

Katedra fyziologie živočichů a vývojové biologie

Přírodovědecká fakulta
Univerzity Karlovy



Reprezentace prostoru v mozku

Bakalářská práce

Lenka Dušková

Školitel: RNDr., PhDr. Tereza Nekovářová

Praha 2006

Ráda bych poděkovala RNDr., PhDr. Tereze Nekovářové za vedení mé bakalářské práce a trpělivost při konzultacích. Také bych chtěla poděkovat rodičům za podporu ve studiu.

Obsah

1	Úvod	3
2	Navigace	4
2.1	Geografická a topografická navigace	4
2.2	Navigace trasou a navigace pomocí map.....	5
3	Hipokampus, místní buňky a neurony směru hlavy	10
3.1	Místní buňky.....	12
3.2	Neurony směru hlavy.....	14
3.3	„Grid cells“	16
4	Teorie kognitivní mapy	17
5	Geometrie prostoru	19
6	Závěr	23
7	Přehled literatury	24

1 Úvod

Orientace v prostoru je jistě nezbytnou podmínkou pro přežití. Bez znalosti či přehledu o prostoru, ve kterém se živočich pohybuje, by bylo hledání potravy, vyhýbání se nebezpečným místům či unikání predátorům určitě o mnoho složitějším úkonem.

Schopností orientace jsou v určité míře obdařeny všechny organismy od primitivních bakterií, schopných se pohybovat podle koncentračního gradientu určité látky, po vyšší organismy při běžném životu ve svém habitatu i při navigaci na velké vzdálenosti.

Klíčovou strukturou mozku podílející se na prostorové orientaci u savců je hipokampus a struktury, které ho obklopují. Hipokampus nemá funkci pouze zajišťující prostorovou kognici, ale je důležitý i při učení a paměťových procesech.

Na pacientech s poškozeným nebo chirurgicky odejmutým hipokampem bylo ukázáno, že tato část mozku je u člověka významná obzvláště pro epizodickou paměť. Ta zaznamenává časový a prostorový sled událostí. Je vázána na daný subjekt a ovlivněna kontextem. Za její neverbální ekvivalent u zvířat je považována „episodic like memory“.

Pomocí jednotlivých prostorových úloh můžeme studovat a snažit se porozumět, jak zvířata dokáží určit svou polohu, plánovat svoji budoucí cestu, jak kódují a vnímají vzájemné prostorové vztahy mezi určitými místy či značkami nebo zda umí používat abstraktní podněty k rozhodování při navigaci reálným prostředím. Na základě těchto úloh se můžeme pokusit o srovnání prostorového chování a jeho neurální podstaty u různých živočišných druhů.

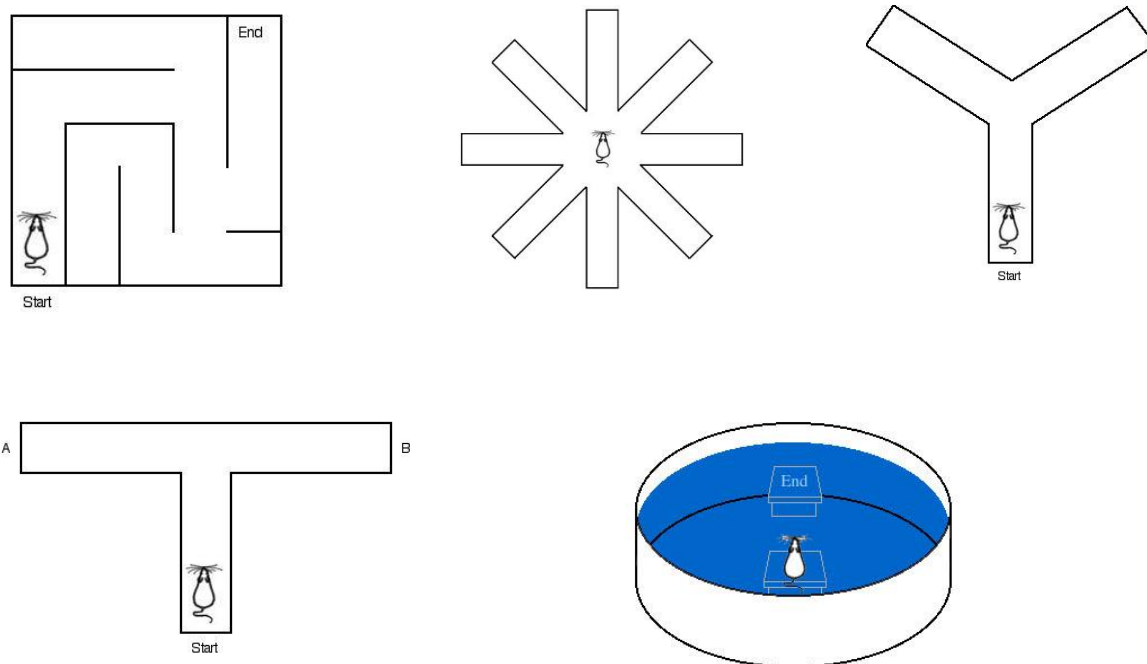
2 Navigace

2.1 Geografická a topografická navigace

Některé druhy ptáků, mořské želvy a další živočichové jsou schopni orientace při přesunech na velké vzdálenosti (migrace, tahy mořských želv atd.). Tento druh navigace se označuje jako geografická a zahrnuje magnetickou orientaci, sluneční a hvězdný kompas a orientaci podle polarizovaného světla. Jednotlivé mechanismy se mohou u zvířete vzájemně doplňovat a vytvářet tak přesnější informaci o lokalizaci daného organismu. To, který mechanismus je hlavní a které jsou vedlejší, záleží na druhu organismu a způsobu tahu. Studie u holuba domácího ukazují, jak se dominantní mechanismus sloužící k navigaci mění během ontogeneze. Zatímco mladí jedinci preferují magnetickou orientaci, dospělí přecházejí k jiné strategii, většinou se řídí hlavně slunečním kompasem (Stuchlík, 2003).

Pod pojmem topografická navigace je skryta orientace ve vlastním habitatu. Některé mechanismy, používané při geografické navigaci, jako sluneční kompas, polarizované světlo aj, jsou využity i při orientaci na krátké vzdálenosti v domovském okrsku (např. včely využívají kromě výrazných orientačních bodů sluneční kompas, při oblačném počasí polarizované světlo).

Ke studiu topografické navigace jsou v laboratořích využívány různé aparatury pro řešení prostorových úloh jako je T-bludiště, Y-bludiště, radiální bludiště, Morrisovo vodní bludiště a různé typy arén.



Obr. 1: Různé typy bludišť používaných při studiu prostorové kognice (klasické, radiální, Y- a T-bludiště a Morrisovo vodní).

2.2 Navigace trasou a navigace pomocí map

Topografická navigace byla v minulosti různě dělena a klasifikována. O'Keefe a Nadel (1978) rozdělili tento druh navigace na dva typy: navigaci trasou a navigaci pomocí mapy.

Navigace trasou (route navigation, taxonová navigace) by se dala charakterizovat jako řetězec na sebe navazujících podnětů a jejich odpovědí. Tento druh navigace je využíván většinou v méně známém prostředí. Jeho hlavní výhodou je rychlost. Živočich nebo člověk řídicí se tímto způsobem si nemusí uvědomovat vzájemné vztahy mezi body v prostředí, pouze následuje další značku. Nevýhodou je nutnost následovat značky v dané sekvenci a tedy nulová flexibilita této navigace. Pokud je sekvence nějakým způsobem narušena (jeden podnět je zničen, navigátor se ztratí apod.) je pravděpodobnost opětovného nalezení cesty menší než při použití map. Další nevýhodou plynoucí z přesně na sebe navazujících instrukcí

je neschopnost použít tento způsob navigace v opačném směru. Pokud jsou do řetězce podnětů a odpovědí zakomponovány objekty malých rozměrů nebo podněty, které mohou být viditelné jen z určitého směru, je navigace znemožněna. Při použití velkých, rozlehlých a dobře viditelných značek je použití cesty v obráceném směru možné, ale musíme počítat se změnou povelů (např. vpravo na vlevo apod.).

Mapy můžeme obecně zařadit do dvou kategorií: topografické a tématické (O'Keefe and Nadel, 1978). Topografické mapy znázorňují území a v nich významné body pomocí značek a dodržují relativní vzdálenosti a úhly mezi znázorněnými objekty. Tématické mapy se soustředí na prezentaci určitých rysů či prvků prostředí (např. rozšíření určitého živočišného druhu na Zemi, hustotu obyvatel apod.). Druhý typ map tedy není přímým nástrojem k navigaci prostředím. Navigace pomocí mapy (mapping navigation) umožňuje živočichům orientovat se ve známém prostředí, vybírat si cestu nebo určit svou polohu na základě znalosti orientačních bodů a vnímání prostorových vztahů mezi místy a objekty. Mapa je definována jako dvourozměrná reprezentace určitého místa v prostoru.

Používání mapy je na rozdíl od navigace trasou velice flexibilním řešením. Po lokalizaci své polohy si organismus může vybrat z mnoha cest, kterými je možné dostat se k zamýšlenému místu. Při změně nebo ztrátě některého z důležitých objektů se organismus zorientuje pomocí jiného orientačního bodu a možnost dezorientace je tím výrazně snížena. Nutnou podmínkou pro pohyb na určitém území pomocí tohoto druhu navigace je tedy znalost významných bodů, jejich vzájemným pozic a souvislostí mezi nimi. Díky kalkulacím při vyhledávání cesty je rychlost orientace nižší.

V rámci mapové navigace můžeme rozlišovat dva typy a to navigaci allothetickou a idiothetickou. Allothetická navigace je proces při kterém živočichové používají vnější

orientační body a vztahy mezi nimi a využívají je k nacházení cesty prostředím. Idiothetická navigace vzniká při pasivním nebo aktivním pohybu zvířete a není závislá na orientačních bodech (Mittelstaedt and Mittelstaedt, 1980 podle Stuchlík, 2003).

Idiothetická navigace je někdy rozdělována na substrátovou a inerciální idiothezi (Stuchlík, 2003). Substrátová idiotheze přijímá informace z proprioreceptorů a integruje tyto informace s eferentními kopiemi motorických příkazů. Informuje organismus o jeho vlastním pohybu vůči podkladu. Inerciální idiotheze zpracovává signály přicházející z vestibulárních polokruhovitých kanálek a z vestibulárních otolitických receptorů lokalizovaných v sacculu a utriculu vestibulárního aparátu. Reguluje tedy informaci o úhlovém a lineárním zrychlení pohybu hlavy. Oba tyto systémy jsou při aktivním pohybu ve vzájemném souladu a poskytují zvířeti stejný pohled na okolí. Pokud se však pohybuje živočich pasivním způsobem, nesouhlasí signály inerciální idiotheze se signály přicházejícími z proprioreceptorů a tyto dva způsoby navigace se dostávají do rozporu.

Jako idiothetickou navigaci označujeme integraci dráhy (PI, path integration, dead reckoning). Ta sice v běžném životě spolupracuje s okolními orientačními body, ale tato allothetická informace pouze doplňuje a upřesňuje informaci získanou díky integraci dráhy. Integrace dráhy tedy přijímá signály idiothetického typu. Její nezávislost na vnějších značkách byla prokázána experimenty na otevřené aréně, kdy potkani hledali potravinové pelety a poté se vraceli přímo do výchozího místa a to i za zhasnutého světla, což vyvrátilo nutnost používání zrakových podnětů (Jeffery, 2003).

Integrace dráhy je druh navigace, při kterém živočichové udržují přehled o svém momentálním směru a vzdálenosti od výchozího místa. To jim umožňuje v jakémkoliv okamžiku rychlý návrat do místa jejich startu. Tato schopnost se nazývá „homing“. Integrace dráhy se aktivuje, hned jak se zvíře začne pohybovat. Integrace dráhy může být dělena na dva

podtypy podle toho, zda je nebo není fixována na významný bod prostředí (např. hnízdo) (Collett and Graham, 2004).

Nevýhodou tohoto způsobu navigace je kumulace chyb vzniklých při odhadech směru i vzdálenosti.

Při umístění zvířete do nového prostředí nebo po přemístění jejich výchozího místa převládá idiothetický způsob navigace (path integration), při pohybu ve známém prostředí převládá orientace allothetická (Whishaw and Tomie, 1997).

Allothetickou navigací rozumíme navigaci ke skrytému místu na základě vnějších vizuálních a jiných sensorických informací ze zdrojů vzdálených od samotného cíle (citace). Allothetické souřadnice definují místo vztahem ke vzdáleným orientačním bodům vnějšího světa, kterým je v pokusných podmínkách souřadnicový systém místnosti. Zraková složka allothetické orientace je vyřazena ve tmě. Nezraková orientace využívá zvuků, pachových stop nebo nerovností podkladu.

Allothetická orientace je nejčastěji studována pomocí Morrisova vodního bludiště, kde zvíře hledá skrytý ostrůvek pod vodní hladinou na základě určení jeho pozice podle orientačních bodů místnosti nebo vnitřních bodů bludiště.

Další dělení prostorové navigace navrhl Jeffery ve sborníku „The Neurobiology of Spatial Behaviour“ (Jeffery, 2003).

Prostorové chování rozdělila do sedmi podskupin. První zahrnovala pohyb nezávislý na vnějších vizuálních podnětech, tedy integraci dráhy. Další podskupiny se již týkaly spíše allothetické navigace.

Pod allothetickou orientaci řadí pohyb od nebo k cíli (taxe), egocentrickou navigaci trasou, allocentrickou navigaci trasou a navigaci prostředím se známými orientačními body.

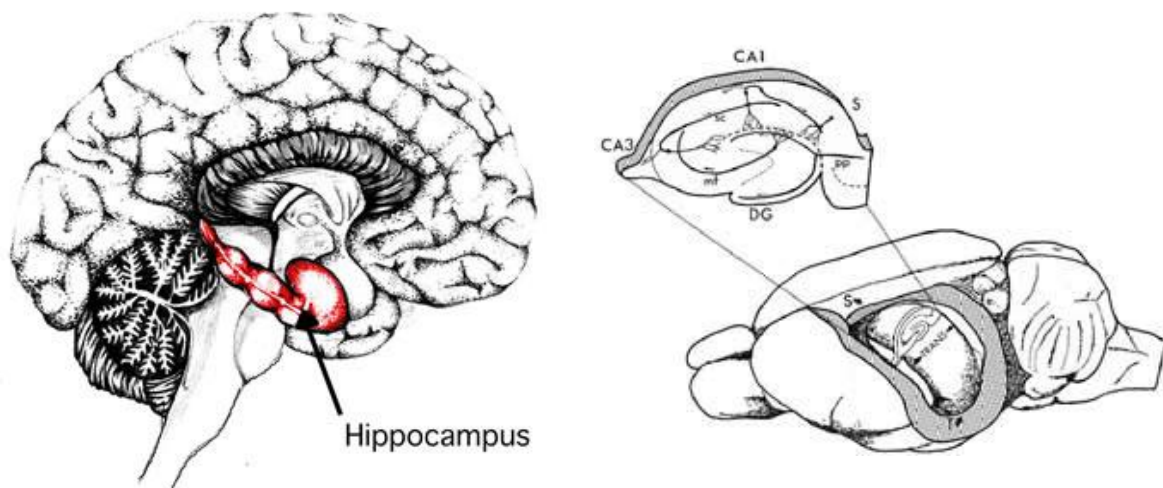
Pojem taxe pod sebe zahrnuje nejjednodušší formu navigace - přibližování, oddalování či vyhýbání určitému stimulu. Stimulem může být objekt nebo koncentrační gradient určité látky. Egocentrická navigace trasou je způsobem navigace typu na sebe navazujících stimulů a odpovědí vztažených k danému organismu (popsaná výše jako navigace trasou). Allocentrická navigace je podobná ostatním navigacím trasou, ale zohledňuje směrové informace. Na tomto druhu navigace se podílejí tzv. neurony směru hlavy (head-direction cells).

Posledním typem allothetické navigace je orientace v rámci dobře známého prostředí. Je to komplexnější způsob, kdy si živočich uvědomuje prostorové vztahy a souvislosti v daném prostředí. Zaznamenává pozici libovolného bodu pomocí jeho vzdálenosti a azimutu od jiného významného orientačního objektu. (Bureš et al., 1995).

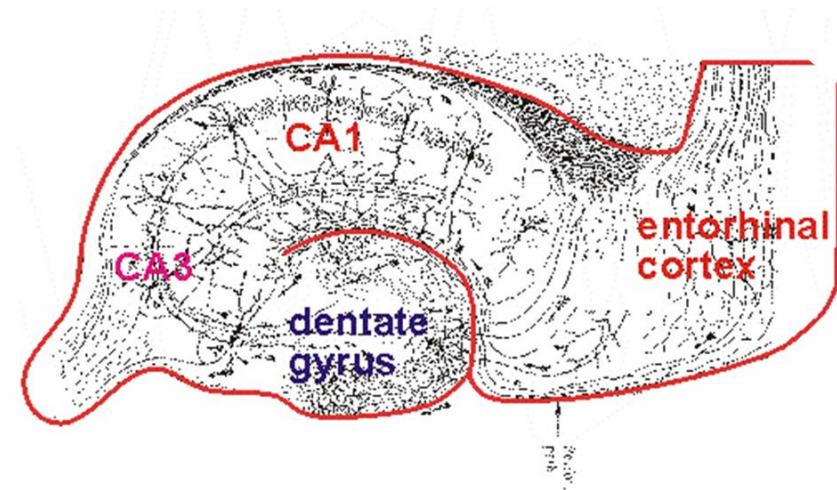
3 Hipokampus, místní buňky a neurony směru hlavy

Hipokampus savců je součástí limbického systému. Tato část mozku je klíčovou strukturou pro emoce a má významnou úlohu v procesech paměti, prostorové orientace a navigace. Hipokampus nebo jeho anology nejsou výsadou savců, byly nalezeny i u ptáků a plazů (Jeffery, 2003).

Anatomicky je hipokampus párovou třívrstvou strukturou, která je krytá neokortexem. Skládá se z částí gyrus dentatus a cornu Ammonis, který se dělí na oblasti CA1 – CA4. V oblastech CA1 a CA3 se vyskytují velké pyramidové neurony, gyrus dentatus obsahuje buňky granulární. Cornu Ammonis je společně s gyrem dentatus a subikulem označován jako hipokampální formace. Parahipokampální oblast pak zahrnuje přilehlé oblasti entorhinální a perirhinální kůru.



Obr. 2: Umístění hipokampu v mozku člověka a potkana



Obr. 3: Hipokampus a jeho struktury

Důležitost hipokampu v prostorových úlohách je také potvrzena studii, které se zabývají velikostí této struktury. Zvětšení hipokampu bylo prokázáno u ptáků skladujících potravu – „food-storing birds“ (velikost hipokampu korelovala s počtem skrýší s potravou a délkou skladování potravy před vyzvednutím) (Healy and Krebs, 1996), u migrujícího ptactva (rozdílná velikost byla prokázána i podle zkušenosti a stáří jedinců téhož druhu – neurogeneze v dospělosti) (Healy et al., 1996) a u samců polygammních druhů (Jacobs et al., 1990).

Hipokampus byl ale zkoumán i u člověka. Na příkladu pacienta H.-M. s chirurgicky odebraným hipokampem a přílehlými strukturami byla ukázána neschopnost tvořit nové dlouhodobé paměťové stopy bez hipokampu (Kelemen a Pašťalková, 2000). Maguire ukázal, že pacienti s jednostrannou lobotomií nejsou schopni nakreslit plán města, které „prošli“. To nasvědčuje roli hipokampu při allothetické orientaci (Maguire et al., 1996). V další studii pozoroval, že londýnským taxikářům se aktivuje pravý hipokampus, mají-li si vybavit cestu Londýnem (Maguire et al., 1997), což o tři roky později ještě doplnil zjištěním, že velikost posteriorní části hipokampu těchto řidičů je ve srovnání s kontrolními jedinci prokazatelně větší a míra jeho vzrůstu pozitivně koreluje se zkušeností řidiče (délkou praxe při řízení taxi městem) (Maguire et al., 2000).

Hlavním podnětem pro studium hipokampu jako neurální struktury podílející se na prostorové reprezentaci byl však objev tzv. místních buněk (place cells) v mozku potkana (O'Keefe and Dostrovský, 1971).

3.1 Místní buňky (place cells, PC)

Místní buňky jsou pyramidální neurony hipokampu v CA1 a CA3 subregionech cornu Ammonis. Byly nalezeny u potkanů (O'Keefe, 1979 podle Muller, 1996) a myši (Rotenberg et al., 1996 podle Muller, 1996). Tyto neurony generují akční potenciály pouze pokud se zvíře nachází na určitém místě v prostoru zvaném aktivní pole (place field, firing field). V případě, že je zvíře mimo toto místo, místní buňky se označují jako tiché a generují hrotové potenciály jen zřídka. Aktivní pole bývají v daném prostoru (např. kruhové aréně) vymezena vnějšími okolními značkami, ale závislost místních buněk na vizuálních podnětech není úplná. Pokud se zvíře umístí do arény, kde již bylo a kde jsou aktivní pole již vymezena, místní buňky „pálí“ i při když zvíře nemůže využívat zrakové stimuly (Knierim et al., 1995) .

Vymezení aktivních polí je dlouhodobě stabilní. Jejich pozice je udržena během jednoho sezení trvajícího až hodiny a zároveň je zachována i po dobu několika měsíců mezi sezeními. Potkan umístěný do dobře známého prostředí tedy nezapojuje pokaždé nové místní buňky pro vytvoření další reprezentace prostoru, ale použije reprezentaci již vytvořenou dříve. Navíc je zvíře schopno použít vytvořenou mapu aktivních polí i po odstranění některého z důležitých orientačních bodů. Místní buňky tedy nejsou spouštěny určitým zrakovým podnětem, ale pravděpodobně kombinací těchto podnětů. Tyto buňky si zachovávají svou specifickou aktivitu i při větších změnách vnějšího prostředí, ale pouze do překročení určité hranice, kdy poškození vyvolá posun aktivních polí všech místních neuronů (při zachování jejich vzájemných vztahů) (Hebb, 1949 podle Muller, 1996).

Aktivní pole dvou místních buněk se mohou překrývat, není však dáno, že buňky kódující sousedící oblasti prostoru musí ležet v blízkosti i uvnitř hipokampu (O'Keefe, 1999).

Při vystavení zvířete novému prostředí je dalším souborem místních buněk vytvořena jiná mapa, které se mohou účastnit i buňky použité v mapách předchozích. Místní buňka má tedy schopnost kódovat více aktivních polí a může se podílet na libovolném počtu map reprezentujících různá prostředí.

Zvíře si také může vytvořit pro jedno prostředí dvě mapy. Jedna je např. používána, pokud se zvíře na aréně nachází za světla, druhá je aktivována ve tmě. Zajímavé je, že pokud je potkan umístěn do arény za tmy, po rozsvícení světla není schopen se obrátit na jeho „světelnou“ mapu (Quirk et al., 1990).

Místní neurony byly považovány za směrově nespecifické (to znamená, že neurony byly aktivní v daném aktivním poli bez ohledu na to, ze kterého směru do oblasti zvíře vešlo). Další studie (McNaughton et al., 1983) však poukázaly na to, že u potkana, který běží jedním směrem nebo po určité přímé trase, místní buňky generují potenciály závislé na směru jeho pohybu. Jeden místní neuron tak může „pálit“ v jednom typu bludiště směrově nespecificky, kdežto v jiném typu (např. v radiálním osmiramenném bludišti) může být jeho činnost směrem pohybu ovlivněna (Muller et al., 1994). Místní buňky „pálící“ nezávisle na směru pohybu mohou být aktivní při reprezentaci vlastního habitatu, prostorů pro shánění potravy nebo v okolí zdroje vody, zatímco k reprezentaci např. stezky spojující tato místa jsou využívány místní neurony směrově specifické (Muller, 1996).

Tvar aktivních polí místních neuronů je odlišný v závislosti na tvaru arény nebo na momentální pozici zvířete v aréně. Může být kruhový, eliptický, lineární i srpkovitý. Pomocí manipulace s tvarem arény je pak možno pozorovat změny tvaru aktivních polí místních neuronů. (Muller et. al., 1987; O'Keefe and Burgess, 1996). Průměrně jedno pole pokrývá 13

% plochy arény, ale může se pohybovat v rozmezí 3 – 50 %. Výkon určité místní buňky není většinou závislý na času stráveném na místě jejího aktivního pole (Muller, 1996).

3.2 Neurony směru hlavy (směrové neurony, head direction cells, HD cells)

Objevení místních buněk vedlo ke zkoumání, zda se v blízkých strukturách hipokampu nenachází další buňky s prostorovou funkcí. Díky těmto experimentům byly nalezeny podobné buňky v mnoha přilehlých oblastech (v gyrus dentatus, entorhinální kůře, subikulu a parasubikulu).

Neurony směru hlavy byly poprvé objeveny v hlubokých vrstvách dorsálního postsubikula. Pozdější studie prokázaly jejich umístění ještě v anteriodorsální části anteriorních thalamických jader (ADN), dorsálním striatu, laterálně dorsálních thalamických jádrech (LDN) a v posterior parietální a retrosplenální kůře (Muller et al., 1996). Každá tato oblast je spojena s částí hipokampální formace, která obsahuje místní buňky. Chování místních buněk a neuronů směru hlavy je pravděpodobně těsně spjata, ale zároveň činnost směrových neuronů není na samotném hipokampu závislá (Golob and Taube, 1997). V oblasti postsubikula je jako neurony směru hlavy klasifikováno 26 % tamějších buněk, v oblasti anteriorních thalamických jader je podíl zastoupení vyšší, pohybuje se kolem 56 %. Vlastnosti směrových buněk postsubikula a ADN jsou velice podobné (Muller et al., 1996).

Tyto neurony byly doposud prokázány u potkanů (Taube et al., 1990) a opic (Dudchenko, 2003 podle Robertson et al., 1999).

Směrové neurony informují organismus o směru jeho hlavy v horizontální rovině a nejsou ovlivněny ostatními faktory jako pozice organismu v prostředí nebo jeho chování. Tyto buňky tedy nejsou aktivovány zaměřením na určitý bod, ale poskytují směrovou reprezentaci podobně jako kompas.

Neurony směru hlavy se stávají aktivními, pokud má zvíře hlavu namířenou určitým směrem (tzv. upřednostňovaným směrem). Frekvence generování akčních potenciálů po natočení hlavy zvířete do preferovaného směru vzrůstá z několika hrotových potenciálů za vteřinu na více než 100 za stejný čas. Na rozdíl od místních buněk tyto neurony nejsou nikdy „tiché“, i když je potkan umístěn do nového prostředí. Aktivita jednotlivých směrových neuronů se nemění ani při kývání hlavou dolů a nahoru ani při naklánění těla, pokud je zachován směr, kterým se zvíře dívá. Rozsah úhlu, který je charakterizován stejnou aktivitou těchto buněk je 45° na obě strany od upřednostňovaného směru. Rozmezí zvýšené činnosti určitého směrového neuronu je tedy asi 90° .

Činnost směrových neuronů je přednostně řízena pomocí vnějších okolních značek, ale aktivita těchto buněk neklesá ani po odstranění zrakových podnětů, ani pokud zvíře plní prostorovou úlohu za tmy. Další studie navíc poukazují na schopnost neuronů směru hlavy použít i čichové a hmatové podněty za nepřítomnosti zrakových stimulů (Goodridge et al., 1998). Směrové neurony tedy bývají považovány za multimodální.

Nezávislost neuronů na zrakových podnětech a jejich schopnost integrace signálů z vestibulárního orgánu a signálů vzniklých při pohybu zvířete k udržení své vlastní orientace naznačuje další vlastnost směrových neuronů a to schopnost integrace dráhy.

Silný vliv neuronů směru hlavy při prostorové kognici vedl ke zkoumání částí mozku obsahujících tyto neurony při prostorovém chování. Mizumori a Williams (1993) zaznamenávali aktivitu směrových neuronů thalamických jader při pohybu potkana v radiálním bludišti. Výsledky tohoto experimentu nasvědčují, že tyto neurony jsou součástí paměťového systému a jsou základem pro prostorovou navigaci. Také Dudchenko a Taube (1997) svými experimenty poukázali na silnou spojitost mezi chováním směrových buněk a prostorovým chováním zvířete (Dudchenko and Taube, 1997).

Tyto závěry mají ale nedostatky, na které ve svých studiích poukázal Golob a jeho kolegové (Golob et al., 2001). Dudchenko ve své publikaci proto navrhuje, že prostorové chování a orientace pomocí směrových neuronů jsou založeny na integraci odlišných podnětů (Dudchenko, 2003).

Jak opravdu souvisí prostorové chování s neurony směru hlavy zatím tedy není jednoznačně určeno.

3.3 „Grid cells“

„Grid cells“ jsou neurony střední entorhinální kůry, které byly poprvé popsány u potkanů (Hafting et al., 2005). Každý tento neuron vykazuje mnohonásobný vrchol aktivity a aktivní místa relativně malé skupiny „grid cells“ mohou tedy pokrýt celý povrch poměrně velkého prostředí. Aktivita těchto neuronů je ovlivňována jak vnějšími podněty, tak pravděpodobně i podněty vytvářenými při pohybu zvířete a předpokládá se, že se výrazně účastní integrace dráhy.

„Grid cells“ se považují za možný neurální základ pro metrický systém využívaný k určení pozice (Jeffery and Burgess, 2006) a jistě se podílí na mnoha dalších úkonech, které však ještě nebyly přesně popsány.

Místní buňky a neurony směru hlavy jsou jistě neurálním podkladem podporující teorii kognitivní mapy.

Kromě toho se zdá, že si zvíře tvoří reprezentaci prostoru i tehdy, kdy to není pro jeho momentální pohyb nutné. Mapy tedy mohou být generovány během prohledávání okolí či jiného úkolu a motivací může být pouze explorační chování zvířete.

4 Teorie kognitivní mapy

E. C. Tolman publikoval v roce 1948 studii, kde zmínil jako první teorii kognitivní mapy. Podle této teorie si některá zvířata vytvářejí vnitřní reprezentace prostředí, které užívají k plánování optimálních trajektorií v prostoru.

Podle Tolmana je tento druh reprezentace mnohem více propracovaným a komplikovaným systémem kódování prostoru a zahrnuje i plánování při obcházení překážek nebo tvoření nových zkratek (Tolman, 1948).

Tato teorie však byla v tehdejších letech zavržena behavioristy, kteří zastávali myšlenku, že všechno chování živočichů je naučenou odpovědí na vnější stimuly. Toto paradigma převažovalo v psychologii 20. století až do 60. let, kdy se objevila kognitivní psychologie. Velkým odpůrcem Tolmanovy teorie kognitivních map byl Hull, který ve své práci zastával názor, že zvíře je vedeno v bludišti od startu k cíli pouze naučenou sekvencí reakcí typu podnět-odpověď (Stuchlík, 2003).

Podruhé připomněli pojem kognitivní mapa až O'Keefe a Nadel v jejich knize „The Hippocampus as a Cognitive Map“ publikované v roce 1978. Teorie kognitivní mapy v ní byla podepřena objevem hipokampálních místních buněk. Kognitivní mapu autoři charakterizovali jako reprezentaci prostorových vztahů mezi souborem orientačních značek prostředí. Dále předpokládali, že díky kognitivním mapám jsou zvířata schopna určit a následovat přímou cestu k cíli prostředím, které ještě předtím nenavštívili.

S další definicí kognitivní mapy přišel Gallistel, který ji charakterizoval jako záznam makroskopických vztahů mezi objekty a povrchem prostředí v nervové soustavě používaný k plánování pohybu tímto prostorem (Gallistel, 1990). Gallistel tedy pokládá použití prostorové informace zahrnující vzdálenost a směr za evidenci kognitivní mapy.

Jako důležité rysy kognitivní mapy uvádějí někteří autoři plánování cesty prostředím a schopnost vytvářet zkratky. Avšak příprava experimentů prokazujících, že zvířata plánují nejvýhodnější cestu a že používají k navigaci reprezentaci relativních vztahů mezi orientačními body, je obtížná. Schopnost zvířat plánovat budoucí trasu prostředím podporují například studie o pavoucích (Healy et al., 2003 podle Tarsitano and Jackson, 1997) nebo o ptácích skladujících potravu, kteří postupně navštěvují úkryty s jídlem podle toho, která potrava by se zkazila dříve (Clayton and Dickinson, 1998).

Avšak někteří vědci navrhují termín „kognitivní mapa“ ve smyslu O’Keefa a Nadela nepoužívat, protože chování živočichů zahrnované pod tento pojem se podle nich dá často vysvětlit i jednodušší cestou. Například Bennett poukazuje na možnost, že zvířata mohla v některých experimentech tvořit zkratky ne díky kognitivní mapě, ale díky rozpoznání výrazných vnějších vizuálních značek poukazujících na cíl už z místa startu. To jim umožňovalo tento cíl přímo následovat a tento způsob navigace se pak podle rozdělení O’Keefa a Nadela řadí pod navigaci trasou. Bennett také vylučuje z konceptu kognitivních map vytváření nových zkratk, při kterých zvíře používá integraci dráhy (Bennett, 1996). Avšak tvrzení, že integrace dráhy nepodporuje teorii kognitivních map, není jednoznačné, neboť podle jiných vědců může být naopak „path integration“ využívána jako součást kognitivních map.

Dnes se termín kognitivní mapa často používá a je přijímán v širším slova smyslu jako vnitřní reprezentace prostoru, jako organizovaný komplex informací o prostředí, který může shrnovat i jiné než vizuální podněty.

4 Geometrie prostoru

Vyšší organismy lokalizují objekty nejen podle jednotlivých význačných orientačních bodů, ale i na základě geometrických tvarů prostředí. Dokáží se naučit hledat např. potravu uprostřed arény, v rohu čtvercových či obdélníkových arén.

Pozorování, jak zvířata používají vnější značky k lokalizaci určitého místa, je často prováděno na kuřatech, holubech, potkanech nebo ptácích skladujících potravu. Příkladem studovaných ptáků, kteří schovávají potravu až v tisících skrýší, je ořešník americký (*Nucifraga columbiana*). U tohoto druhu byla prokázána schopnost používat směrové vztahy mezi cílem a dvěma orientačními body (Kamil and Jones, 2000). Pokud jsou orientační body umístěny relativně daleko od cíle, pak je pro jeho lokalizaci upřednostněna směrová informace před informací o vzdálenosti. Chyba vzniklá při odhadu vzdálenosti je totiž mnohem větší než při určování směru (Kamil and Jones, 1997). Při použití více orientačních bodů pro určení pozice cíle se chyba vzniklá při odhadech směru zmenšuje (Kamil and Cheng, 2001).

Ptáci tedy obecně umí najít daný bod v prostoru na základě propočtů směru a vzdálenosti mezi několika vnějšími vizuálními značkami vzhledem k cíli. Bylo ovšem prokázáno, že jsou schopni najít i místo definované vzájemnými vztahy mezi objekty. To podporuje myšlenku, že zvířata reprezentují geometrické vztahy mezi body v prostředí a tím i teorii kognitivní mapy (Kamil and Jones, 1997).

Zvířata používají k lokalizaci cíle různé způsoby navigace, zahrnující tedy i orientaci založenou na geometrii prostředí. Nedávné studie se zaměřovaly na zjištění, zda je tento druh

navigace založen na absolutních prostorových vztazích nebo jsou zvířata schopny používat i vztahy relativní.

Používání absolutních metrických informací bylo již dříve doloženo experimenty, kde zvíře hledalo skrytý cíl ve fixované pozici vůči okolním značkám (Collett et al., 1986, Spetch et al, 1996). Později bylo prokázáno, že ptáci využívají i relativní vztahy, pokud se při jejich tréninku najít skrytý cíl vzdálenosti mezi vnějšími orientačními body měnily (Jones et al., 2002). Preferovaná orientace je však založena na prostorových vztazích absolutních.

Tommasi a Vallortigara ukázali rozdílnou roli hemisfér ptačího mozku u orientace založené na absolutních a relativních vztazích. Sledovali, že kuřata, která nemohla používat zrak nebo se dívala jen levým okem (tím byl umožněn zrakový vstup jen do pravé hemisféry), používala k orientaci relativní vzdálenosti od stěn uzavřené arény, zatímco orientace kuřat s otevřeným pouze pravým okem (zrakový vstup do levé hemisféry) byla založena hlavně na absolutní vzdálenosti od stěn. Z tohoto pozorování vyvodili závěry, že pravá hemisféra ptačího mozku se podílí hlavně na orientaci založené na základě relativních vztahů a více než vnějšími místními značkami je ovlivněna globálnějšími znaky jako povrch země, zatímco levá hemisféra je spojena s orientací se specifickými orientačními body a upřednostňuje navigaci podle absolutních vzdáleností (Tommasi and Vallortigara, 2001).

Tommasi a Thinus-Blanc pak ve svém pokusu poukázali na fakt, že potkani se ve srovnání s kuřaty a ptáky mnohem více spoléhají na samotnou geometrii prostoru (v tomto případě nějaký typ uzavřené arény) než na vzdálenosti od stěn apod. Potkani trénovaní nalézt potravinovou peletu ve středu čtvercové arény byli přeneseni do arén jiného tvaru a jiné velikosti. Tommasi a Thinus-Blanc pozorovali, že potkani ve všech typech arén směřovali do středu a tam strávili většinu času hledáním pelety (Tommasi and Blanc, 2004).

Později Tommasi a Etienne pozorovali vliv hipokampu na generalizaci prostředí na základě jeho geometrie. Srovnávali schopnost potkanů s oboustrannou hipokampální lézí (oproti kontrolním potkanům) lokalizovat střed arény při přenesení do uzavřených arén jiného tvaru. Potkani s lézí řešili tento úkol hůře, což poukázalo na možnou roli hipokampu v této prostorové úloze (Tommasi and Etienne, 2005).

Způsoby orientace pomocí geometrie prostoru jsou pozorovány i u lidí. Bylo ukázáno, že už několik měsíců staré děti umí zpracovávat prostorovou informaci o geometrii prostředí. Hermer a Spelke pozorovali, že dospělí jedinci používají při orientaci jak geometrické tak i jiné znaky prostředí (např. barvy), zatímco děti se spoléhají výhradně na geometrii prostoru (Hermer and Spelke, 1994). Po znovuprovedení tohoto experimentu, kdy 17 – 24 měsíců staré děti měly najít v jednom rohu obdélníkové místnosti schovanou hračku, bylo toto tvrzení vyvráceno. Děti se sice stále rozhodovaly mezi dvěma protilehlými rohy (tedy na základě geometrické informace), ale po zvětšení místnosti, ve které se pokus konal, se děti začaly orientovat nejen podle geometrie místnosti, ale přidaly i informace negeometrické. Byly tedy schopny integrovat obě informace podobně jako dospělí lidé (Learmonth et al., 2001).

Další studie porovnává schopnost reorientace u tříletých, čtyřletých a pětiletých dětí, které řešily stejnou úlohu, ale na stolním obdélníkovém modelu. Použit geometrickou informaci pro určení správného rohu uměly až čtyřleté děti a děti ve věku pěti let byly schopné spojit geometrické informace s negeometrickými. Tento experiment tedy poukazuje na dřívější schopnost reorientace u dětí, které se mohou v prostoru aktivně pohybovat (Gouteux et al., 2001).

Dřívější experimenty, ve kterých byly srovnávány malé děti a potkani, ukázaly, že se děti stejně jako potkani přednostně spoléhaly na tvar prostředí, které je obklopovalo a ignorovaly

lokální značky. Tyto pokusy naznačují, že prostorová orientace a lokalizování objektů může mít stejný základní mechanismus u lidí a některých druhů savců (Wang et al, 1999).

5 Závěr

Prostorové úlohy nám umožňují testovat obecné mechanismy neuronálního podkladu učení a dalších kognitivních funkcí, a proto je jejich rozvoj a provádění experimentů s prostorovými úkoly důležitou součástí neurofyziologie.

V mnoha experimentech byla prokázána důležitost hipokampu a přilehlých struktur také v procesech paměti. Vzhledem k tomu, že hipokampus je strukturou mozku, která je narušena u některých neurodegenerativních chorob, nám prostorové úlohy také umožňují testovat fungování různých farmak a mohou sloužit i k časné diagnóze těchto chorob.

6 Přehled literatury

Bennett A. T. D. (1996): Do animals have cognitive maps? *Journal of Experimental Biology*. 199: 219-224

Bureš J., Fenton A. A., Kaminsky YU., Zinyuk L. (1995): Place cells and place navigation. *Psychology*. 94: 343-350

Clayton N. S., Dickinson A. (1998): Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*. 395: 272-274

Collett T. S., Cartwright B. A., Smith B. A. (1986): Landmark learning and visuo-spatial memories in gerbils. *Journal Comp Psychol*. 158: 835-851

Collett T. S., Graham P. (2004): Animal Navigation: Path Integration, Visual Landmarks and Cognitive Maps. *Current Biology*. 14: 475-477

Dudchenko P. A. (2003): The head direction system and navigation. In *The Neurobiology of Spatial Behaviour*. Oxford University Press

Dudchenko P. A., Taube S. J. (1997): Correlation between head direction cell activity and spatial behavior on a radial arm maze. *Behav Neurosci*. 111: 3-19

Gallistel, C. R. (1990): The organization of learning. Cambridge and London, The MIT Press, 648 pp.

Golob E. J., Stackman R. W., Wong A. C., Taube J. S. (2001): On the behavioral significance of head direction cells: neural and behavioral dynamics during spatial memory tasks. *Behav Neurosci*. 115: 285-304

Golob E. J., Taube S. J. (1997): Head direction cells and episodic spatial information in rats without a hippocampus. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 94: 7645-7650

Goodridge J. P., Dudchenko P. A., Worboys K. A., Golob E. J., Taube S. J. (1998): Cue control and head direction cells. *Behav Neurosci*. 112: 749-761

Gouteux S., Vauclair J., Thinus-Blanc C. (2001): Reorientation in a small-scale environment by 3-, 4- and 5-year-old children. *Cognitive Development*. 16: 853-869

Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M. B., Moser E. I. (2005): Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*. 436: 801-806

Healy S. D., Hodgson Z., Braithwaite V. (2003): Do animals use maps? In *The Neurobiology of Spatial Behaviour*. Oxford University Press

- Healy S. D., Gwinner E., Krebs J. R. (1996): Hippocampal volume in migratory and non-migratory warblers: effects of age and experience. *Behav Brain Res.* 81: 61-68
- Healy S. D., Krebs J. R. (1996): Food storing and the hippocampus in Paridae. *Brain Behav Evol.* 47: 195-199
- Hermer L., Spelke E. S. (1994): A geometric process for spatial reorientation in young children. *Nature.* 370: 57-59
- Jacobs L. F., Gaulin S. J., Sherry D. F., Hoffman G. E. (1990): Evolution of spatial cognition: sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size. *Proc Natl Acad Sci U.S.A.* 87: 6349-6352
- Jeffery K. J. (2003): The neurobiology of spatial behaviour. Oxford University Press. 11-31
- Jeffery K. J., Burgess N. (2006): A metric for the cognitive map: found at last? *Trends Cogn Sci.* 10: 1-3
- Jones J. E., Antoniadis E., Shettleworth S. J., Kamil A. C. (2002): A comparative study of geometric rule learning by nutcrackers (*Nucifraga columbiana*), pigeons (*Columba livia*), and jackdaws (*Corvus monedula*). *Journal Comp Psychol.* 116: 350-356
- Kamil A. C., Cheng K. (2001): Way-finding and landmarks: The multiple-bearings hypothesis. *The Journal of Experimental Biology.* 2043: 101-113
- Kamil A. C., Jones J. E. (1997): The seed-storing corvid Clark`s nutcracker learns geometric relationships among landmarks. *Nature.* 390: 276-279
- Kamil A. C., Jones J. E. (2000): Geometric rule learning by Clark`s nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Journal Exp Psychol Anim Behav Process.* 26: 439-453
- Kelemen E., Pašćalková E. (2000): O studiu paměti u lidí a zvířat. *Vesmír.* 79: 633-635
- Knierim J. J., Kudrimoti H. S., McNaughton B. L. (1995): Place cells, head direction cells, and the learning of landmark stability. *Journal of Neurosci.* 15:1648-1659
- Learmonth A. E., Newcombe N. S., Huttenlocher J. (2001): Toddlers` use of metric information and landmarks to reorient. *Journal Exp Child Psychol.* 80: 225-244
- Maguire E. A., Burke T., Phillips J., Staunton H. (1996): Topographical disorientation following unilateral temporal lobe lesions in humans. *Neuropsychologia.* 34: 993-1001
- Maguire E. A., Frackowiak R. S., Frith C. D. (1997): Recalling routes around london: activation of the right hippocampus in taxi drivers. *Journal of Neurosci.* 17: 7103-7110
- Maguire E. A., Gadian D. G., Johnsrude I. S., Good C. D., Ashburner J., Frackowiak R. S., Frith C. D. (2000): Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proc Natl Acad Sci U.S.A.* 97: 4414-4416

- McNaughton B. L., O'Keefe J., Barnes C. A. (1983): The stereotrode: a new technique for simultaneous isolation of several single units in the central nervous system from multiple unit records. *Journal of Neurosci Methods*. 8: 391-397
- Muller R. U. (1996): A quarter of a century of place cells. *Neuron*. 17: 979-990
- Muller R. U., Bostock E., Taube J. S., Kubie J. L. (1994): On the directional firing properties of hippocampal place cells. *Journal of Neurosci*. 14: 7235-7251
- Muller R. U., Kubie J. L., Ranck J. B., Jr. (1987): Spatial firing patterns of hippocampal complex-spike cells in a fixed environment. *Journal of Neurosci*. 7: 1935-1950
- Muller R. U., Ranck J. B., Taube J. S. (1996): Head direction cells: properties and functional significance. *Current Opinion in Neurobiology*. 6: 196-206
- O'Keefe J. (1999): Do hippocampal pyramidal cells signal non-spatial as well as spatial information? *Hippocampus*. 9: 352-364
- O'Keefe J., Burgess N. (1996): Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature*. 381: 425-428
- 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
- O'Keefe J., Nadel L. (1978): *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford University Press, 55-101
- Quirk G. J., Muller R. U., Kubie J. L. (1990): The firing of hippocampal place cells in the dark depends on the rat's recent experience. *Journal of Neurosci*, 10: 2006-2017
- Spetch M. L., Cheng K., MacDonald S. E. (1996): Learning the configuration of a landmark array: I. Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal Comp Psychol*. 110: 55-68
- Stuchlík, A. (2003): Space and spatial orientation. *Cesk Fysiol.*, 52: 22-23
- Taube S. J., Muller R. U., Ranck J. B. (1990): Head-Direction Cells Recorded from the Postsubiculum in Freely Moving Rats. II. Effects of Environmental Manipulations. *Journal of Neurosci*. 10:436-447
- Tolman E. C. (1948): Cognitive maps in rats and men. *Psychol Bull*. 55: 189-208
- Tommasi L., Etienne S. (2005): Generalization in place learning across geometrically different environments is impaired by hippocampal lesions in rats. *Neurobiology of Learning and Memory*. 84: 1-8
- Tommasi L., Thinus-Blanc C. (2004): Generalization in place learning and geometry knowledge in rats. *Learn Mem*. 11: 153-161
- Tommasi L., Vallortigara G. (2001): Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemispheres of the avian brain. *Behav Neurosci*. 115: 602-613

Wang R. F., Hermer L., Spelke E. S. (1999): Mechanisms of reorientation and object localization by children: a comparison with rats. *Behav Neurosci.* 113: 475-485

Whishaw I. Q., Tomie J. A. (1997): Piloting and dead reckoning dissociated by fimbria-fornix lesions in a rat food carrying task. *Behav Brain Res.*, 89: 87-97

Odkazy na obrázky:

<http://images.google.com/imgres?imgurl=http://www.neuroscience.bham.ac.uk/neurophysiology/images/hippocampus.png&imgrefurl=http://www.neuroscience.bham.ac.uk/neurophysiology/research/hippocampus.htm&h=546&w=947&sz=393&hl=cs&start=8&tbnid=NV0cYuD77G8mqM:&tbnh=85&tbnw=148&prev=/images%3Fq%3Dhippocampus%26svnum%3D10%26hl%3Dcs%26lr%3D>

<http://images.google.com/imgres?imgurl=http://memorylossonline.com/glossary/images/hippocampus.jpg&imgrefurl=http://www.memorylossonline.com/glossary/hippocampus.html&h=1133&w=1200&sz=129&hl=cs&start=6&tbnid=z1XIWIRScawh8M:&tbnh=142&tbnw=150&prev=/images%3Fq%3Dhippocampus%26svnum%3D10%26hl%3Dcs%26lr%3D>

http://images.google.com/imgres?imgurl=http://www.ratbehavior.org/images/RadialMaze.jpg&imgrefurl=http://www.ratbehavior.org/RatsAndMazes.htm&h=413&w=414&sz=16&hl=cs&start=4&tbnid=o9nBOK18KmDm_M:&tbnh=125&tbnw=125&prev=/images%3Fq%3Dradial%2Bmaze%26svnum%3D10%26hl%3Dcs%26lr%3D