. and Kanwisher,N. (2006). Coding of visual objects in the ventral stream. *Curr. Opin. Neurobiol.* 16: 408-414.

- Riecke,B.E., van Veen,H.A.H.C., and Bulthoff,H.H. (2002). Visual Homing Is Possible Without Landmarks: A Path Integration Study in Virtual Reality. *Presence: Teleoperator & Virtual Environments* 11: 443-473.
- Rieser,J.J., Ashmead,D.H., Talor,C.R., and Youngquist,G.A. (1990). Visual perception and the guidance of locomotion without vision to previously seen targets. *Perception* 19: 675-689.
- Rieser,J.J., Pick,H.L., Jr., Ashmead,D.H., and Garing,A.E. (1995). Calibration of human locomotion and models of perceptual-motor organization. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 21: 480-497.
- Rizzo,M., Nawrot,M., and Zihl,J. (1995). Motion and shape perception in cerebral akinetopsia. *Brain* 118 (Pt 5): 1105-1127.
- Roche,R.A., Mangaoang,M.A., Commins,S., and O'Mara,S.M. (2005). Hippocampal contributions to neurocognitive mapping in humans: a new model. *Hippocampus* 15: 622-641.
- Rogers,B. and Graham,M. (1979). Motion parallax as an independent cue for depth perception. *Perception* 8: 125-134.
- Rogers,B.J. and Collett,T.S. (1989). The appearance of surfaces specified by motion parallax and binocular disparity. *Q. J. Exp. Psychol. A* 41: 697-717.
- Roland,P.E., Gulyas,B., Seitz,R.J., Bohm,C., and Stone-Elander,S. (1990). Functional anatomy of storage, recall, and recognition of a visual pattern in man. *Neuroreport* 1: 53-56.
- Rolls,E.T. (1999). Spatial view cells and the representation of place in the primate hippocampus. *Hippocampus* 9: 467-480.
- Roscoe,S.N. (1984). Judgments of size and distance with imaging displays. *Hum. Factors* 26: 617-629.
- Rothstein,T.B. and Sacks,J.G. (1972). Defective stereopsis in lesions of the parietal lobe. *Am. J. Ophthalmol.* 73: 281-284.
- Ruddle,R.A., Payne,S.J., and Jones,D.M. (1997). Navigating buildings in 'desk-top' virtual environments: Experimental investigations using extended navigational experience. *Journal of Experimental Psychology: Applied* 3: 143-159.
- Rutschmann,R.M. and Greenlee,M.W. (2004). BOLD response in dorsal areas varies with relative disparity level. *Neuroreport* 15: 615-619.
- Sary,G., Vogels,R., Kovacs,G., and Orban,G.A. (1995). Responses of monkey inferior temporal neurons to luminance-, motion-, and texture-defined gratings. *J. Neurophysiol.* 73: 1341-1354.
- Sary,G., Vogels,R., and Orban,G.A. (1993). Cue-invariant shape selectivity of macaque inferior temporal neurons. *Science* 260: 995-997.

- Scholkopf,B. and Mallot,H.A. (1995). View-based cognitive mapping and path planning. *Adaptive Behavior* 3: 311.
- Shelton,A.L. and McNamara,T.P. (1997). Multiple views of spatial memory. *Psychonomic Bulletin & Review* 4: 102-106.
- Skipper,J.I., Goldin-Meadow,S., Nusbaum,H.C., and Small,S.L. (2007). Speech-associated gestures, Broca's area, and the human mirror system. *Brain Lang* 101: 260-277.
- Snyder,L.H., Grieve,K.L., Brotchie,P., and Andersen,R.A. (1998). Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature* 394: 887-891.
- Spiers,H.J., Burgess,N., Hartley,T., Vargha-Khadem,F., and O'Keefe,J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus* 11: 715-25.
- Stepankova,K., Pastalkova,E., Kalova,E., Kalina,M., and Bures,J. (2003). A battery of tests for quantitative examination of idiothetic and allothetic place navigation modes in humans. *Behav Brain Res* 147: 95-105.
- Taube,J.S., Muller,R.U., and Ranck,J.B., Jr. (1990). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations. *J Neurosci* 10: 436-47.
- Todd,J.T. and Akerstrom,R.A. (1987). Perception of three-dimensional form from patterns of optical texture. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 13: 242-255.
- Tolman,E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychol. Rev.* 56: 144-155.
- Tootell,R.B., Reppas,J.B., Dale,A.M., Look,R.B., Sereno,M.I., Malach,R., Brady,T.J., and Rosen,B.R. (1995). Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature* 375: 139-141.
- Tsao,D.Y., Vanduffel,W., Sasaki,Y., Fize,D., Knutsen,T.A., Mandeville,J.B., Wald,L.L., Dale,A.M., Rosen,B.R., Van,E., Livingstone,M.S., Orban,G.A., and Tootell,R.B. (2003). Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans. *Neuron* 39: 555-568.
- Tsutsui,K., Jiang,M., Yara,K., Sakata,H., and Taira,M. (2001). Integration of perspective and disparity cues in surface-orientation-selective neurons of area CIP. *J. Neurophysiol.* 86: 2856-2867.
- Tsutsui,K., Sakata,H., Naganuma,T., and Taira,M. (2002). Neural correlates for perception of 3D surface orientation from texture gradient. *Science* 298: 409-412.
- Ungerleider,L.G. and Haxby,J.V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* 4: 157-165.
- Vallar,G. (1998). Spatial hemineglect in humans. *Trends Cogn Sci.* 2: 87-97.

Vallar,G., Lobel,E., Galati,G., Berthoz,A., Pizzamiglio,L., and Le,B.D. (1999). A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Exp. Brain Res.* 124: 281-286.

van Veen,H.A.H.C., Distler,H.K., Braun,S.J., and Bulthoff,H.H. (1998). Navigation through a virtual city: using virtual reality technology to study human action and perception. *Future Generation Computer Systems* 14: 231-242.

Waller,D., Hunt,E., and Knapp,D. (1998). The transfer of spatial knowledge in virtual environment training. *Presence: Teleoperator & Virtual Environments* 7: 129-143.

Wang,R. and Spelke,E. (2002). Human spatial representation: insights from animals. *Trends Cogn Sci* 6: 376.

Wexler,M. and Ouarti,N. (2008). Depth affects where we look. *Curr. Biol.* 18: 1872-1876.

Wheatstone, C. Contributions to the Physiology of Vision.

<http://www.stereoscopy.com/library/wheatstone-paper1838.html> 1. 1838.

Ref Type: Electronic Citation

Whishaw,I.Q. (1998). Place learning in hippocampal rats and the path integration hypothesis. *Neurosci Biobehav Rev* 22: 209-20.

Witmer, B. G, Sadowski, and Wallace, J. Nonvisually Guided Locomotion to a Previously Viewed Target in Real and Virtual Environments. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society* 40[3] : 478-488. 1998.

Ref Type: Journal (Full)

Witmer,B.G., Bailey,J.H., Knerr,B.W., and Parsons,K.C. (1996). Virtual spaces and real world places: Transfer of route knowledge. *International Journal of Human-Computer Studies* 45: 144-167.

Witmer, B. G. and Singer, M. J. Measuring Presence in Virtual Environments. 1994. Alexandria, Virginia, US Army Research Institute for the Behavioral and Social Sciences.

Ref Type: Report

Wu,B., Ooi,T.L., and He,Z.J. (2004). Perceiving distance accurately by a directional process of integrating ground information. *Nature* 428: 73-77.

Yacoub,E. and Hu,X. (2001). Detection of the early decrease in fMRI signal in the motor area. *Magn Reson. Med.* 45: 184-190.

Zeki,S., Watson,J.D., Lueck,C.J., Friston,K.J., Kennard,C., and Frackowiak,R.S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J. Neurosci.* 11: 641-649.