

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra fyziologie živočichů a vývojové biologie



Prostorová orientace

Stanislav Kocanda

Bakalářská práce
Praha, 2006

školitel: MUDr. Daniel Klement, Ph.D., FgÚ AV ČR

1. Poděkování

Za obětavou pomoc při psaní práce a poskytnutí literatury bych chtěl poděkovat svému školiteli, MUDr.

Danielovi Klementovi, Ph.D z FgÚ AV v Krči.

2. Prohlášení

Bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně s použitím uvedených literárních pramenů.

3. Obsah

1. PODĚKOVÁNÍ.....	2
2. PROHLÁŠENÍ.....	3
3. OBSAH.....	4
4. ÚVOD.....	5
5. KLASIFIKACE NAVIGAČNÍCH STRATEGIÍ.....	6
6. IDIOTHETICKÁ NAVIGACE.....	9
6.1. Integrace dráhy.....	9
6.2. Navigace praxí.....	12
7. ALLOTHETICKÁ NAVIGACE.....	13
7.1. Dráhová navigace.....	14
7.2. Dráhová navigace s reprezentací směru.....	14
7.3. Navigace vzhledem k referenčním rámcům.....	14
8. EXPERIMENTÁLNÍ PŘÍSTUPY ZKOUMÁNÍ NAVIGACE.....	15
8.1. Komplexní bludiště.....	15
8.2. T-bludiště a Y-bludiště.....	16
8.3. Radiální bludiště.....	16
8.4. Morrisovo vodní bludiště.....	17
8.5. Suchá kruhová aréna.....	18
9. HIPOKAMPUS.....	20
9.1. Anatomie hipokampu.....	21
9.2. Místní buňky.....	22
10. INTEGRACE IDIOTHETICKÉ A ALLOTHETICKÉ NAVIGACE.....	25
11. ZÁVĚR.....	29
12. LITERATURA.....	31

4. Úvod

Schopnost prostorové orientace je jedním ze základních předpokladů pro přežití aktivně se pohybujícího organismu. Živočich v prostoru vymezuje svou polohu vůči svému útočišti, potravním zdrojům, potenciálním nepřítelům nebo případným sexuálními partnerům, a na jeho správném chápání prostorových vztahů mezi objekty v okolním prostoru přímo či nepřímo závisí jeho existence.

V experimentálních podmínkách studujeme schopnost živočichů orientovat se v prostoru pomocí navigačních úloh. Proto budeme v této práci oba pojmy používat ve stejném významu.

Tato práce je literární rešerší, shrnující dosavadní klíčové poznatky týkající se fungování prostorové orientace a jejího neuronálního základu. Po uvedení různých klasifikací typů prostorové orientace se práce detailněji zabývá idiotheticou a allotheticou navigací, jejich vzájemným provázáním, a neuronálním substrátem navigačních dějů.

5. Klasifikace navigačních strategií

Navigaci chápeme jako schopnost plánovat a provádět cílený pohyb z jednoho místa na druhé (Gallistel, 1990). Tento proces vyžaduje mechanismy k určování a rozpoznávání jednotlivých pozic, směrů a vzdáleností. Zvířata v přirozených podmínkách využívají různé navigační strategie. Bylo navrženo několik klasifikací těchto strategií.

O'Keefe a Nadel (1978) rozlišovali **dráhovou navigaci** (*route navigation*) a **mapovou navigaci** (*mapping navigation*). Tato klasifikace je založena na zcela odlišných způsobech vnitřní reprezentace prostoru. Při dráhové navigaci zvíře postupuje podle naučeného seznamu instrukcí, například: „jdi rovně, po sto krocích zatoč vlevo a za prvním domem zahni vpravo“. Tento způsob navigace je charakteristický svou jednoduchou strukturou, zvíře následuje jednotlivé instrukce, pomocí nichž se dostane k cílovému místu (zdroj potravy, hnízdo apod.). Hlavním problémem dráhové navigace je malá odolnost vůči informačnímu šumu a změnám v prostředí. Dráhová navigace je také náchylná k interferencím mezi dvěma drahami, pokud jsou částí obou podobné nebo totožné podněty. Kromě toho seznam instrukcí lze použít pouze k jedinému účelu, tj. dosažení jednoho cílového místa. Instrukční sekvence se v paměti zvířete vytváří postupně častým procházením dráhy. Mapová navigace vyžaduje, aby zvíře mělo vytvořenou reprezentaci prostoru podobnou kartografické mapě, v níž jsou zaneseny orientační body. O'Keefe a Nadel nazvali tuto reprezentaci kognitivní mapou. V takové mapě není apriorně žádný konkrétní objekt cílem, spíše se jedná o podklad, na základě kterého zvíře svůj pohyb plánuje a realizuje podle konkrétního požadavku. Výhodou této strategie je její velká flexibilita a odolnost vůči poškození změnami v prostředí, jejím hlavním úskalím je velká náročnost na výpočetní operace prováděné živočichem během navigace.

Navzdory významnému vlivu na výzkum, klasifikace O'Keefa a Nadel selhává kvůli nemožnosti přímo určit, jaký druh navigace zvíře v daném okamžiku používá. Zda zvíře používá dráhovou nebo mapovou navigaci, usuzujeme na základě podnětů, které zvíře potřebuje k úspěšné navigaci, a na základě behaviorálních odpovědí na tyto podněty. Navíc nám chybí přímé důkazy, že zvířata používají mapovou reprezentaci prostředí tak, jak ji charakterizovali O'Keefe a Nadel (Bennett 1996, Healy a spol. 2003). Je obecně přijímáno, že zvířata disponují reprezentací svého prostředí, která není tvořena pouze sadou asociací podnět-odpověď nebo nějakou jejich jednoduchou kombinací, ale že tato reprezentace je velice komplexní,

víceúrovňová a obsahuje vztahy mezi objekty, jako směry, vzdálenosti apod (Jeffery, 2003; Gallistel, 1990). Pro takovou reprezentaci prostředí je též používán termín **kognitivní mapa** (Gallistel, 1990) a v tomto významu bude používána i dále v této práci.

Další klasifikace jsou založeny buď na stimulech, které zvíře používá při navigaci (Gallistel 1990, Etienne 2003) anebo též na odpovědích na tyto stimuly (Jeffery 2003).

Gallistel (1990) rozděluje navigaci na tzv. **dead reckoning** a **piloting**. Jako dead reckoning označuje orientaci s použitím stimulů generovaných vlastním pohybem organismu, k nimž připojuje podněty z vzdálených těles, jako například Slunce a hvězd, které organismus dokáže zpracovat i s ohledem na jejich pohyb v závislosti na čase a slouží mu jako směrová reference. Pilotingem je pak označována navigace s využitím vnějších orientačních bodů v okolním prostředí organismu, který svou polohu v prostoru určuje vzhledem k nim.

Etienne (2003) též rozlišuje dva druhy navigace – navigace opírající se o stimuly generované pohybem živočicha (**idiothetická navigace**, *navigation based on self-motion stimuli, idiothesis*) a navigace opírající se o vnější orientační body (**allothetická navigace**, *landmark based navigation, allothesis*).

Klasifikace uvedené v Gallistel (1990) a v Etienne (2003) jsou téměř totožné. Výhodou těchto klasifikací je, že v experimentálních podmínkách můžeme manipulovat s prostorovými stimuly, které zvířata vnímají, a díky tomu studovat vlastnosti těchto navigačních strategií a jejich neuronální substrát. Rozdělení na idiothetickou a allothetickou navigaci jsem se rozhodl využít i k popsání prostorové orientace v této práci.

Jeffery (2003) shrnula různé klasifikace a vytvořila sedm typů navigačních strategií (viz. tabulka 1), ale jak sama uvádí, jedná se pouze o teoretickou klasifikaci a které z těchto strategií zvířata skutečně používají, je tématem pro diskusi. Navigační strategie uspořádala podle toho, kolik informace zvířata využívají z orientačních bodů nebo jiných stimulů.

Tabulka 1: Rozdělení navigačních strategií podle Jeffery (2003)

1.	řízené pohyby, nezávislé na vnějších orientačních bodech, pouze s pohybovými podněty
2.	jednoduchý pohyb k nebo od podnětu
3.	jiné pohyby než přibližování nebo vyhýbání se, vedené jedním podnětem (např. „u dubu zatoč vlevo“, „zvol otvor napravo od zápachu“)
4.	egocentrické sledování dráhy (navigace prostřednictvím sekvence podnětů s asociovanými egocentrickými pohyby: např. „jdi přímo podél plotu a u dubu zatoč vlevo“)
5.	allocentrické sledování dráhy (stejně jako výše, ale s přímou nebo nepřímou reprezentací kompasového směřování spolu s každým podnětem, takže zvíře by mělo zatáčet spíše „směrem k plotu“ nebo „na sever“ raději než „vlevo“)
6.	pohyby ve známém prostředí (nebo jeho části) vedené prostorovými poli známých podnětů
7.	navigace mezi jednotlivými částmi prostředí s použitím uložených informací o sdílených orientačních bodech

6. Idiothetická navigace

Idiothetickou navigací rozumíme strategii, při které organismus používá ke své orientaci pouze prostorové informace, které přímo vycházejí z jeho vlastního pohybu a změn jeho polohy. Mezi hlavní podněty sloužící k orientaci zvířete patří jednak podněty vnímané zvířetem pomocí vestibulárních orgánů, signalizujících především úhlová a lineární zrychlení, dále podněty ze svalových, šlachových a kloubních proprioreceptorů, zrakové podněty ve smyslu optického toku a také kopie pohybových příkazů vznikající v centrálním nervovém systému. Z hlediska informačního významu vstupních dat můžeme rozlišit idiothezi *substrátovou* a *inerciální*. Inerciální idiothese informuje organismus o úhlových a lineárních zrychleních (vestibulární polokruhovitě chodby a otolitické receptory), zatímco substrátová idiothese zpracovává informace z proprioreceptorů a eferentních motorických příkazů a informuje subjekt o jeho vlastním pohybu vzhledem k substrátu (zemi, vodě).

V experimentálních podmínkách byly studovány dva typy idiothetické navigace – navigace založená na integraci dráhy a takzvaná navigace praxí (Klement, 2005).

6.1. Integrace dráhy

Integrací dráhy rozumíme proces zaznamenávání informace generované během aktivního a pasivního pohybu subjektu a integrování této informace s cílem obdržet výsledný vektor (*homing vector*), který subjekt zavede z kteréhokoliv místa přímo zpět na výchozí místo jeho explorační trajektorie (Jeffery, 2003, Etienne a Jeffery, 2004). Díky tomu, že odhady velikostí lineárních a rotačních segmentů zakřivené trajektorie jsou náchylné k náhodné chybě, dochází během procesu integrace dráhy ke kumulaci chyby (Etienne a kol., 1988).

Nejjednodušším příkladem procesu integrace dráhy je návratové chování k výchozímu bodu trajektorie. Živočichové jsou schopni se bez jakýchkoliv vnějších orientačních podnětů vrátit do výchozího bodu své cesty po přímé spojnici. Během uplynulých desetiletí byla integrace dráhy prokázána u mravenců (Jander, 1963), pavouků, *Agelena labyrinthica* (Mittelstaedt, 1985), pískomilů, *Meriones unguiculatus* (Mittelstaedt a Mittelstaedt, 1980, Mittelstaedt a Glasauer, 1991), myši domácích, *Mus musculus* (Alyan a Jander, 1994),

potkanů *Rattus norvegicus* (Tolman, 1948, Alyan a McNaughton, 1999, Whishaw a Maaswinkel 1998), psů, *Canis domesticus*, a u primátů, včetně člověka (Gaffan, 1998).

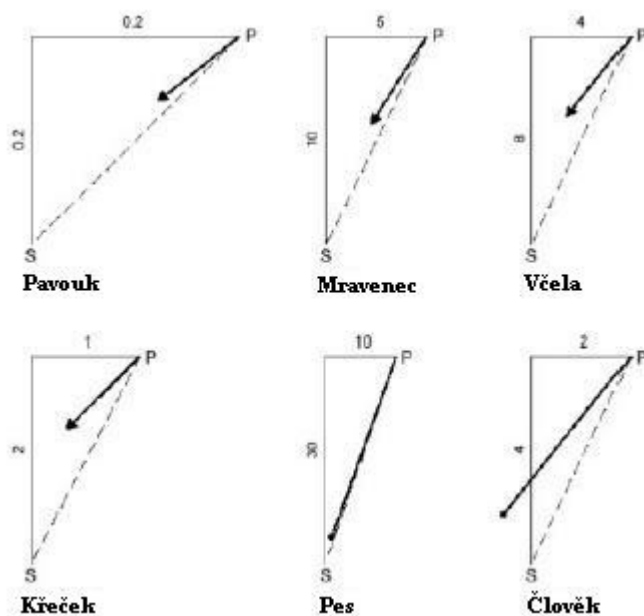
Strategie zpracování vstupní informace

Aby byl pokusný objekt schopný aktualizovat svou pozici (nebo poziční vektor) na základě pohybových podnětů, musí průběžně shromažďovat informace o tom jak daleko a v jakém směru se pohyboval. Informace o posunech a rotacích tedy musí být stále zaznamenávána a kombinována.

Podle matematické formulace procesu integrace dráhy je lineární integrál úhlové složky prováděn vzhledem k současné dráze a poskytuje momentální souřadnice vzhledem k zvolenému referenčnímu rámci. Mittelstaedt a Mittelstaedt (1982) navrhli, že zvířata aktualizují svou pozici v Kartézském souřadném systému, kde nervový systém rozkládá každou rotaci do dvou ortogonálních (sinus a cosinus) složek a integruje tyto složky přes celou dráhu. Nepředpokládá se, že nervový systém bezobratlých a obratlovců může provádět přímé trigonometrické operace. Kombinování směru a vzdálenosti k poskytnutí vektoru tedy znamená, že zde dochází ke zpracování informace, které je s trigonometrií isomorfní (Gallistel, 1990), ale ne nutně identické.

Měření rotací a posunů je nevyhnutelně doprovázeno chybami, obzvláště když jsou rotace odhadovány bez pomoci vnějšího srovnání (Benhamou a kol., 1990). Nadto, protože je integrace dráhy přírůstkově rekurzivní proces, ve kterém jsou změny v současném odhadu pozice přičteny k pozičnímu vektoru v předchozím kroku, jsou tyto chyby nutně kumulativní (Etienne a kol. 1988) Benhamou a kol. (1990) proto při modelování integrace dráhy k svému trigonometrickému modelu přidali přímou reprezentaci Gaussovského šumu.

Müller a Wehner (1988) zdůraznili, že směr návratu do výchozí pozice u mravenců i jiných druhů je ovlivněn systematickou „vnitřní“ chybou (obr. 1), a konstatovali, že takové pozorování nemůže být vysvětleno pouze Gaussovským šumem, ale že to ukazuje, že algoritmus pro výpočet pozice je spíše přibližný, než přesný.



Obr. 1: Systematická chyba integrace dráhy u bezobratlých a savců

Všechny druhy se pohybovaly po dráze tvaru L ze svého útočiště nebo arbitrárního výchozího bodu S do bodu P, a poté se pokusily vrátit do výchozího bodu.

Během pohybu byli pavouci (Goerner, 1958), křečci (Séguinot et al., 1993), a lidé (Loomis et al., 1999) zbaveni všech zrakových, zvukových, čichových i dotykových informací z prostředí, zatímco mravenci (Muller and Wehner, 1988) a včely (Lindauer, 1963) mohly používat slunce jako směrovou referenci. Psi (Séguinot et al., 1998) byli oslepeni a byla jim nasazena sluchátka během pohybu z výchozí pozice, ale nikoliv během návratu a nemohly spoléhat na čichové podněty. Tučně zvýrazněná šipka zobrazuje směr návratu do bodu S když byl subjekt při návratu ve standardní vzdálenosti od výchozího bodu. (U včel je tento směr odhadován z osy jejich tance). Tučné čáry s tečkou na konci znázorňují

návratový vektor. Presentace některých dat byla upravena.

(z Etienne, A.S., Jeffery, K.J., (2004) Path Integration in Mammals, *Hippocampus* 14, s. 185)

Pozorování mohou znamenat vodítko k odpovědi, jak zvířata vypočítávají směr a vzdálenost. Obrázek 2 ilustruje vnitřní chybu, která se u obratlovců stejně jako u bezobratlých objevuje při pohybu po dráze tvaru L. Udivující podobnost této chyby napříč nepříbuzných druhů naznačuje, že se stejně přibližný algoritmus integrace dráhy (ale obecně účinný) vyvinul na odlišné fylogenetické úrovni. Systematická chyba může být adaptivní protože vede zpět na začátek cesty, kde zvíře může rozpoznat známé orientační body (Wehner a Wehner, 1990). Obecná platnost těchto modelů ale zůstává otázkou. Model například selhává při popisu návratových drah křečků po absolvování složitějších cest začínajících smyčkou kolem výchozího místa (Séguinot a kol., 1993; Maurer a Séguinot, 1995).

Vektorové sčítání dovoluje organismu nejen návrat domů, ale také návrat k výhodnému místu se zdroji. Zvířata vyhledávající potravu v okolí svého hnízda, například včely (von Frisch, 1967; Collett a Collett, 2000) a křečci (Etienne a kol., 1998) ukládají vektory hnízdo-potravní cíl do dlouhodobé paměti. Tak mohou cestovat mezi hnízdem a každým takovým místem se zdroji potravy po přímých drahách nebo přes četné objížděky, bez pomoci vnějších podnětů (s výjimkou některých experimentů zvláště u hmyzu, kde byla ponechána směrová reference v podobě slunce či podobných podnětů). Se spolehnutím se pouze na mechanismus integrace dráhy pravděpodobně odečítají průběžnou složku (krátkodobého) vektoru hnízdo-současná pozice od (dlouhodobého) vektoru hnízdo-potravní cíl až do dosažení nulového vektoru, tedy dokud nedosáhnou cíle. Podobně, když je psům ukázána poloha návnady ve velmi symetrickém prostředí,

jsou jim zavázány oči a nasazeny sluchátka během průchodu na opačnou stranu testovacího prostoru a poté jsou vypuštěni, aby našli návnadu (silně zamaskovanou), tak ji jednoznačně úmyslně naleznou v 90% pokusů (Cattet a Etienne, v tisku). Tyto zdánlivě úžasné výsledky závisejí na rigidních výpočetních pravidlech. Například ani mravenci (Wehner a Menzel, 1990) ani křečci (J. Georgakopoulos, v přípravě) nemohou postupovat přímo z jednoho zdroje potravy k druhému výběrem příslušných dlouhodobých vektorů a jejich kombinací v jiný. Navigace, která zahrnuje volnou kombinaci cílových vektorů, byla dosud předvedena pouze u lidí (Landau a kol., 1984).

6.2. Navigace praxí

Pod pojmem navigace praxí (*praxis navigation*) rozumíme strategii, která využívá pečlivě naučených sekvencí motorických úkonů, která je při řešení navigační úlohy postupně prováděna bez nutnosti mít k dispozici nějaké vnější referenční body.

Dokladem existence tohoto typu navigační strategie jsou experimenty v tzv. **komplexních bludištích** (*complex maze*) (Carr a Watson, 1908; Dennis, 1932; Stolz a Lott 1964). V těchto bludištích byli potkani trénováni běhat co nejrychleji a bez vstupování do slepých chodeb. Po určité době experimentátoři odebrali některé části bludiště tak, že došlo ke zkrácení některých chodeb. V prvních několika pokusech se trénovaní potkani nedokázali vyrovnat s nově nastavenou situací a v místě zkrácení naráželi do stěny na konci chodby, někdy dokonce tak tvrdě, že se jejich tělo rozpláclo a zůstali na okamžik omráčeni. Po několika pokusech se potkani začali v bludišti pohybovat opatrněji a zkoumali své okolí (Carr a Watson, 1908). V jiné studii (Dennis, 1932) potkani opouštěli bludiště, pokud zkrácená chodba ústila do otevřeného prostoru. Stolz a Lott (1964) naučili potkany běhat bludištěm pro malý kousek potravy na konci chodby. V okamžiku, kdy experimentátoři potravu umístili doprostřed chodby, jí potkan přeběhl ve více než dvaceti případech, než se mu podařilo jí sebrat.

Ve všech výše uvedených experimentech, ačkoliv měla pokusná zvířata k dispozici normální vizuální kontrolu svého pohybu, ignorovala stěny, otevřená prostranství, případně potravu během provádění svých naučených pohybových sekvencí.

7. Allothetická navigace

Allothetickou navigací rozumíme strategii, při které se organismus řídí prostřednictvím vnějších orientačních bodů. Vnějším orientačním bodem v takovém případě rozumíme jakýkoliv podnět, který je v prostoru vázán na nějaké konkrétní místo a není závislý na aktuální činnosti, kterou zvíře vykonává. Může jít o podněty vizuální (významné objekty viditelné v okolí zvířete), akustické (pokud je zdroj zvuku stabilní v prostoru, například šumění řeky), olfaktorické (pachové označení některých míst zvířetem samotným nebo i pachy pocházející z jiných zdrojů, jsou-li prostorově stabilní), taktilní (dotykové) nebo i jakékoliv jiné podněty, které je zvíře schopné vnímat (magnetické pole Země, vzorce polarizace slunečního světla, hvězdná obloha a podobně).

Základním požadavkem na orientační bod, použitelný pro zvíře k úspěšné navigaci, je jeho stabilita vzhledem k prostředí. V případě, že by takový objekt za určitých okolností měnil svou polohu, aniž by zvíře bylo schopno takovou změnu nějakým způsobem předpokládat nebo kompenzovat, nemohlo by se podle něj dostatečně spolehlivě orientovat. V některých případech je možné, že k allothetické navigaci slouží i objekty, které se v prostoru pohybují, jde především o nebeská tělesa, tedy Slunce a hvězdnou oblohu. V případě pohybu omezeného v čase lze tyto objekty z tohoto hlediska považovat za nehybné a s úspěchem je využít k orientaci, v případě déle trvajících pohybů, ve kterém se již projeví jejich pohyb, je nutné, aby organismus tuto pohybovou složku kompenzoval. To je možné především díky tomu, že takový pohyb je jednoduše predikovatelný a jeho charakteristika se nemění.

Na základě toho, jakým způsobem zvíře zpracovává informace o poloze vnějších orientačních bodů, můžeme rozlišit tři základní principy fungování allothetické orientace (Klement, 2005). První je dráhová navigace (navigační strategie 2-4 v klasifikaci podle Jeffery), druhá je dráhová navigace s reprezentací směru (navigační strategie 5 v klasifikaci podle Jeffery) a třetí je navigace vzhledem k referenčním rámcům (navigační strategie 6 v klasifikaci podle Jeffery).

7.1. Dráhová navigace

Tento způsob navigace je založený na postupném realizování sekvencí stimulus-odpověď (podobně jako u navigace praxí, viz. kapitola 2), přičemž podnětem je zde kterýkoliv vnější orientační bod. Tento způsob navigace se od své idiothetické verze odlišuje především tím, že ke svému správnému fungování vyžaduje externí stimul.

7.2. Dráhová navigace s reprezentací směru

Na rozdíl od předchozí, tento typ navigace vyžaduje znalost referenčního směru, pro vykonání allocentrické odpovědi na daný stimulus. Takovou směrovou informaci ve většině případů poskytují vzdálené orientační body, jejichž pozice vůči subjektu se při pohybu prakticky nemění, například Slunce, hvězdy nebo vzdálená pohoří (Santschi 1911, Kramer 1951, review viz. Wehner a Srinivasan 2003), nebo vnitřní reprezentace směru (Gallistel, 1990).

7.3. Navigace vzhledem k referenčním rámcům

Tato strategie je nejkompexnějším navigačním úkolem, který vyžaduje vysokou výpočetní kapacitu zvířecího navigačního aparátu. Zvíře řídící se touto strategií shromažďuje informace o poloze všech podstatných podnětů ve svém prostředí a svou vlastní polohu vypočítává z konfigurace vjemů aktuálních poloh jednotlivých podnětů na základě měření jejich vzájemných lineárních a úhlových vzdáleností. Zvíře takto určuje svou pozici vzhledem k **referenčnímu rámcu** danému určitou skupinou orientačních bodů. V přirozeném prostředí můžeme rozlišovat několik různých referenčních rámců – například referenční rámec nejbližších orientačních bodů, referenční rámec vzdálenějších orientačních bodů, referenční rámec nebeských těles, v experimentálních podmínkách například referenční rámec pokusné arény nebo referenční rámec experimentální laboratoře, ve které pokus probíhá.

8. Experimentální přístupy zkoumání navigace

Za účelem pochopení fungování zvířecího navigačního aparátu bylo navrženo mnoho pokusných uspořádání. Vzhledem k tomu, že se výzkum donedávna soustředil především na allothetickou orientaci, je většina klíčových pokusů zároveň dobrým příkladem jejího fungování. V případě idiothetické navigace je hlavním problémem zajistit, aby zvíře při pohybu nepoužívalo žádné externí stimuly o své poloze. K tomu se používají tři metody. První, maskování, spočívá v odstranění nebo zakrytí všech potenciálních podnětů z bezprostřední blízkosti i ze vzdáleného prostředí, včetně směrové informace z magnetického pole Země (Etienne a kol. 1986). Druhá metoda spočívá v nastavení vnějších podnětů a integrace dráhy do dvojnásobného (Etienne a kol. 1986, 1988) nebo trojnásobného (Etienne a kol. 1990) vzájemného konfliktu. Pokud se v takové situaci zvíře spoléhá na podněty generované svým vlastním pohybem, mělo by je upřednostnit před allothetickými podněty. Třetí metoda spočívá v manipulaci se vstupy do systému integrace dráhy a pozorování odpovídajících změn v chování a neuronové aktivitě.

V této části uvedu nejdůležitější experimentální přístupy zkoumání prostorové orientace, které měly zásadní význam pro pochopení jejího fungování.

8.1. Komplexní bludiště

Komplexní bludiště bylo dlouhou dobu významnou součástí výzkumu. Jde o různě složitý systém větvených chodeb, z nichž pouze jedna varianta průchodu vede k cíli. V těchto bludištích je úkolem pokusného zvířete najít cestu od startu k cíli, tj. zapamatovat si, jakým směrem se vydat v každém místě větvení trasy. Hlavním problémem používání tohoto experimentálního zařízení je nemožnost přesně určit, jaký typ strategie zvíře používá k vyřešení daného úkolu. Jeden potkan například může úkol řešit jako sekvenci pohybů těla (viz. navigace praxí, kapitola 3), jiný si může pamatovat obecný směr k cíli, zatímco další může využít pachovou stopu, zanechanou z předchozího pokusu. Navíc se výsledky z komplexních bludišť obtížně interpretují. Z tohoto důvodu se tato bludiště přestala používat, s výjimkou tzv. Hebb-Williamsova bludiště, které se stále často používá při studiu paměti, protože může být ze dne na den pozměněno (Jeffery, 2003).

8.2.T-bludiště a Y-bludiště

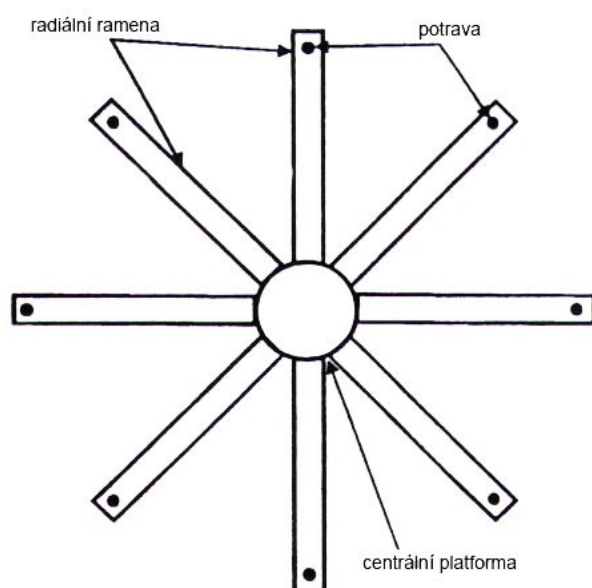
T-bludiště případně Y-bludiště vycházejí z komplexního bludiště a jsou de facto jeho fragmenty, vzniklými v důsledku snahy redukovat a izolovat subkomponenty prostorové paměti. Experimentátoři doufali, že studováním řešení problému v jednodušších tvarech, jako jsou tyto, se jim podaří odpovědět na otázky řešení problému ve velkých bludištích.

Obvyklá úloha v T-bludišti se nazývá **alternace** a zabývá se přirozenou tendencí potkanů zkoumat nová dosud nenavštívená místa. V takovém pokusu je zvíře umístěno do startovacího ramene a pohybuje se směrem ke „křižovatce“, na které se musí rozhodnout, zda zahne doleva či doprava. Na konci ramene získává potravu. Při opakování tohoto pokusu tento potkan musí navštívit opačné rameno, než to, které zvolil poprvé, aby byl odměněn potravou. Tímto způsobem se testuje pracovní paměť (dočasná paměť pro aktuální stav proměnných aspektů úkolu), protože si potkan musí pamatovat, které rameno navštívil v předchozím testu.

Y-bludiště je podobné jako T bludiště s výjimkou toho, že má třístrannou rotační symetrii a je koncepčně podobné radiálním bludištím (viz. dále).

Tato tříramenná bludiště jsou velmi užitečná při testování prostorového chování, ale není dosud přesně známo, jak zvířata zadané úkoly řeší, případně zda je všechny řeší stejným způsobem (Jeffery, 2003).

8.3.Radiální bludiště



Obr. 2: Schematické znázornění radiálního bludiště

Bludiště je umístěno v místnosti obsahující různé orientační body. Potkan je trénován nalézt rameno obsahující potravu a navštěvovat postupně další ramena. Pokud je testována pracovní paměť, všechna ramena obsahují potravu a potkani by měli postupně všechna navštívit, avšak vyhnout se znovunavštívení již prázdného ramene. V testu referenční paměti je vždy naplněna jen polovina ramen a potkan si má zapamatovat, která to jsou.

(z Stuchlík, A. (2003) *Prostor a prostorová orientace*, Čs. Fyziol., 52, s. 29)

Radiální bludiště (obr. 2) bylo navrženo jako paradigma pro testování prostorové paměti hlodavců v sedmdesátých letech dvacátého století. Bylo sestrojeno pro testování různých forem paměti za použití vizuálních a jiných sensorických (taktilních a čichových) orientačních bodů. Typicky se bludiště skládá z centrální kruhové platformy, ke které je připojeno několik radiálních ramen. Počet ramen je zpravidla osm (*eight-arm maze*), ačkoliv čtyřramenná (*plus maze*) či dvanáctiramenná bludiště jsou také používána. V typických testech jsou potravně deprivovaní potkani pokládáni na centrální platformu a je jim dovoleno navštěvovat jednotlivá ramena, na jejichž konci je potravní odměna (peleta). Po zkonsumování odměny se zvířata vrací na centrální platformu a mohou si vybrat jiné rameno do kterého vstoupí. Pokud je testována pracovní paměť, obsahují na začátku každého sezení všechna ramena potravu a optimálním řešením pro potkana je navštívit postupně všechna ramena a vyhnout se opakované návštěvě ramene, které již bylo předtím navštíveno, a je tudíž prázdné. Podobná situace se v přírodě vyskytuje například u kolibříků, kteří navštěvují jednotlivé květy zhruba v půlhodinových intervalech, což je doba, po které se v nich znovu vytvoří nektar. Radiální bludiště může být rovněž využito pro testování dlouhodobé (referenční) paměti, např. tím způsobem, že jsou konstantně po řadu sezení potravou naplněna jen určitá ramena a zvíře má za úkol navštěvovat jen ramena obsahující potravu a vyhnout se navštěvování prázdných ramen. Úloha může být rovněž modifikována, pokud se týče orientačních bodů, např. zatemněním místnosti s arénou, vložením umělých čichových stimulů apod. Nedávno bylo dokonce navrženo veliké radiální bludiště pro mezidruhové komparativní studie (Lipp a kol., 2001). Výzkumníci zde testovali orientaci potkanů (*Rattus norvegicus*), ježků (*Erinaceus europaeus*), vran (*Corvus corone cornix*) i kuřat (*Gallus domesticus*).

8.4. Morrisovo vodní bludiště

Morrisovo vodní bludiště je významným nástrojem, který výrazně přispěl ke studiu prostorové orientace (Morris, 1981). Jde o kruhový bazén naplněný vodou, zakalenou například latexovou barvou, ve kterém je umístěna malá kruhovitá platforma, která je zpravidla lokalizovaná ve středu jednoho z kvadrantů bazénu. Platforma může být buď zanořena těsně pod hladinou a tudíž neviditelná ani jinak přímo vnímatelná, dokud k ní plovoucí zvíře samo nedorazí (navigace ke skrytému cíli) nebo pozice platformy může být označena vizuálním podnětem. Běžní pokusní potkani se velice rychle naučí plavat přímo jak ke o označené tak i ke skryté platformě z jakéhokoliv výchozího místa v bazénu (Morris, 1981; Brandeis a kol., 1989). Přesnost směřování takového (únikového) chování naznačuje, že potkani při něm k určení své polohy využívají

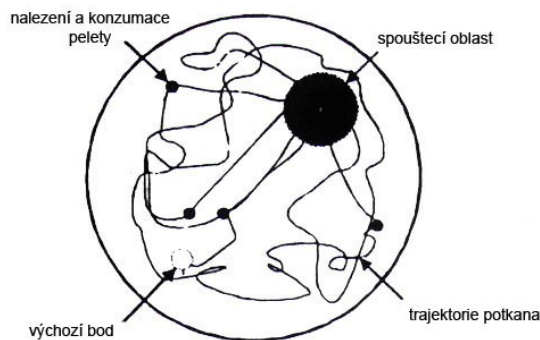
vzdálených orientačních bodů. Účinnost takového chování se měří několika způsoby: zpožděním, za jaké potkan dosáhne platformy, měřením dráhy, kterou potkan urazí, případně prostřednictvím distribuce času a dráhy mezi jednotlivé kvadranty bazénu během pokusů, ve kterých je platforma z bazénu odebrána, nebo v reverzních pokusech, ve kterých je přesunuta do jiného kvadrantu. V typickém tréninku jsou potkani vypouštěni z 4 nebo 8 startovacích míst na okraji arény s úkolem najít skrytou platformu umístěnou v centru jednoho z kvadrantů. V prověřovacích pokusech s odstraněnou platformou, které tento trénink následují, se sleduje, zda a jakým způsobem potkani platformu vyhledávají.

Modifikací předchozí úlohy, kterou představili Burešová, Krekule, Zahálka a Bureš (1985), je nahrazení pevné platformy platformou, u níž lze kontrolovat její výšku (tzv. platforma „na požádání“) za účelem zabránění nalezení tohoto skrytého cíle náhodou. Tato platforma se zdvihne teprve poté co zvíře v cílové oblasti setrvá po stanovený čas. Burešová a kol. konstatovali že k úspěšnému řešení této úlohy je nutná přesná lokalizace cíle na otevřeném prostranství a je tedy velmi vhodná k výzkumu jemných struktur kognitivních map a jejich změn vyvolaných nejrůznějšími zásahy.

8.5. Suchá kruhová aréna

Poměrně účinným nástrojem zkoumání prostorové orientace může být i jednoduchá kruhová aréna, po které se na rozdíl od komplexních, radiálních i T-bludišť zvíře může pohybovat libovolným směrem.

Nejjednodušší úlohou na kruhové aréně je prosté sbírání potravinových pelet. Tato úloha nevyžaduje navigaci, lze ji však modifikovat tak, že pelety nepadají do arény v konstantních intervalech, ale pouze pokud potkan navštíví určité definované místo v aréně - tzv. spouštěcí místo. Trajektorie dobře trénovaného potkana se zpravidla skládá z částí, kdy potkan po zkonsumování předešlé pelety běží přímočaře na spouštěcí místo, a z částí, kdy dopadlou potravu hledá. Tato modifikace se nazývá **preference místa** (Rossier a kol., 2000).



Obr. 3: Schematické znázornění úlohy preference místa

Potkan je vypuštěn na protilehlém místě, než je spouštěcí oblast. Pelety dopadají na různá místa arény, kdykoliv potkan vstoupí do spouštěcí oblasti. Trajektorie zvířete je pak složena ze střídajících se úseků náhodného hledání a přímých úseků směrem ke spouštěcímu místu

Jiné úlohy prováděné na kruhové aréně testují schopnost zvířat vrátit se do výchozího bodu, hnízdního boxu, umístěného buď na straně nebo pod povrchem arény.

Ve výzkumu mechanismů prostorového chování je také možné použít behaviorální metody založené na negativní (averzivní) motivaci subjektu. Novou metodou použitelnou pro výzkum allothetické prostorové orientace je úloha **aktivního vyhýbání se místu** (Cimadevilla a kol., 2000; Fenton a Bureš, 2003). Je postavena tak, že potkan se musí aktivně pohybovat, aby se vyhnul potrestání. Na kruhovitě otáčející se aréně je vymezena zakázaná oblast, která je definována v souřadnicovém systému místnosti. Po vstupu do této oblasti je zvíře potrestáno mírným elektrickým šokem. Pokud by se potkan aktivně nepohyboval, byl by opakovaně zavážen do zakázané oblasti postupným otáčením arény. Zvíře se však brzy naučí aktivně se pohybovat proti směru rotace a kompenzovat tak pasivní pohyb daný otáčející se arénou. Úloha aktivního vyhýbání se místu se používá ve dvou modifikacích: 1. Potkani jsou položeni na rotující arénu a mají za úkol se pouze vyhýbat zakázané oblasti definované buď v souřadnicích místnosti nebo arény. 2. Potkani mají za úkol se současně vyhýbat dvěma zakázaným oblastem, z nichž jedna je definovaná vzhledem k místnosti a druhá vzhledem k rotující aréně. Tato varianta se označuje jako **úloha dvojitého se vyhýbání místu** (*double place avoidance*).

9. Hipokampus

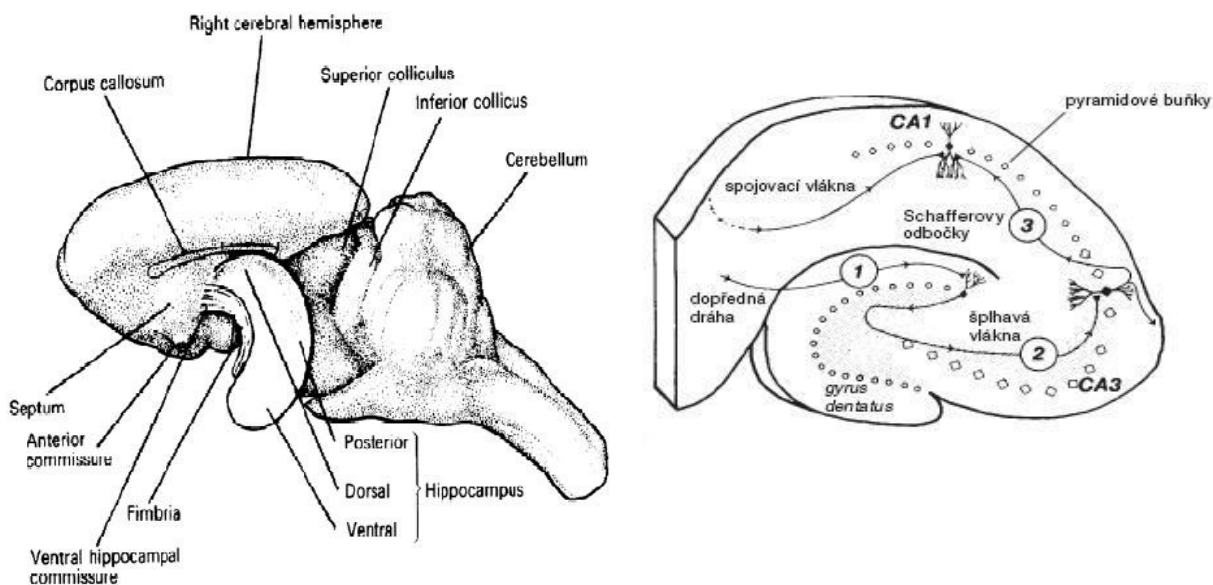
Důležitou úlohu při navigaci podle referenčních rámců hraje hipokampální formace. Bylo ukázáno, že potkani s ireverzibilní lézí dorzálního hipokampu nejsou schopni nalézt platformu ve vodním bludišti, pokud jsou vypouštěni z různých míst na jeho okraji (Morris a kol., 1981). Bylo rovněž experimentálně doloženo, že léze dorzálního a ventrálního hipokampu mají odlišný vliv na navigaci ke skrytému cíli ve vodním bludišti (Moser a kol., 1993). Léze dorzální části *cornu ammonis* (část hipokampální formace) výrazně poškozuje schopnost allothetické navigace, zatímco vliv objemově shodných lézí ventrálního hipokampu nikoliv. Studie rovněž ukázala, že pokud nepřekročí objem léze hipokampu 20%, není deficit v allothetické prostorové orientaci detekovatelný.

Existují také autoři podporující hypotézu, že hipokampus implementuje syntézu a integraci prostorových, časových, a emočních signálů, aby vytvořil mapu obecně komplexnějšího charakteru, jejíž výstup může být použit subjektem pro výběr konkrétních vzorců chování odpovídajícího dané situaci a kontextu (přehled viz Eichenbaum a kol., 1999).

Hipokampální formace se zdá být strukturou důležitou i pro idiothetickou navigaci, ale které subregiony hipokampální formace jsou skutečně klíčové pro samotnou idiothesi, je stále předmětem debat. McNaughton (1996) navrhl (na základě studia místních buněk), že hipokampus funguje jako předem nastavená matrice, která provádí idiothetické kalkulace, a ke které jsou informace o alothetických orientačních bodech připojovány asociativním učením. Později bylo ukázáno, že potkani s lézí fimbrie-fornixu mají deficit v orientaci při úloze, kdy explorigují podél uměle navoněné niti a poté se mají za úkol vrátit přímou cestou na výchozí bod jejich trajektorie (Whishaw a Maaswinkel, 1998). To naznačuje, že hipokampus je nezbytný pro integraci dráhy. Na druhou stranu Alyan a McNaughton (1999) provedli na potkanech kompletní excitotoxické léze hipokampu pomocí sofistikované procedury zahrnující více než 20 stereotaktických mikroinjekcí kyseliny ibotenové a nezjistili žádný deficit v idiothetické úloze, kdy se potkani měli podhrabat mezi dvěma boxy, za použití nejkratší možné spojnice, kdy veškeré allothetické orientační body byly pro orientaci zcela irelevantní.

9.1. Anatomie hipokampu

Hipokampus u potkana má měsíčekovitý tvar a zaujímá velkou část předního mozku (viz obr. 4 vlevo). Pro popisné účely může být rozdělen na dorzální část, ležící hned za *septem*, posteriorní část, ve které se začíná ventrálně a laterálně ohýbat, a ventrální část ležící v temporální oblasti mozku. Hipokampová formace se skládá z *gyrus dentatus*, oblastí CA1 až CA4 a subicula (viz. obr. 4 vpravo) (O'Keefe a Nadel, 1978).



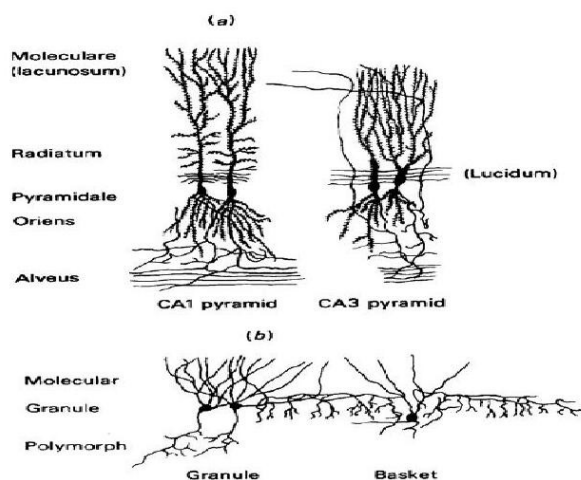
Obr. 4: Anatomie hipokampu

Vlevo: Nákres hipokampu potkana. (z O'Keefe a Nadel (1978) *Hippocampus as a cognitive map*, Clarendon Press, Oxford, s. 103) Vpravo: Schematický diagram příčného řezu hipokampem zobrazující dopřednou dráhu (1), která končí synapsí na granulórních buňkách *gyrus dentatus*; šplhavá vlákna (2) tvořící spoj na pyramidové buňky (P) v oblasti CA3; a Schafferovy odbočky (3), které spojují oblast CA3 s oblastí CA1. Spojovací (komisurální) vlákna představují další vstup do oblasti CA1. (z Shepherd, M. (1990) *The synaptic organization of the brain*, Oxford University Press)

Klasický třísynaptický okruh tvoří dopředná dráha, která začíná v čichové oblasti mozkové kůry a propojuje hlavní části hipokampové formace. První spoj třísynaptického okruhu začíná v mozkové kůře a končí synapsí na granulórních buňkách *gyrus dentatus*. Druhý spoj je tvořen axony granulórních buněk (tzv. šplhavými vlákny), které mají zakončení na pyramidových neuronech v oblasti CA3. Axony CA3 pyramidových neuronů (Schafferovy odbočky) pak představují třetí spoj v okruhu a končí synapsí na pyramidových neuronech oblasti CA1. Tento klasický model hipokampového okruhu byl doplněn nálezem vláken vedoucích z oblasti CA1 do subikula a kůry, která de facto uzavírají smyčku okruhu a axony .

V hipokampu jsou buněčná těla velkých neuronů seskupena do jedné vrstvy. Jsou to obří pyramidové neurony oblasti CA3, menší pyramidy CA1 a granulórní buňky v *fascia dentata*. Příklady těchto neuronů

jsou znázorněny na obrázku 5. Zde můžeme vidět, že pyramidové neurony mají *apikální* i *basální dendrity*, zatímco granulární buňky mají dendrity pouze apikální (O'Keefe a Nadel, 1978).



Obr. 5: Pyramidové buňky

Příklady pyramidových buněk z CA1 a CA3s. (Podle Cajala 1911, obr. 475). (b) Příklady granulárních buněk. (Podle Lorente de No 1934, obr. 10.) (z O'Keefe a Nadel (1978) *Hippocampus as a cognitive map*, Clarendon Press, Oxford, s. 103)

9.2. Místní buňky

Hypotéza, že hipokampus je klíčovou strukturou v prostorové orientaci, byla podpořena objevem **místních buněk** (*place cells*) (O'Keefe a Dostrovsky, 1971), excitačních pyramidálních neuronů v oblastech CA1-CA3 hipokampu. Tyto buňky generují akční potenciály, pokud se zvíře nachází v určitém specifickém místě arény, zvaném aktivní pole (*firing field*). Aktivita těchto neuronů prakticky mizí v jiných částech experimentálního prostředí. Většina záznamů místních buněk byla prováděna v dorzálním hipokampu. V současnosti byly místní buňky nalezeny také ve ventrálním (temporálním) hipokampu, což naznačuje, že se hipokampus na mapovacích procesech podílí jako celek (Poucet a kol., 1994; Jung a kol., 1994). Neurony s podobnými vlastnostmi jako místní buňky byly nalezeny i v dalších částech hipokampální formace.

Ve stabilním prostředí má každá místní buňka stabilní pole. Centra polí jsou víceméně rovnoměrně rozmístěna po povrchu arény (Muller a kol., 1987), ačkoliv u nich byla zjištěna tendence vyskytovat se ve zvýšené míře poblíž stěn (Hetherington a Shapiro, 1997). Také je zřejmá tendence výskytu poblíž významných stimulů na stěně arény (Hetherington a Shapiro, 1997; Fenton a Muller, 1996, Soc. Neurosci., abstrakt).

Jedním z vysvětlení omezení buněčné aktivity na aktivní pole je, že se váže na určité chování, které je nějakým způsobem spojeno s daným místem. Tato hypotéza byla zamítnuta. Měření aktivity byla totiž

prováděna na dobře trénovaném hladovém potkanovi, který vyhledával potravinové pelety na celém povrchu arény a jeho chování bylo v čase přibližně konstantní (Bostock a kol., 1991).

Poměrně striktní mapování míst v prostředí do aktivit místních buněk vede k poměrně přirozené otázce, zda tento vztah funguje i v inverzním směru: může být místo přesně určeno ze současného pálení (= generování akčních potenciálů) více místních buněk? Intuitivně lze odpovědět, že ano. Pálení jediné buňky je nedostatečné pro přesnou lokalizaci zvířete, ale pálení mnoha buněk může signalizovat umístění s velkou přesností. Buňky s centry aktivních polí na aktuální pozici pálí s nejvyšší frekvencí, zatímco buňky s centry vzdálenějšími pálí s klesající frekvencí. Pozice tak může být vypočtena jako průměrná pozice center aktivních polí pálících buněk vážená frekvencí aktivity dané buňky (across-cell hypotéza) (Muller a kol., 1987; O'Keefe, 1991; Wilson a McNaughton, 1993).

Jedním z problémů across-cell hypotézy jsou časové vlastnosti aktivity místních buněk. Aktivita v časových krocích nemůže být totiž přesně předpovězena z časově zprůměrované distribuce pálení. Počet akčních potenciálů pálených individuální místní buňkou je extrémně variabilní. Je možné, že místní buňka s robustním aktivním polem bude zcela nečinná, dokonce i když potkan projde přímo středem aktivního pole (Fenton a Muller, 1995). Časová variabilita může znamenat, že buňky mají k dispozici dosud nezjištěný přídavný informační signál kromě signálu pozičního. Variabilita také ukazuje, že tyto buňky nejsou ovládaný hladkými součtovými efekty mnoha malých depolarizací. Aktivita místních buněk je spíše způsobena synchronními páleními spolu s určitou sadou vstupů každé pyramidální buňky.

Směrové vlastnosti místních buněk

Ve válcových arénách je aktivita místních buněk víceméně závislá pouze na pozici, ve které se potkan v daném okamžiku nachází a nezávisí na směru, ve kterém je hlava potkana natočena. Tyto výsledky vyvracejí teorii „místního pohledu“ podle které závisí aktivita místních buněk na vizuálním podnětu vnímaném na určitém místě v prostředí (McNaughton a kol., 1991).

V jiných podmínkách jsou aktivity místních buněk směrově selektivní, např. pokud potkan běží jedním nebo druhým směrem po lineární dráze (McNaughton a kol., 1983; O'Keefe a Recce, 1993). Při pokusech v radiálním bludišti může být jednotlivá místní buňka místně neselektivní ve středu a selektivní v každém z ramen takového bludiště (Muller a kol., 1994). Směrová selekce se může změnit i v tomtéž pokusném

zařízení, pokud dojde ke změně úlohy, kterou potkan řeší. (Markus a kol., 1995). Proměnná podstata směrové selektivity místních buněk byla vysvětlena v modelu kompetitivního učení (Sharp, 1991).

Stabilita aktivních polí

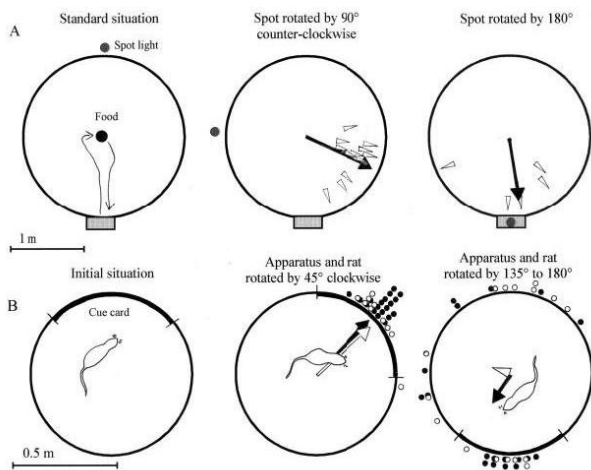
Nahrávky aktivit místních buněk se provádějí v nepřetržitých „seancích“ o variabilní délce (například 16 minut), začínajících vložením pokusného zvířete do arény a končících jeho vyjmutím. Aktivní pole jsou prakticky pokaždé stabilní během seancí trvajících minuty až hodiny. Jsou také stabilní v čase mezi seancemi dlouhém hodiny, týdny i měsíce (Muller a kol., 1987; Thompson a Best, 1990). Jsou stabilní nezávisle na tom, jestli potkan tento čas strávil ve své kleci nebo zda navštívil ještě jiná zařízení. Pokud se měření provádí ve dvou či více arénách v širším čase, aktivní pole jsou stabilní v každém z nich (Muller a Kubie, 1987; Thompson a Best, 1989). Dlouhodobá stabilita aktivních polí ukazuje, že reprezentace prostoru není při každé návštěvě známého prostředí vytvořena de novo, ale že se obnovuje z již dříve ustavené konfigurace. Důležitým důsledkem tohoto faktu je, že takto může být uloženo mnoho různých prostředí bez jakékoliv interference.

10. Integrace idiothetické a allothetické navigace

Důležitou otázkou výzkumu fungování prostorové orientace je, jak jsou rozdílné zdroje informací – idiothetické a allothetické – integrovány do jednotné reprezentace. V přirozených podmínkách obě základní strategie vzájemně interagují a doplňují se. Informace z orientačních bodů je získávána víceméně epizodicky, zahrnuje komplexní percepční procesy a procesy učení a zůstává docela stabilní, ale není pro zvíře vždy dostupná. Naproti tomu, idiothese pracuje automaticky a průběžně a závisí na pevně daných pravidlech zpracování informace procesem integrace dráhy. Hlavní nevýhodou idiothetické navigace je, že díky rekurentnímu procesu výpočtu dochází k hromadění chyb. Pro navigační systém(y) je výhodné použít oba zdroje informace, v závislosti na tom, který je v danou chvíli vhodnější.

Jak vnější reference a podněty vlastního pohybu interagují a řídí chování? V podmínkách, ve kterých je třeba, aby navigace byla velmi přesná, jako například během konečného přiblížení k cíli, je idiothese příliš chybová a nestabilní, aby se dalo spolehnout pouze na ní (Biegler a Morris, 1993), což vede k potřebě použití vnějších orientačních bodů. Během cesty ke známému zdroji jídla potřebují křečci (Etienne, 2003), stejně jako mravenci (Collett a Collett, 2000), vnější podněty, aby se dokázali zastavit v cíli. Bez těchto podnětů zvířata v okamžiku, kdy momentální stav jejich integrátoru dráhy odpovídá souřadnicím cíle, přejdou na vyhledávací chování, kterým se pokoušejí nalézt odpovídající vnější podněty v místě cíle. Během návratu, pokud integrátor signalizuje blízkost k hnízdu, oba druhy přecházejí z přibližně přímočarého přibližování k hnízdu na krouživé pohyby při pátrání po známých podnětech v blízkosti vstupu do hnízda (Séguinot a kol., 1993; Müller a Wehner, 1994).

Behaviorální data (Biegler a Morris, 1993) a elektrofyziologické nahrávky u potkanů ukazují, že vizuální podněty, nejpoužívanější reference z prostředí, řídí navigaci pouze pokud jsou potkanem ověřené jako stabilní (Jeffery, 1998). Vizuální kontrola může být zeslabena po zkušenosti s nestabilitou (Knierim a kol., 1995, 1996). Zvířata také mohou použít nevizuálních podnětů jako vnějších referencí a spojit tyto reference s určitými místy a/nebo směry. Jakmile je takové spojení vytvořeno, potkani vykazují velkou flexibilitu při použití prostorových podnětů z rozdílných smyslových modalit. Nicméně, v podmínkách, kdy různé druhy referencí jsou nastaveny do vzájemného rozporu se zvířata chovají podle žebříčku preferencí: vidění převládá nad čichem a čich nad podněty vlastního pohybu (Maaswinkel a Whishaw, 1999).



Obr. 6: Konfliktní situace mezi podněty generovanými vlastním pohybem a vizuální referencí

A. Návratové chování u křečků. Každé zvíře žije v aréně s hnízdním boxem na jejím okraji (malý obdélník) a přítomným slabým bodovým světlem naproti hnízdu během (aktivní) noční fáze. V kontrolních pokusech (standard situation) potkan následuje návnadu ke zdroji jídla, kde se nakrmí a vrací se zpět. Otáčením bodového světla se vytváří konflikt mezi podněty generovanými vlastním pohybem a světelným podnětem. Prázdné trojúhelníčky zobrazují průměrné směry návratu každého jednotlivce, černé šipky zobrazují průměrný směr návratu celé experimentální skupiny. Pohyb podle vnitřních podnětů vede k návratu do hnízda a

pohyb podle světelného bodu znamená 180° směrem od něj.

B. Místní buňky a preferované směry jednotlivých buněk. Aktivita místních buněk je nahrávána během doby kdy potkan vyhledává potravu v aréně ohraničené vysokými stěnami s jediným význačným orientačním bodem (cue card). Náhlé otočení aparátu s potkanem vyvolává konflikt ve směrové informaci z orientačního bodu a vnitřních podnětů. Tečky a malé kroužky ve středním a pravém nákresu reprezentují průměrnou hodnotu rotace místních polí jednotlivých buněk a šipky reprezentují odpovídající průměrnou rotaci všech nahrávaných buněk (vzhledem k původním místním polím). Plné symboly reprezentují místní pole. (Upraveno podle Knierim a kol, 1998)

(z Etienne, A.S., Jeffery, K.J. (2004) Path Integration in Mammals)

Když dojde ke konfliktu mezi informací z vizuálních a pohybových referencí (čichová a jiná krátkodosahová informace je neutralizována) tak hlodavci pravděpodobně odhadují důvěryhodnost jednotlivých druhů podnětů a lépe hodnotí spolehlivější typ informace. V kruhových testových arénách se myši (Alyan a Jander, 1994) a křečci (Etienne a kol., 1990) vracejí k hnízdu v kompromisních směrech, kdy vzdálené orientační body převažují nad směrovou složkou integrace dráhy, dokud se tyto informace nerozcházejí o více než o 90°. Naproti tomu se zdá, že pokaždé když tento konflikt vzroste, křečci dále nedůvěřují dosud stabilnímu vizuálnímu světu. Buď přejdou k integraci dráhy (nejspíše starší strategie jak na ontogenetické tak na fylogenetické úrovni) nebo se vracejí v náhodném směru (obrázek 6, první řada).

Data z nahrávek jednotlivých buněk v podobných konfliktních situacích podléhají stejným pravidlům jako behaviorální výsledky. Pro místní buňky vizuální podněty převažují, pokud úhlový rozpor mezi vizuálními a vnitřně generovanými pohybovými podněty je relativně malý a/nebo pomalu vyvolaný, potom zatímco pokud je vyvolána náhlými velkými pohyby orientačních bodů, pak převládají pohybové podněty, nebo se buňky chovají nepředvídatelně (Rotenberg a Muller, 1997; Knierim a kol., 1998) (obrázek 6, druhá řada). V přechodné situaci buňky kombinují informace z vizuálních a jiných pohybových podnětů, kdy konflikty někdy způsobí zjevnou reorganizaci reprezentace místních buněk (Sharp a kol, 1995; Blair a Sharp, 1996; Knierim a kol., 1998). Taková hierarchie kontroly je adaptivní, pokud jsou v reálném světě malé

odchylky pravděpodobněji vyvolány progresivně nahromaděnými chybami v integrátoru dráhy, a náhlá velká odchýlení pravděpodobněji pohybem vizuálního stimulu. Nicméně, ne všechna data v konfliktních situacích odpovídají stejnému vzoru, z důvodů, které mohou být spojeny s místem záznamu prostorově selektivních neuronů, nebo stále nejsou vysvětleny (např. Wiener, 1993; Chen a kol., 1994).

Data z konfliktních situací mezi lineárními složkami vlastního pohybu a vizuálními referencemi jsou omezená. V Gothardově studii (Gothard a kol., 1996, 2001) bylo zjištěno, že (stejně jako v případě směrových podnětů) malé nesrovnalosti mezi integrací dráhy a viděním jsou korigovány hladkými úpravami v místech pálení místních buněk, zatímco při výrazných nesrovnalostech buňky přeskakují z reprezentace odvozené z jednoho zdroje informací k reprezentaci odvozené od zdroje jiného. V přechodných nesrovnalostech je pozorována směs těchto efektů. Možné místo takové interakce zůstává do současnosti neznámé.

V přirozených podmínkách vnější reference a podněty vlastního pohybu víceméně spolupracují spíše než navzájem soutěží. Díky tomu může být posunutí integrátoru dráhy opraveno stabilními orientačními body, takže může řídit navigaci přesněji, pokud tyto body přestanou být dostupné. Opravovací proces zahrnuje (1) zaměření vlastní pozice a orientace přes momentální vnímání vnějších referencí a (2) změny ve stavu integrátoru dráhy v souladu s opravou pozice. Tento proces byl předveden na návratovém chování u křečků, v konfliktní situaci mezi integrací dráhy a vzdálenými orientačními body (Etienne a kol., 2000). Ve všech pokusech byly testovací aréna a vnější klec s hnízdem otočeny předtím než zvíře zahájilo hledání potravy. Z otočeného hnízda byl křeček veden ke zdroji jídla na otevřené podlaze arény podél zalomené trajektorie. Pokud se tento pohyb odehrával v permanentní tmě, zvíře se vracelo směrem k současné, pootočené pozici hnízda, tedy spoléhalo na idiothesi. Nicméně, pokud bylo světlo krátce rozsvíceno na konci první přímé části dráhy a ihned zhasnuto, křeček se vracel směrem k původní, nezrotované poloze hnízda. Oprava tedy změnila u zvířete reprezentaci jeho pozice a směru. Kromě toho jsou nové, vizuálně získané souřadnice, předány integrátoru, takže během průchodu druhou částí lomené dráhy může zvíře aktualizovat svou pozici a směr hlavy vzhledem k původnímu umístění hnízda.

Interakce mezi informací z orientačních bodů a idiothetických vstupů přináší obecný výpočetní problém. Percepce je vázána k egocentrickému rámci; vizuální orientační body jsou například zobrazovány do vizuálního pole subjektu a tak jejich pozice je nejdříve vypočítána vzhledem k současné pozici a orientaci

očí. K použití ve spojení s integrací dráhy a případné integraci do geocentrické mapy musí nervový systém egocentrické souřadnice transformovat do geocentrických (Gallistel, 1990; Gallistel a Cramer, 1996). U savců se předpokládá, že přechod z egocentrického k geocentrickému modu kódování probíhá v určitých oblastech parietální kůry (Burgess a kol., 1998).

11. Závěr

Prostorová orientace je velice komplexní úlohou, k jejímuž zdárnému zvládnutí má živočich k dispozici několik silných nástrojů. Prvním z nich je idiothetická navigace využívající především procesu **integrace dráhy**, která zvířeti umožňuje navigaci i při absenci jakýchkoliv vnějších stimulů a pomáhá mu vytvářet a chápat základní prostorové vztahy. Tyto vztahy jsou pak prezentovány virtuálním vektorovým prostorem, v němž jsou obsaženy všechny významné směrové vektory, které zvíře vytváří za účelem pohybu k významným místům, jako jsou například potravní zdroje, hnízdo apod. Integrace dráhy je velice jednoduchý proces řídicí se rigidními pravidly, takže jeho realizace není náročná na výpočetní systém zvířete a umožňuje velice rychlou odpověď, nicméně jejím hlavním nedostatkem je akumulace chyb vzniklých nepřesnostmi při odvozování polohy z předchozích provedených polohových změn.

Druhým nástrojem živočišné navigace je **allothetická navigace**. Při tomto způsobu orientace v prostoru zvíře využívá vzdálených orientačních bodů různých modalit k určení své vlastní polohy v prostoru. Nejkomplexnějším navigačním úkolem je pak mechanismus ukládání informací o polohách a vztazích těchto vzdálených orientačních bodů do paměti v podobě, označované jako **kognitivní mapa**. Tento koncept vyžaduje vysoký výpočetní výkon nervového systému, neboť kromě samotného vysoce organizovaného paměťového základu, do kterého mohou tato data být uložena, je zapotřebí mít k dispozici ovládací mechanismy, schopné na základě percepčních vstupů tento koncept realizovat, upravovat na základě změn v prostředí, a načítat z něj informace relevantní pro chování organismu.

Ukazuje se, že důležitější neuronální strukturou, zodpovědnou za prostorovou orientaci, je hipokampus a s ním související oblasti, což podporují i experimenty prováděné na živočiších s lézemi hipokampu, kteří v nich nebyli schopni dostatečně přesně řešit předložené prostorové úkoly. Hlavní komponentou systému, pravděpodobně sloužící mimo jiné i jako mapovací prostor, jsou pyramidální buňky uspořádané ve vrstvách, označované jako **místní buňky**. Místní buňky jsou charakteristické svou místně specifickou aktivitou v závislosti na tom, v jakém místě prostoru se organismus nachází. Místní buňky udržují stabilní reprezentaci známého prostředí v dlouhodobém rámci a jsou schopny překryvu více reprezentací v případě, že se organismus setkává s více různými prostředími, přičemž všechny takové reprezentace jsou stabilní a vzájemně neinterferují.

V přirozeném prostředí se obě navigační strategie vzájemně doplňují a usnadňují živočichovi řešení prostorových úkolů. Výhodou idiothetické navigace přitom je její nepřetržité fungování, zatímco její hlavní nevýhodou je hromadění chyb. Výhodou allothese je její velká přesnost, pokud se váže na stabilní vnější podněty, nicméně jejím problémem je, že orientační body nemusejí být v každém okamžiku k dispozici, a také výrazně náročnější proces zpracování této informace. Za standardní situace se zvíře orientuje víceméně idiotheticky a allothesi používá jako opravný prostředek. V okamžiku, kdy dojde k výraznějšímu rozporu v informacích z obou zdrojů, záleží na konkrétní situaci, jakým způsobem k rozporu došlo (zda pozvolna nebo náhle) a na tom, jak velká tato odchylka je, jak zvíře danou situaci vyhodnotí. V případě malých nebo pozvolných změn převládá tendence upřednostňovat vnější vizuální podněty, v případě náhlých velkých změn má zvíře tendenci řídit se spíše idiothesí a nebo je jeho chování nepředvídatelné.

Prostorové orientace je významnou nervovou funkcí mobilních živočichů, jejíž projevy v podobě prostorových odpovědí jsou přístupné vědecké analýze a mohou poskytnout odpovědi na další otázky týkající se kognitivních procesů.

12. Literatura

1. **Alyan, S., Jander, R.** (1994) Short range homing in the house mouse, *Mus musculus*: Stages in the learning of directions. *Anim. Behav.*, 48, s. 285-298.
2. **Alyan, S., McNaughton, B.L.** (1999) Hippocampectomized rats are capable of homing by path integration. *Behav. Neurosci.* 113, s. 19-31.
3. **Benhamou S, Sauvé JP, Bovet P.** (1990) Spatial memory in large scale movements: efficiency and limitation of the egocentric coding process. *J Theor Biol* 145:1–12.
4. **Biegler R, Morris RG.** (1993) Landmark stability is a prerequisite for spatial but not discrimination learning. *Nature* 361:631– 633.
5. **Blair HT, Sharp PE.** (1996) Visual and vestibular influences on headdirection cells in the anterior thalamus of the rat. *Behav Neurosci* 110:643– 660.
6. **Brandeis, R., Brandys, Y., Yehuda, S.** (1989) The use of the Morris water maze in the study of memory and learning. *J. Neurosci.* 48, s. 29-69.
7. **Burešová, O., Krekule, I., Zahálka, A., Bureš, J.** (1985). On-demand platform improves accuracy of the Morris water maze procedure. *Journal of Neuroscience Methods*, 15, s. 63-72.
8. **Burgess N, Jeffery KJ, O'Keefe J.** (1998) Introduction. In: Burgess N, Jeffery KJ, O'Keefe J, editors. The hippocampal and parietal foundations of spatial cognition. *Oxford: Oxford University Press.* p 3–31.
9. **Bostock, E., Müller, R. U., Kubie, J. L.** (1991) Experience-dependent modifications of hippocampal place cell firing. *Hippocampus* 1, s. 193-206.
10. **Carr H, Watson JB.** (1908) Maze studies with the white rat. *Journal of Comparative Neurology and Psychology.* 18: 27-44.
11. **Cimadevilla JM, Fenton AA, Bures J.** (2000) Functional inactivation of dorsal hippocampus impairs active place avoidance in rats. *Neurosci Lett.* 285:53-6.

12. **Collett M, Collett TS.** (2000) How do insects use path integration for their navigation? *Biol Cybern* 83:245–259.
13. **Dennis W.** (1932) Multiple visual discrimination in the block elevated maze. *Journal of Comparative and Physiological Psychology.* 13:391-396.
14. **Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E. et al.** (1999) the hippocampus, memory, and place cells: Is it spatial memory or memory space. *Neuron*, 23, s. 209-226.
15. **Etienne AS.** (2003) How does path integration interact with olfaction, vision, and the representation of space. In: *The neurobiology of spatial behaviour* (ed. by Jeffery KJ). Oxford University Press, Oxford, NY, pp. 48-66.
16. **Etienne AS, Boulens V, Maurer R, Rowe T, Siegrist C.** (2000) A brief view of known landmarks reorientates path integration in hamsters. *Naturwissenschaften* 87:494–498.
17. **Etienne, A.S., Jeffery, K.J.** (2004) Path Integration in Mammals, *Hippocampus* 14:180–192.
18. **Etienne AS, Maurer R, Boulens V, Levy A, Rowe T.** (2004) Resetting the path integrator: a basic condition for route-based navigation. *J Exp Biol.* 207:1491-1508.
19. **Etienne AS, Maurer R, Saucy F, Teroni E.** (1986) Short-distance homing in the golden hamster after a passive outward journey. *Anim Behav* 34:696–715.
20. **Etienne AS, Maurer R, Saucy F.** (1988). Limitations in the assessment of path dependent information. *Behavior* 106:81–111.
21. **Etienne AS, Teroni E, Portenier V, Hurni C.** (1990) The effect of a single light cue on homing behaviour of the golden hamster. *Anim Behav* 39:17– 41.
22. **Etienne AS, Maurer R, Berlie J, Reverdin B, Rowe T, Georgakopoulos J, Séguinot V.** (1998) Navigation through vector addition. *Nature* 396:161–164.
23. **Fenton, A.A., Bureš, J.** (2003) Navigation in the moving world In: *The neurobiology of spatial behaviour* (ed. by Jeffery KJ). Oxford University Press, Oxford, NY.
24. **Fenton, A. A., Wesierska, M., Kaminsky, Yu. et al.** (1998) Both here and there: Simultaneous expression of autonomous spatial memories in rats. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95, s. 11493-11498.

25. **Gallistel CR.** (1990) The organization of learning. *MIT Press, Cambridge, MA.*
26. **Gallistel CR, Cramer AE.** (1996) Computations on metric maps in mammals: getting oriented and choosing a multi-destination route. *J Exp Biol 199:211–217.*
27. **Gothard KM, Hoffman KL, Battaglia FP, McNaughton BL.** (2001) Dentate gyrus and CA1 ensemble activity during spatial reference frame shifts in the presence and absence of visual input. *J Neurosci 21:7284–7292.*
28. **Gothard KM, Skaggs WE, McNaughton BL.** (1996) Dynamics of mismatch correction in the hippocampal ensemble code for space: interaction between path integration and environmental cues. *J Neurosci 16:8027–8040.*
29. **Hetherington, P. A., Shapiro, M. L.** (1997) Hippocampal place fields are altered by the removal of single cues in a distance-dependent fashion. *Behav. Neurosci., in press.*
30. **Chen LL, Lin LH, Barnes CA, McNaughton BL.** (1994) Head-direction cells in the rat posterior cortex. II. Contributions of visual and ideothetic information to the directional firing. *Exp Brain Res 101:24–34.*
31. **Jander R.** (1957) Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z vergl Physiol 40:162–238.*
32. **Jander, R.** (1963) Insect orientation. *Ann. Rev. Entomol., 8, s. 95-114.*
33. **Johnston D, Amaral DG.** (1998) Hippocampus. *In: The synaptic organization of the brain (ed. by Shepherd GM). Oxford University Press, Oxford, NY, pp. 417-458.*
34. **Jeffery KJ.** (1998) Learning of landmark stability and instability by hippocampal place cells. *Neuropharmacology 37:677–687.*
35. **Jeffery KJ.** (2003) The neurobiology of spatial behaviour. *Oxford University Press, Oxford, NY.*
36. **Jeffery KJ, Donnett JG, Burgess N, O'Keefe JM.** (1997) Directional control of hippocampal place fields. *Exp Brain Res 117:131–142.*
37. **Jung, M. W., Wiener, S. I., McNaughton, B. L.,** (1994) Comparison of spatial firing characteristics of units in dorsal and ventral hippocampus of the rat. *J. Neurosci., 14, s. 7347-7356.*

38. **Kramer G.** (1951) Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse. *Proc Ornithol Congr (Uppsala)*. 10:269-280.
39. **Knierim JJ, Kudrimoti HS, McNaughton BL.** (1995) Place cells, head direction cells, and the learning of landmark stability. *J Neurosci* 15:1648–1659.
40. **Knierim JJ, Kudrimoti HS, McNaughton BL.** (1996) Neuronal mechanisms underlying the interaction between visual landmarks and path integration in the rat. *Int J Neural Syst* 7:213–218.
41. **Knierim JJ, Kudrimoti HS, McNaughton BL.** (1998) Interactions between idiothetic cues and external landmarks in the control of place cells and head direction cells. *J Neurophysiol* 80:425–446.
42. **Landau B, Spelke E, Gleitman H.** (1984) Spatial knowledge in a young blind child. *Cognition* 16:225–260.
43. **Lipp, H.P., Pleskacheva, M.G., Gossweiler, H. et al.** (2001) A large outdoor radial maze for comparative studies in birds and mammals. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 25, s. 173-185.
44. **Maaswinkel H, Whishaw IQ.** (1999) Homing with locale, taxon, and dead reckoning strategies by foraging rats: sensory hierarchy in spatial navigation. *Behav Brain Res* 99:143–152.
45. **Markus, E. J., Qin, Y., Leonard, B., Skaggs, W. E., McNaughton, B. L., Barnes, C. A.,** (1995) Interactions between location and task affect the spatial and directional firing of hippocampal neurons. *J. Neurosci.*, 15, s. 7079-7094.
46. **Maurer R, Séguinot V.** (1995) What is modelling for? A critical review of the models of path integration. *J Theor Biol* 175:457– 475.
47. **McNaughton, B. L., Barnes, C. A., O'Keefe, J.** (1983) The contributions of position, direction, and velocity to single unit activity in the hippocampus of freely-moving rats. *Exp. Brain Res.* 52, s. 41-49.
48. **McNaughton, B. L., Chen, L. L., Markus, E. J.** (1991). „Dead reckoning,“ landmark learning and the sense of direction: a neurophysiological and computational hypothesis. *J. Cognit. Neurosci.* 3, 190-202.

49. **Mittelstaedt, H.** (1985) Analytical Cybernetics of spider navigation. *In: Barth, F. G. (Ed). Neurobiol. Arachn. Berlin, Heidelberg, New York, Springer.*
50. **Mittelstaedt, M. L., Glasauer, S.** (1991) Idiothetic navigation in gerbils and humans. *Zool. Jb. Physiol., 95, s. 427-435.*
51. **Mittelstaedt, M. L., Mittelstaedt, H.** (1980) Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften, 68, s. 566.*
52. **Mittelstaedt H, Mittelstaedt M-L.** (1982) Homing by path integration. *In: Papi F, Wallraff HG, editors. Avian navigation. New York: Springer. s. 290–297.*
53. **Morris, R.G.M.** (1983) An attempt to dissociate spatial mapping and working memory theories of hippocampal function. *In: W. Siefert (Ed.) Molecular Cellular and Behavioral Neurobiology of the Hippocampus. London: Academic Press. s. 405-432.*
54. **Moser, E., Moser, M. B., Andersen, P.** (1993) Spatial learning impairment parallels the magnitude of dorsal hippocampal lesions, but is hardly present following ventral lesions. *J. Neurosci., 13, s. 1916-1925.*
55. **Müller, R. U., Kubie, J. L.** (1987) The effects of changes in the environment on the spatial firing of hippocampal complex-spike cells. *J. Neurosci. 7, 1951-1968.*
56. **Müller, R. U., Kubie, J. L., Ranck, J. B.,** (1987) Spatial firing patterns of hippocampal complex-spike cells in a fixed environment. *J. Neurosci. 7, 1935-1950.*
57. **Müller, R. U., Kubie, J. L., Bostock, E. M., Taube, J. S., Quirk, G. J.** (1991). Spatial firing correlates of neurons in the hippocampal formation of freely moving rats. *In Brain and Space, J. Paillard, ed. (Oxford: Oxford University Press), s. 296-333.*
58. **Müller, R. U., Bostock, E., Taube, J., Kubie, J. L.,** (1994) On the directional firing properties of hippocampal place cells, *J. Neurosci, 14, s. 7235-7251.*
59. **Müller M, Wehner R.** (1988). Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proc Natl Acad Sci USA 85:5287–5290.*

60. Müller M, Wehner R. (1994) The hidden spiral: systematic search and path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J Comp Physiol A* 175:525–530.
61. O'Keefe J, Dostrovsky J. (1971) The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res.* 34:171-175.
62. O'Keefe J, Nadel L. (1978) The hippocampus as a cognitive map. *Clarendon Press, Oxford*.
63. O'Keefe, J., Recce, M. (1993) Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus* 3, s. 317-330.
64. Poucet, B., Thinus-Blanc, C., Müller, R. U., (1994) Place cells in the ventral hippocampus of rats. *NeuroReport*,5, s. 2045-2048.
65. Rossier J, Kaminsky Y, Schenk F, Bures J. (2000) The place preference task: a new tool for studying the relation between behavior and place cell activity in rats. *Behav Neurosci.* 114(2):273-84.
66. Rotenberg A, Muller RU. (1997) Variable place-cell coupling to a continuously viewed stimulus: evidence that the hippocampus acts as a perceptual system. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 352:1505–1513.
67. Santschi F. (1911) Observations et remarques critiques sur le mecanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev Suisse Zool.* 19:303-338.
68. Séguinot V, Maurer R, Etienne AS. (1993) Dead reckoning in a small mammal: the evaluation of distance. *J Comp Physiol A* 173:103–113.
69. Sharp, P. E., (1991) Computer simulation of hippocampal place cells. *Psychobiology* 19, 103-115.
70. Sharp PE, Blair HT, Etkin D, Tzanetos DB. (1995) Influences of vestibular and visual motion information on the spatial firing patterns of hippocampal place cells. *J Neurosci* 15:173–189.
71. Stoltz SP, Lott DR. (1964) Establishment in rats of a persistent response producing net loss of reinforcement. *J Comp Physiol Psychol.* 57:147-149.
72. Thompson, L. T., Best, P. J. (1989) Place cells and silent cells in the hippocampus of freely-behaving rats. *J. Neurosci.* 9, 2382-2390.

- 73. Thompson, L. T., Best, P. J.** (1990) Long-term stability of the place-field activity of single units recorded from the dorsal hippocampus of freely-behaving rats. *Brain Res.* 509, 299-308.
- 74. Tolman, E.C.** (1948) Cognitive maps in rats and men. *Psychol. Rev.*, 55, s. 189-208.
- 75. von Frisch K.** (1967) The dance language and orientation of bees. *Cambridge, MA: Harvard University Press.*
- 76. Wiener SI.** (1993) Spatial and behavioral correlates of striatal neurons in rats performing a self-initiated navigation task. *J Neurosci* 13:3802-3817.
- 77. Wilson, M., McNaughton, B. L.** (1993). Dynamics of the hippocampal ensemble code for space. *Science* 261, s. 1055-1058.
- 78. Wehner R, Menzel R.** (1990) Do insects have cognitive maps? *Annu Rev Neurosci* 13:403-414.
- 79. Wehner R, Srinivasan MV.** (2003) Path integration in insects. *In: The neurobiology of spatial behaviour (ed. by Jeffery KJ). Oxford University Press, Oxford, NY, pp. 9-30.*
- 80. Wehner R, Wehner S.** (1990) Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread? *Ethol Ecol Evol* 2:27-48.
- 81. Whishaw, I. Q.** (1998) Place learning in hippocampal rats and the path integration hypothesis. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 22, s. 209-220.
- 82. Whishaw, I. Q., Maaswinkel, H.** (1998) Rats with fimbria-fornix lesions are impaired in path integration: A role for the hippocampus in „sense direction“. *J. Neurosci.*, 18, s. 3050-3058.