

Prostorová paměť a navigace

Lukáš Hejtmáne

Co si odnést

K čemu slouží navigace? Jaké typické navigační chování u zvířat pozorujeme?

Proč psychology a neuropsychology navigace zajímá?

Jaké navigační strategie existují?

Jak se liší allocentrická a egocentrická navigace?

Jaké jsou typické experimenty zkoumající navigační chování?

Jaká vodítka zvířata pro navigaci využívají?

Jaké jsou základní neurální systémy podporující navigační chování?

Proč zvířata navigují?

Migrace

Návrat do hnízda, nory

Útěk před predátorem

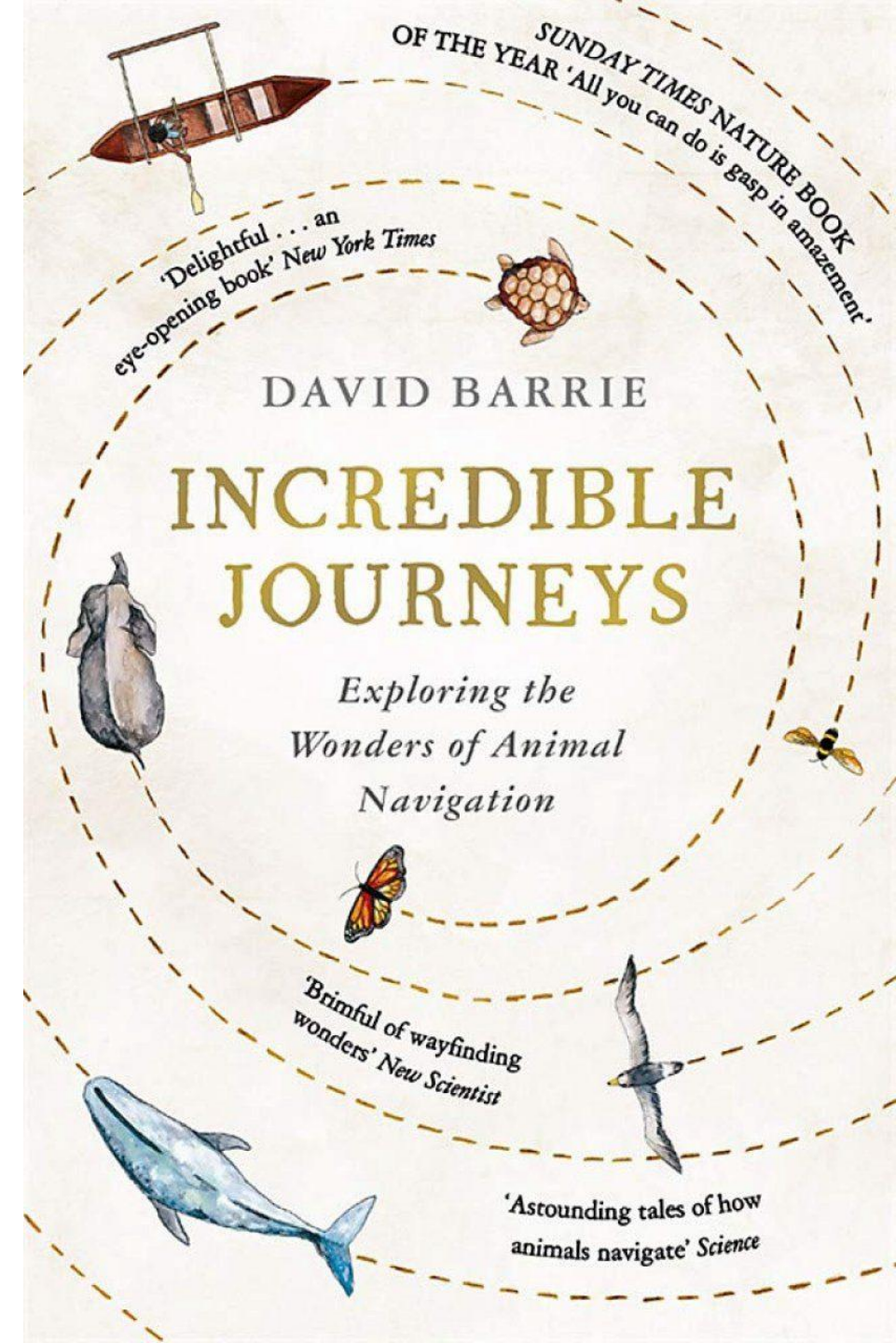
Povodně, tornáda

Získávání potravy

Cestování za potravou a návrat do hnízda/nory

Obstarávání potravy pro mláďata

Páření





<https://geoawesomeness.com/awesome-interactive-visualization-of-bird-migrations/>

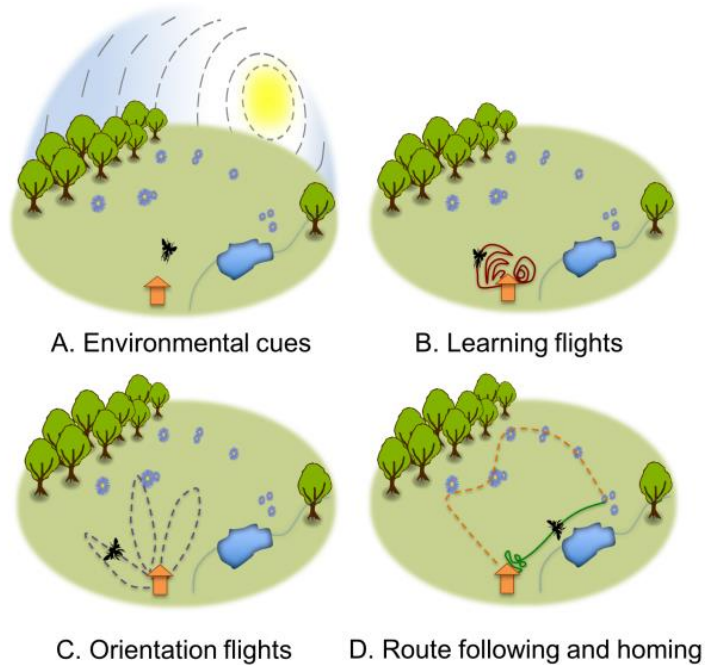
<http://globeofbirdmigration.com/>

<http://maps.tnc.org/migrations-in-motion/#5/42.537/-103.557>

Včely

Včely vykonávají „průzkumné“ lety

Učí se pozici úlu



<https://www.youtube.com/watch?v=0uj1HSy2Ttk>

Navigace a hadi

Výzkumníci přenesli krajty z hnízda

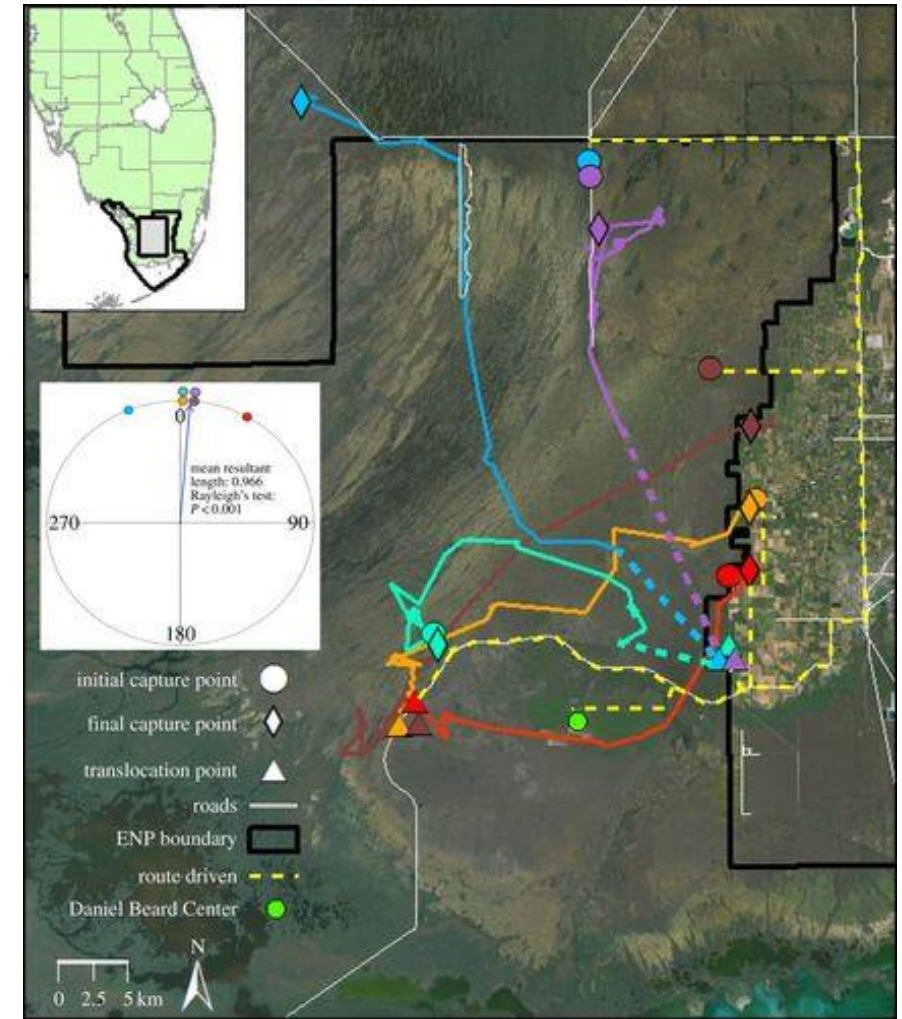
Cesta 21-35 km

Krajty se vrátily zpět na původní místo s přesností 5km

Cesta se zdála „přímá“

Krajty se vydaly cca správným směrem

Žádná nevyrazila vysloveně špatně



Pittman, S. E., Hart, K. M., Cherkiss, M. S., Snow, R. W., Fujisaki, I., Smith, B. J., Mazzotti, F. J., & Dorcas, M. E. (2014). Homing of invasive Burmese pythons in South Florida: evidence for map and compass senses in snakes. *Biology Letters*, 10(3), 20140040.

Co to je navigace?

Lokalizace

Kde jsem? Znáám to tady?

Plánování cesty

Vidím cíl? Můžu tam jít?

Znáám cestu k cílí?

Kde jsem vůči cílí a jak se můžu přiblížit?

Vykonání cesty

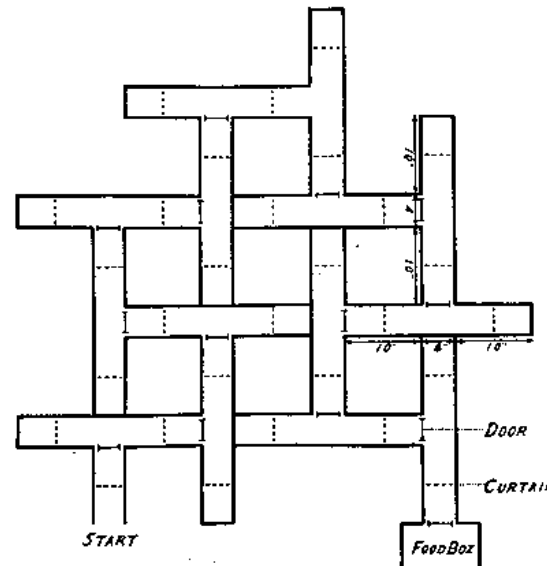
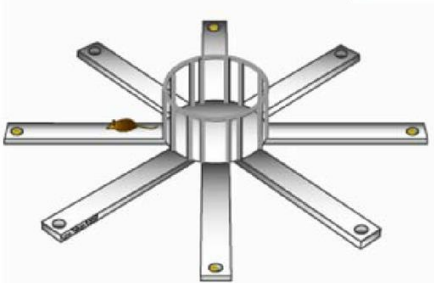
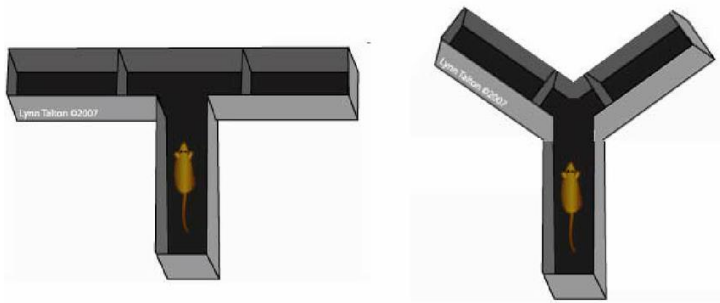
Korekce na základě překážek či chyb



Je to navigace?

Navigace vs učení (stimulus response)

I vizuální strategie nemusí využívat prostorových znalostí (diskriminační a generalizační učení)



Plan of maze
14-Unit T-Alley Maze

FIG. 1

(From M. H. Elliott, The effect of change of reward on the maze performance of rats. *Univ. Calif. Publ. Psychol.*, 1928, 4, p. 20.)

Proč studovat navigaci?

“Vyšší” kognitivní proces

Vyžaduje integraci mnoha procesů

Vnímání

Paměť

Integrace vjemů – myšlení, kreativita, imaginace

Vnímání se mezi druhy liší, chování ne

Přirozený úkol

Všechna zvířata navigují

Srovnatelná mezi lidmi a zvířaty

Umožňuje zadat stejné úlohy lidem a potkanům

Testy neurodegenerativních chorob, léků atd.

Navigace a vnímání

Vnější vodítka (allothetic cues)

Zrak

Pachy

Magnetické pole

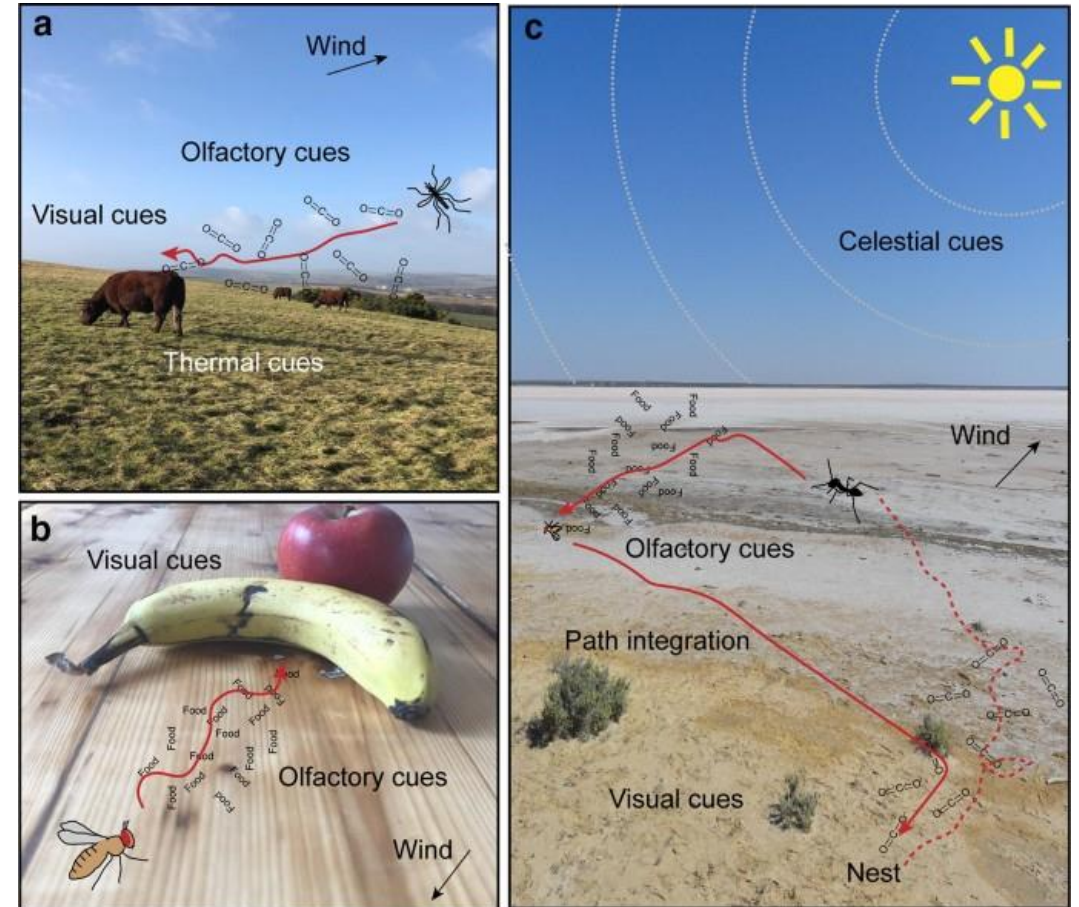
Echolokace (geometrie prostoru)

Zvuk – proč ano, proč ne?

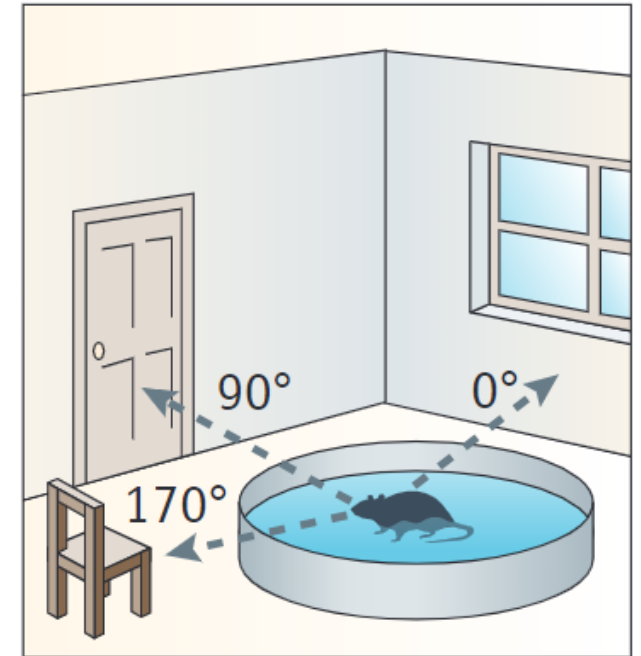
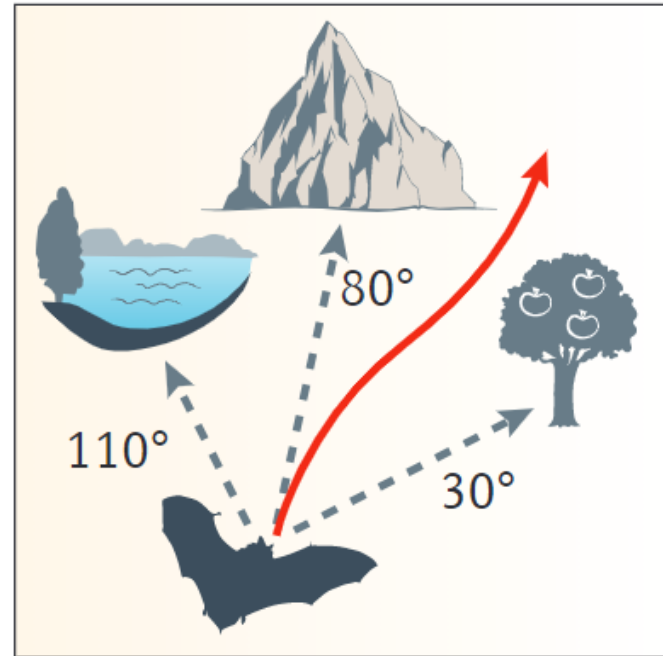
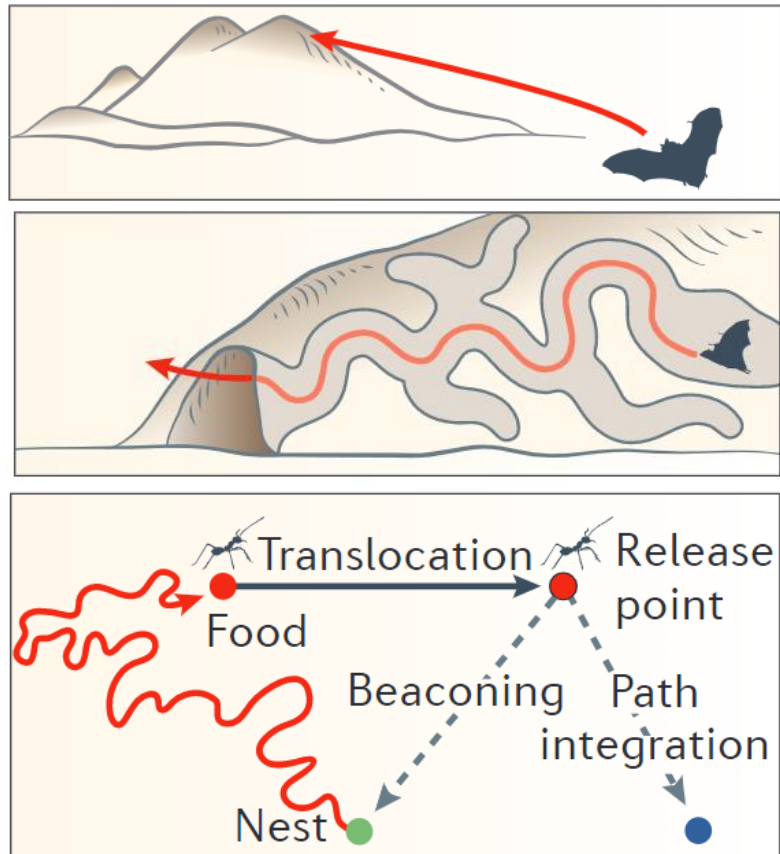
Vnitřní vodítka (idiothetic cues)

Propriocepce

Vestibulární systém



Typy navigace



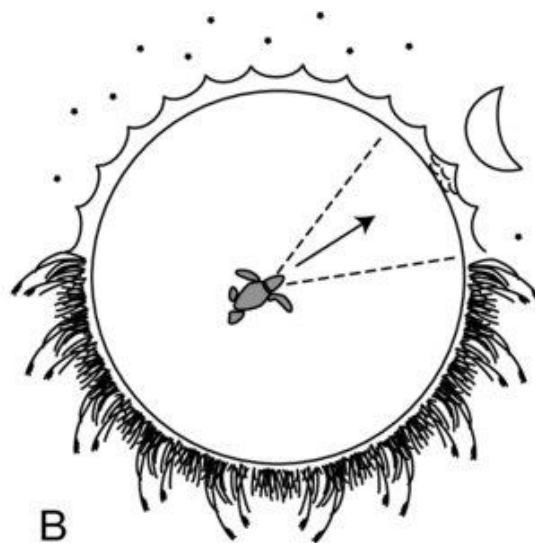
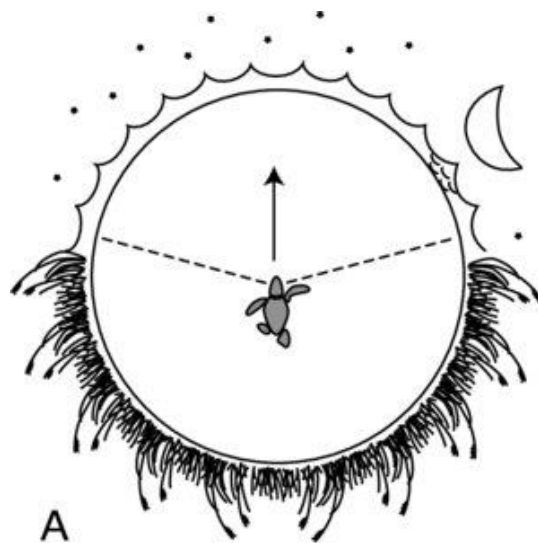
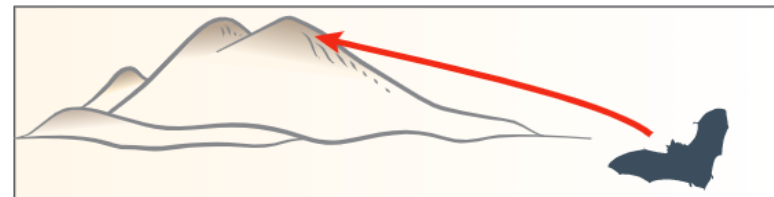
Geva-Sagiv, M., Las, L., Yovel, Y., & Ulanovsky, N. (2015). Spatial cognition in bats and rats: from sensory acquisition to multiscale maps and navigation. *Nature Reviews. Neuroscience*, 16(2), 94–108.

Beaconing

Navigace ke konkrétnímu zdroji vnějšího vodítka

Přibližování k pachu, zvuku

Pasivní, nevyžaduje další zpracování krom vnímání



Beaconing u karety obecné

Želvy se rodí v noci a po narození se potřebují rychle dostat do moře

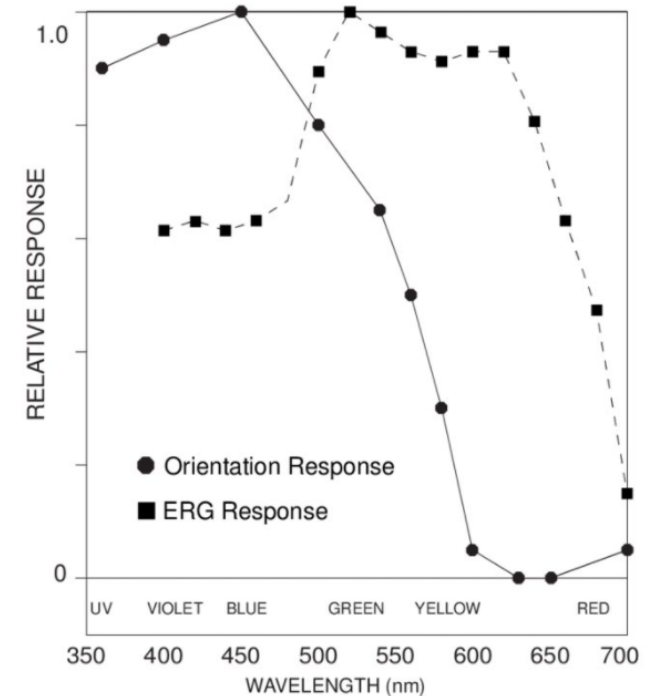
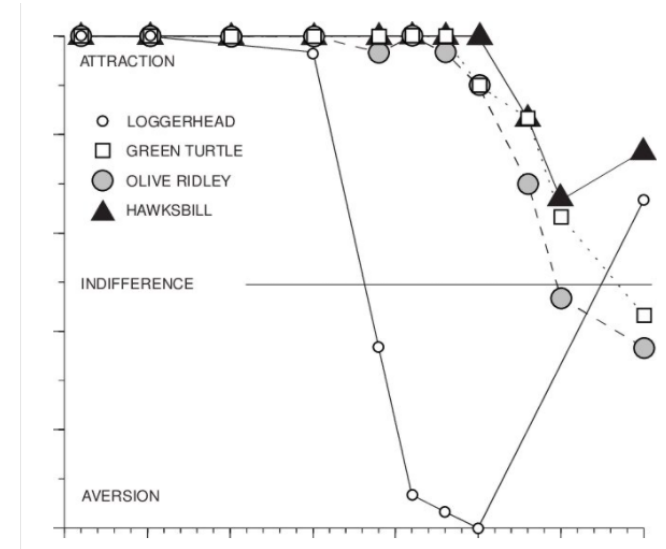
Ochrana před predátory

Moře se za čistého počasí leskne

Beaconing ke konkrétnímu zdroji světla

Želvy preferují modré světlo a mají averzi ke žlutému

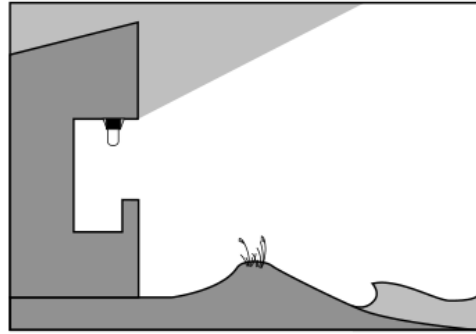
Witherington, Blair & Martin, Erik. (2003). Understanding, Assessing, and Resolving Light-Pollution Problems on Sea Turtle Nesting Beaches. Fl. Mar. Res. Inst. Tech. Rep. TR-2.





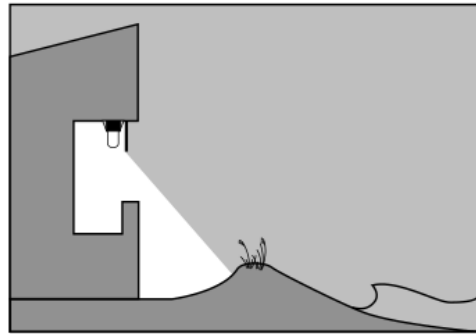
APPENDIX F

Diagrams depicting solutions to two common lighting problems near sea turtle nesting beaches:
balcony or porch lighting and parking-lot lighting.



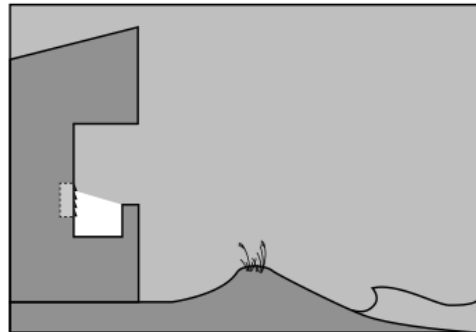
POOR

Poorly directed balcony lighting can cause problems on sea turtle nesting beaches.



BETTER

Completely shielding fixtures with a sheet of metal flashing can reduce stray light reaching the beach.

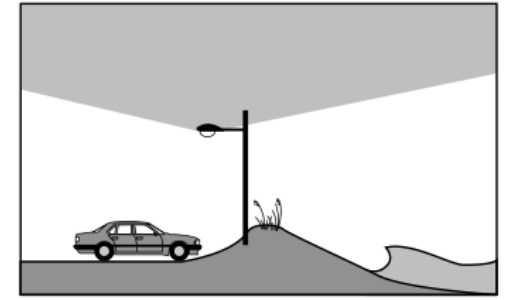


BEST

Louvered step lighting is one of the best ways to light balconies that are visible from nesting beaches.

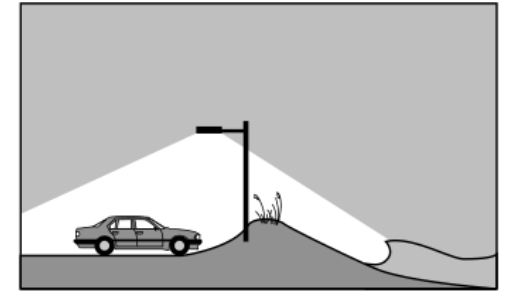
POOR

Poorly directed parking lot lighting can cause problems on sea turtle nesting beaches.



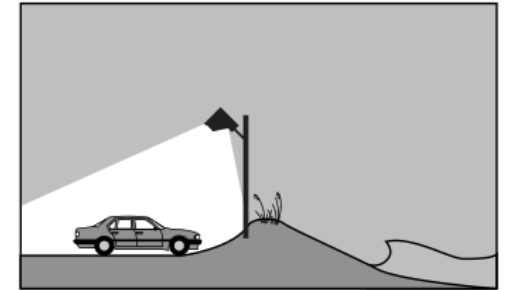
BETTER

Fixtures with 90° cutoff angles can reduce the amount of stray light reaching the beach.



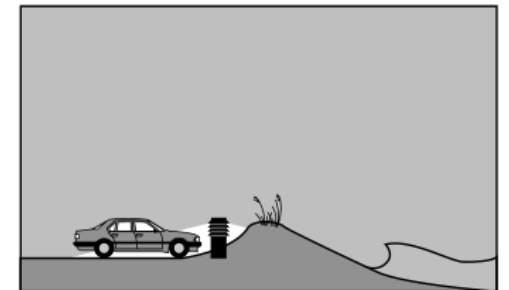
MUCH BETTER

Fully hooded floods can direct light accurately and reduce stray light even more.



BEST

Low-mounted, louvered bollard fixtures are the best way to light parking lots near nesting beaches.



Mravenci a navigace ke zdroji

Mravenci zanechávají pachovou stopu ke zdroji potravy

Tato trasa je přímá

na rozdíl od trasy, kterou ušli směrem k jídlu

Když jsou na konci trasy přesunuti, chovají se, jako by nebyli (vyrazí paralelně ke správné cestě)

Shen, J. X., Xu, Z. M., & Hanks, E. (1998). Direct homing behaviour in the ant *Tetramorium caespitum* (Formicidae, Myrmicinae). *Animal behaviour*, 55(6), 1443-1450.

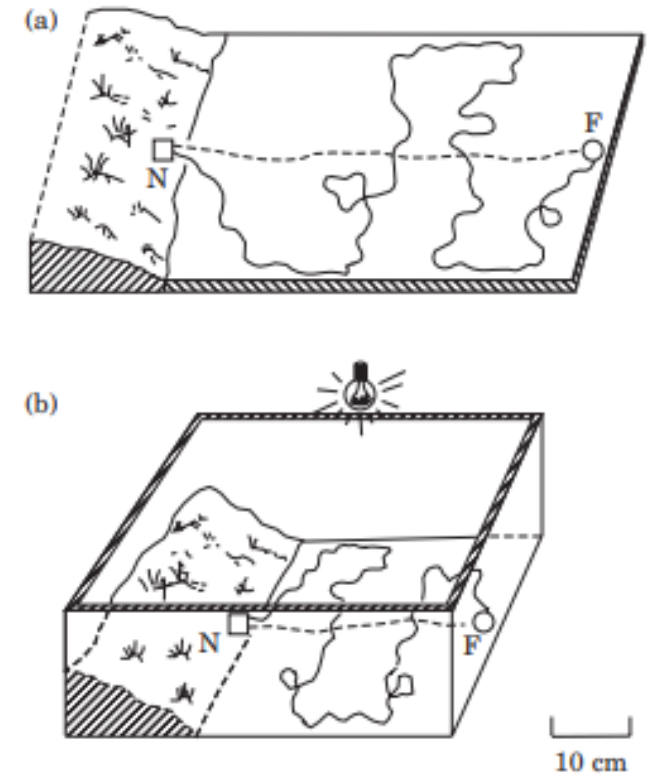


Figure 1. Diagram of the experimental apparatus for the ants used (a) in the field and (b) the laboratory. N, nest; F, food site. —: The outward path of an ant; ---: its homeward path.

Propriocepce a vestibulární input

Vnímání vlastního pohybu

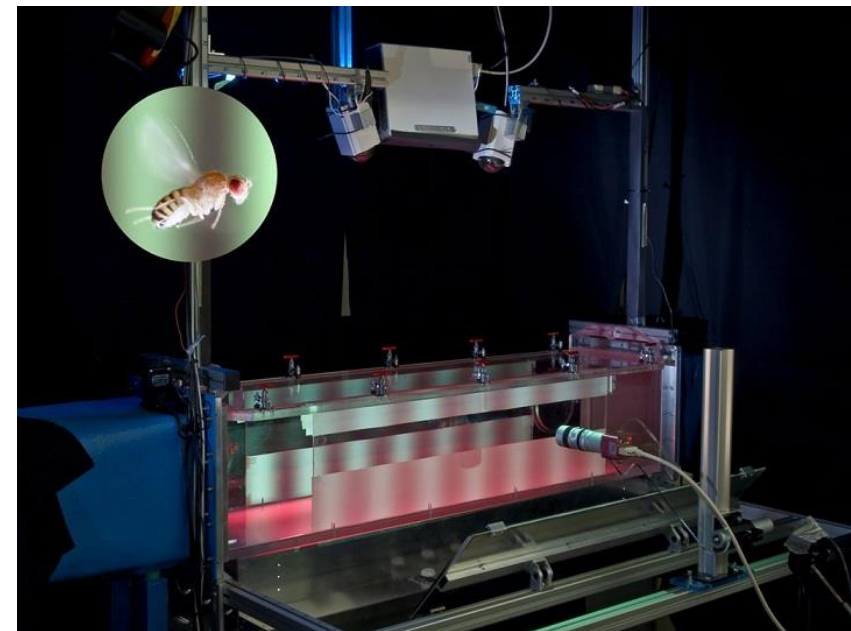
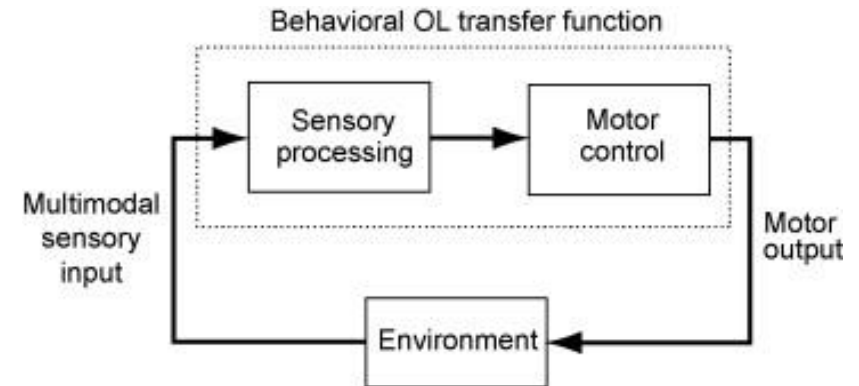
Kroky, pohyby končetin, mávnutí křídly

„šel jsem 3 kroky vpřed, pak se otočil doleva, pak dva zpět“

Vnímání změn polohy (vestibulární input)

Cesta dopravními prostředky

„jeli jsme rovně cca 10 vteřin, pak jsme zatočili doleva“



Integrace dráhy

Dead reckoning (Deduced reckoning)

Výpočet “vektoru domů” – homing vector

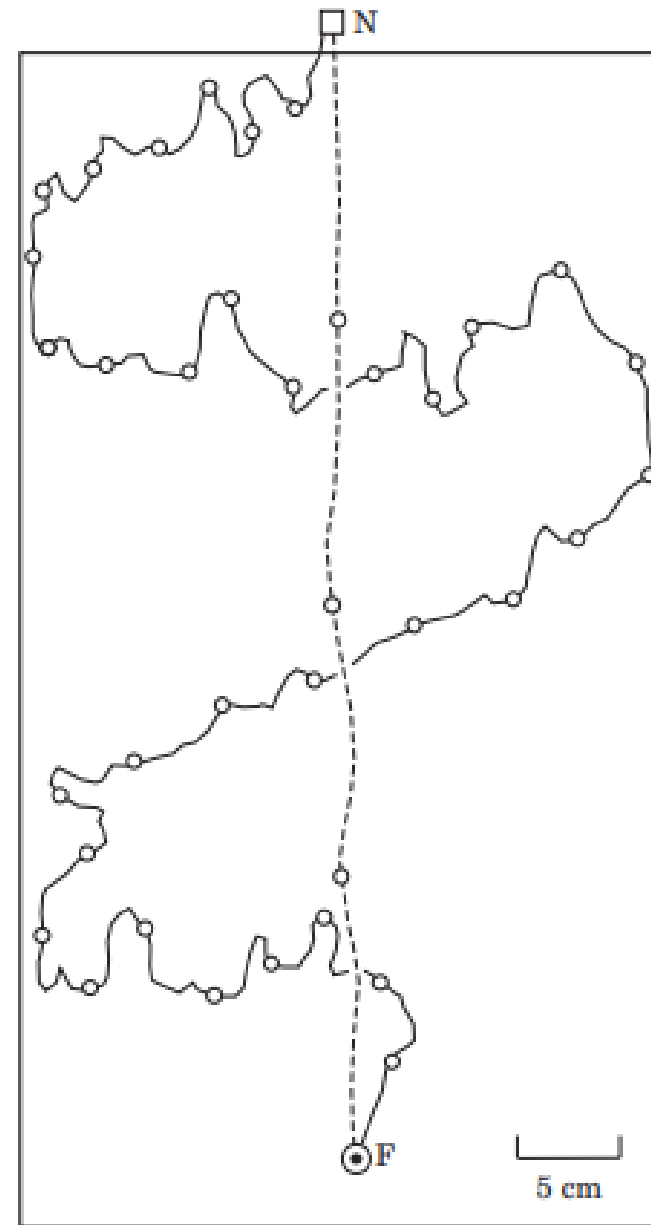
Využívá interních vodítek

Externí vodítka se nepoužívají přímo pro navigaci,
ale pouze pro výpočet odchylky dráhy

Např. optický tok, solární azimut

Pokud mravence uvězníme v temné krabici na několik hodin a vypustíme, vydá se stejným směrem, kterým by měl

Pozice slunce není při návratu důležitá



Integrace dráhy II

Zásadní pro prostory bez jasných externích vodítek

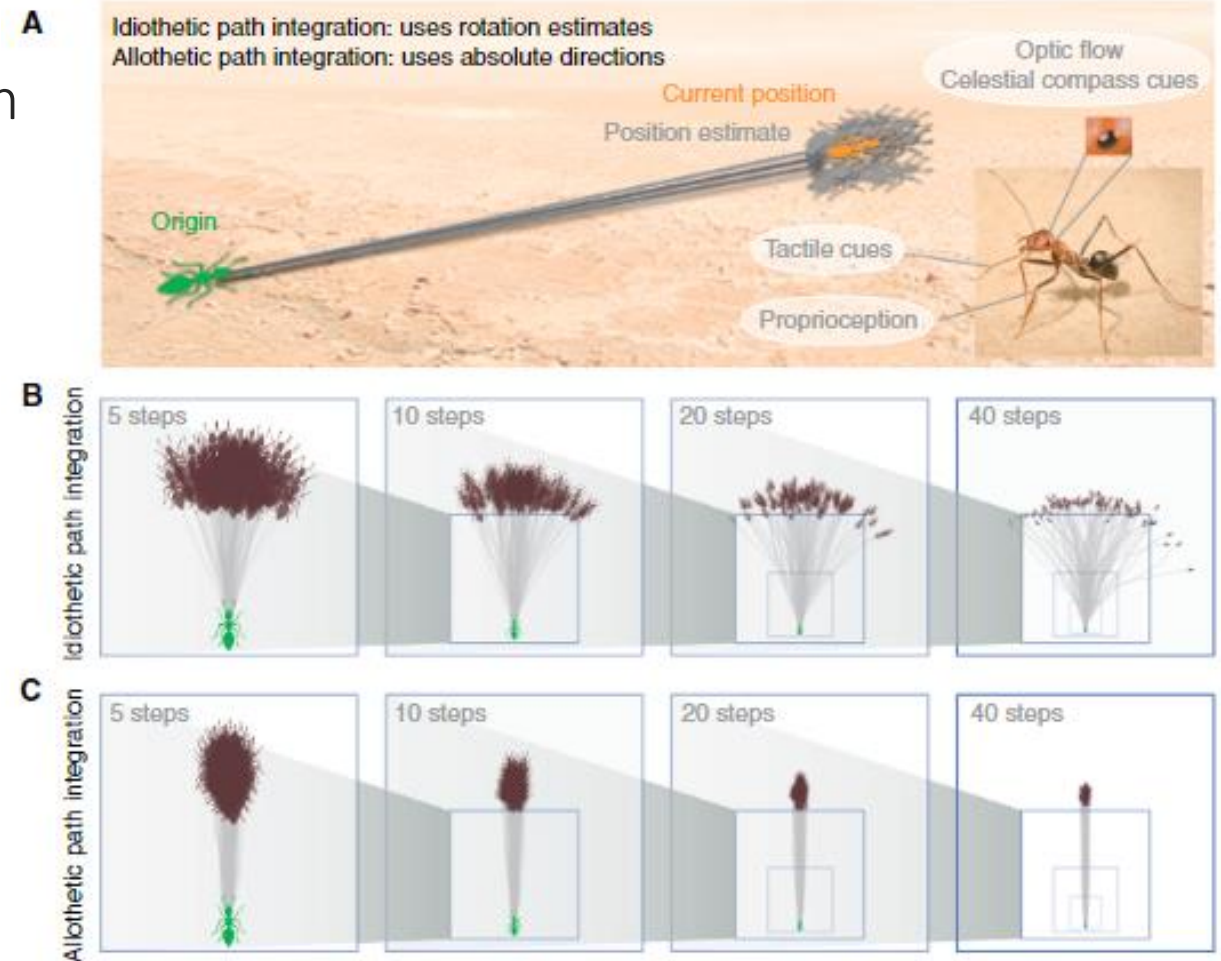
Poušť, moře, sněhové pláně

Trpí kumulativní chybou

Každá chyba se nasčítá

Když jednou ztratíme orientaci, už ji nenajdeme

Chyba rotace, chyba vzdálenosti



Referenční rámce

Pozice neexistuje – vždy je vázaná na nějaký bod v prostoru

Egocentrický rámec

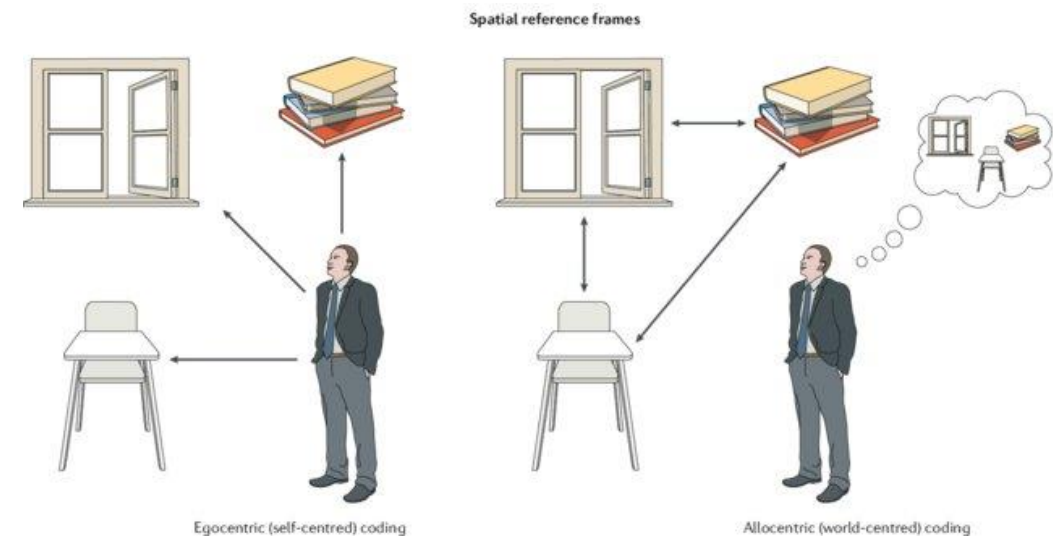
Vztah jedince k okolním objektům, závislý na pozici a rotaci jedince

Zpracovávána v **parietálním laloku** (vztah k motorickému a somatosenzirickému kortexu)

Allocentrický rámec

Vztahy mezi objekty mezi sebou, nezávislý na jedinci

Zpracovávána v **MTL** (zejména hipokampus)



Coughlan, G., Laczó, J., Hort, J., Minihane, A.-M., & Hornberger, M. (2018). Spatial navigation deficits - overlooked cognitive marker for preclinical Alzheimer disease? *Nature Reviews. Neurology*, 14(8), 496–506.

Následování cesty/asociační učení

Route following/response strategies

Egocentrická navigace

Nutné pouze znát, kde zatočit, kde změnit směr

Také nutné dobře integrovat dráhu a udržovat správný směr

Behavioristické modely

Tradiční bludiště

Výzkumně elegantní

Pouze měříme binární odpovědi – správně, špatně

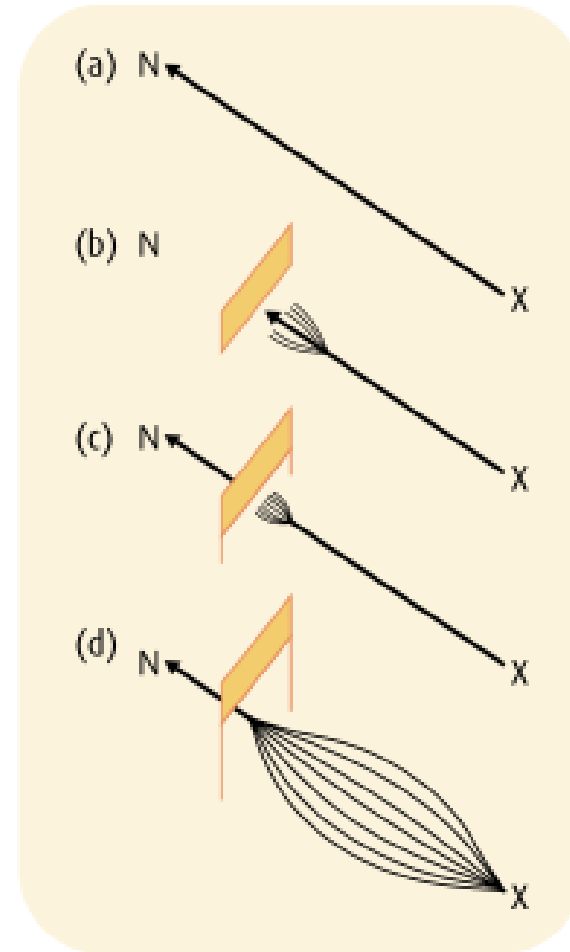


Japonští mravenci

Integrace dráhy nefunguje zcela správně

Často se odchýlí z trasy, ale na konci se „najdou“

Zdá se, že využívají siluety horizontu pro upřesnění pozice a cíle



Fukushi, T. (2001). Homing in wood ants, *Formica japonica*: use of the skyline panorama. *Journal of Experimental Biology*, 204(12), 2063-2072.

Netopýři

Netopýři cestují dlouhé vzdálenosti (15km) mezi jeskyní a konkrétním zdrojem potravy

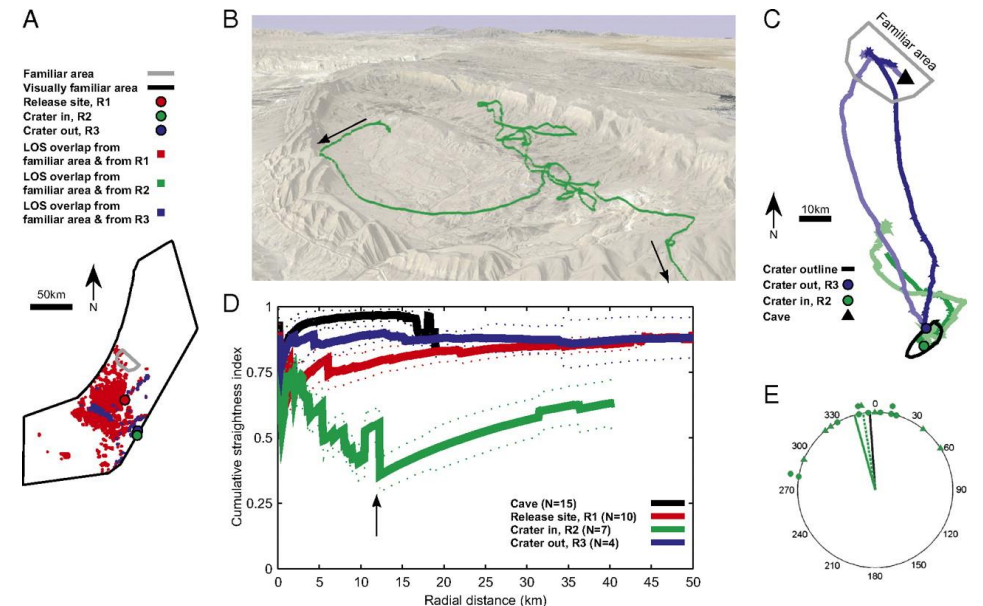
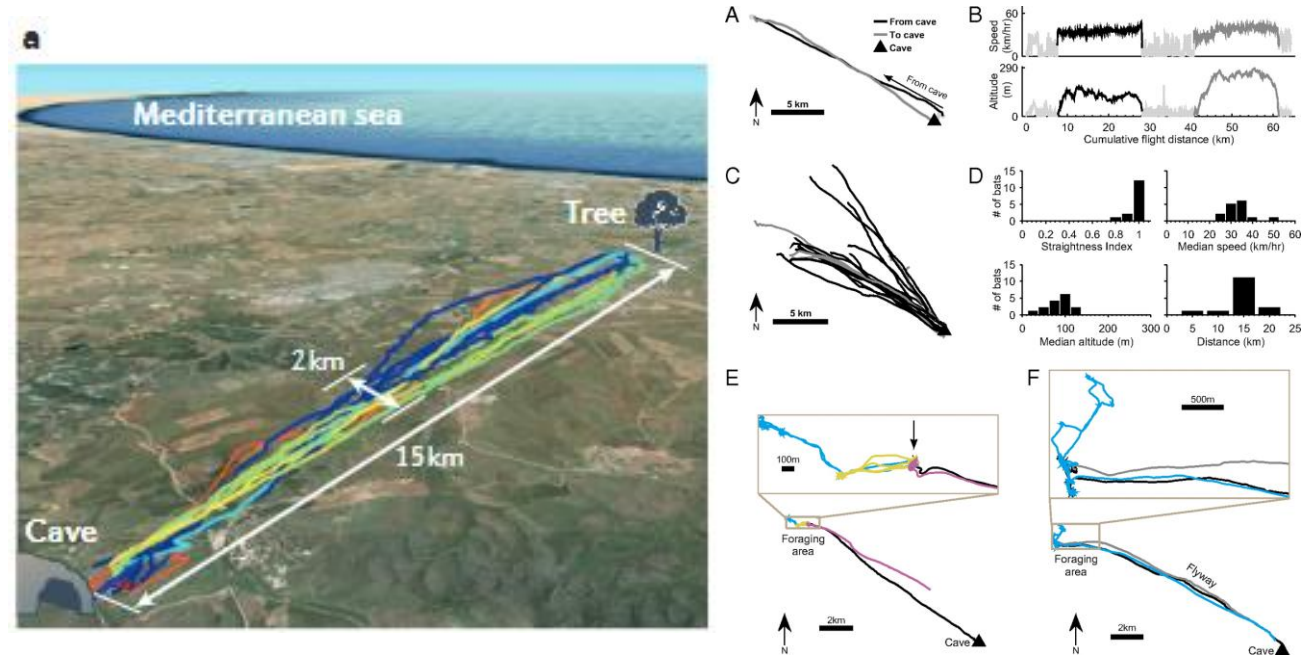
Přímé trasy tam a zpět, trasy jsou rovné i při návratu zpět z jiných míst

Nedá se vysvětlit pomocí „beaconing“

Dislokace do „neznámé“ oblasti

Pokud vidí horizont, orientují se rychle

Pokud je vypustíme v kráteru, chvíli trvá, než najdou vodítka



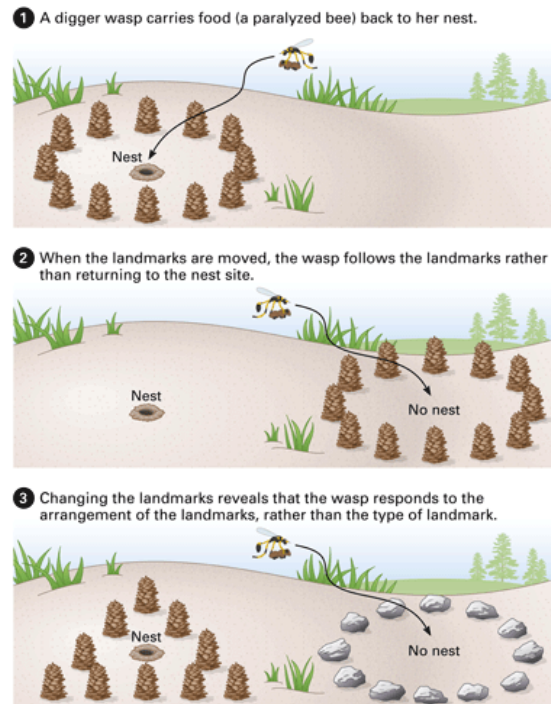
Tsoar, A., Nathan, R., Bartan, Y., Vyssotski, A., Dell’Omo, G., & Ulanovsky, N. (2011). Large-scale navigational map in a mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(37), E718–E724.

Hmyz a vizuální navigace

Niko Tinbergen

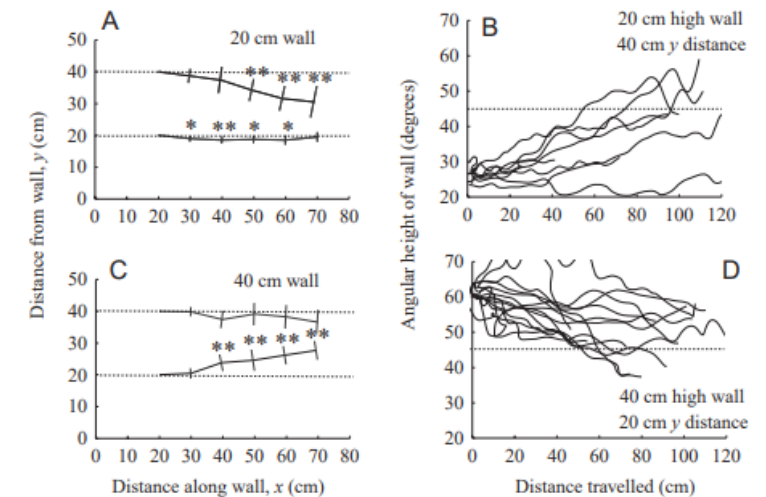
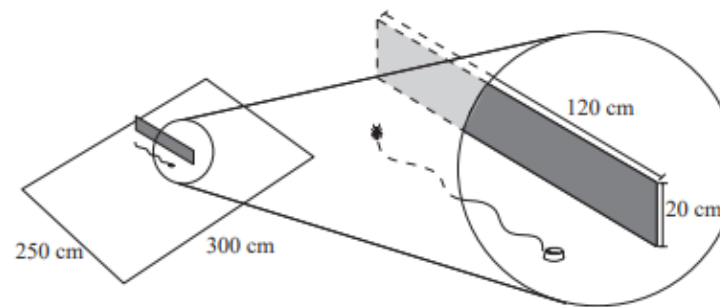
Posun či změna okolí u úlu vede k chybné navigaci

Včely zřejmě navigují pomocí zraku



Thomas Collet, Peter Graham

Mravenci se naučí cestovat podél zdi
Zvýšení/snížení výšky zdi ovlivňuje jak daleko od ní se pohybují



Graham, P., & Collett, T. S. (2002). View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *The Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 16), 2499–2509.

View-dependent navigation

„Snapshot memory“ - Cartwright a Collet (1983)

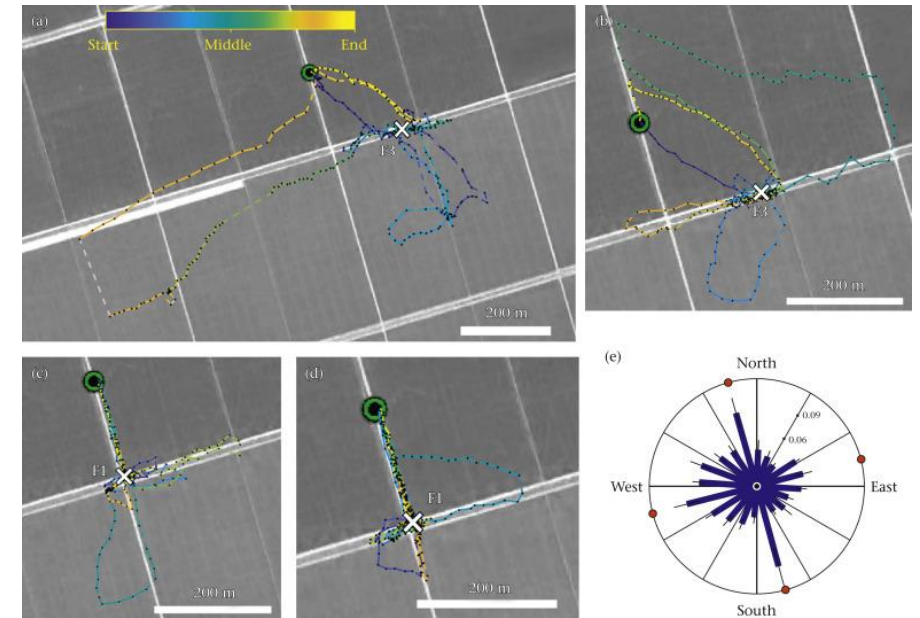
Mravenci i včely se často otáčejí a dívají se zpátky

Spojování konkrétní „scény“ se směrem pohybu
Snaha vytvořit stejný pohled

Podobné jako response-based strategie, ale
komplexnější

Vyžaduje přepočítání pozic a velikostí

Na rozdíl od „beaconing“, zvíře nejde nutně
přímo za směrem pohybu



Brebner, J. S., Makinson, J. C., Bates, O. K., Rossi, N., Lim, K. S., Dubois, T., ... Woodgate, J. L. (2021). Bumble bees strategically use ground level linear features in navigation. *Animal Behaviour*, 179, 147–160. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.07.003>

Problémy s response-based strategiemi

Neflexibilní

Překážky či změny v prostředí kompletně změní navigaci

Většina navigačních úloh se dá vyřešit asociačním učením

Experimenty často nepotvrzují navigaci, ale prosté učení

ALE!

Integrace dráhy a latentní učení nejsou asociativně podmíněné

Musí existovat prostorové učení, které není napodmiňované



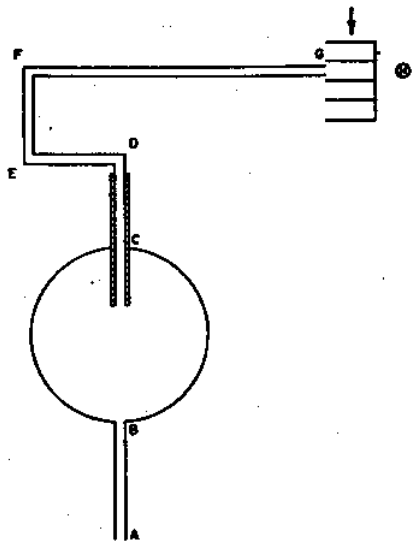
Edward Tolman

Pozoroval, že potkani se latentně učí prostorovým informacím

Učení není závislé na odměně

Potkan využívá znalostí prostoru

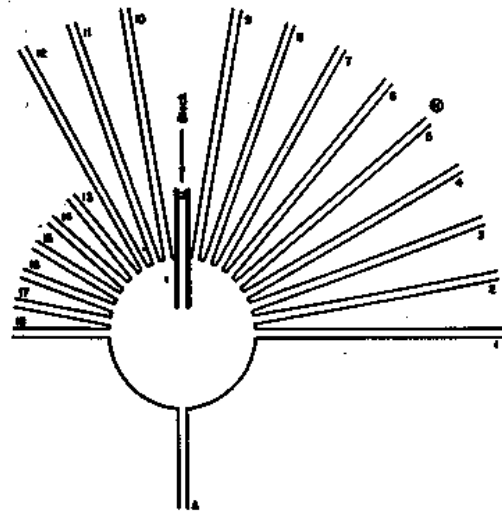
1948 – teorie kognitivních map



Apparatus used in preliminary training

FIG. 15

(From E. C. Tolman, B. F. Ritchie and D. Kalish, Studies in spatial learning. I. Orientation and the short-cut. *J. exp. Psychol.*, 1946, 36, p. 16.)



Apparatus used in the test trial

FIG. 16

(From E. C. Tolman, B. F. Ritchie and D. Kalish, Studies in spatial learning. I. Orientation and short-cut. *J. exp. Psychol.*, 1946, 36, p. 17.)

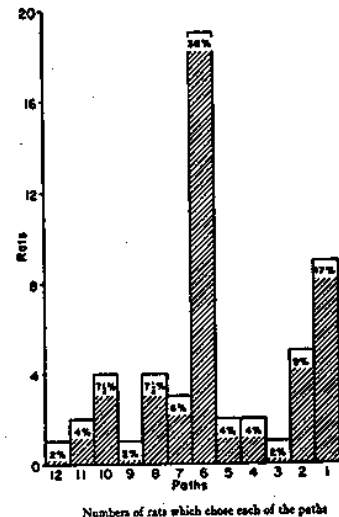
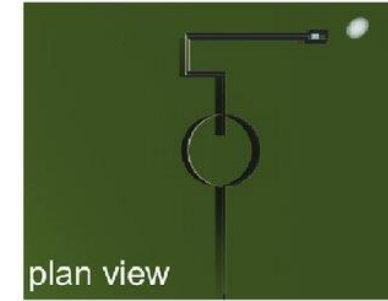


FIG. 17

(From E. C. Tolman, B. F. Ritchie and D. Kalish, Studies in spatial learning. I. Orientation and the short-cut. *J. exp. Psychol.*, 1946, 36, p. 19.)

training phase

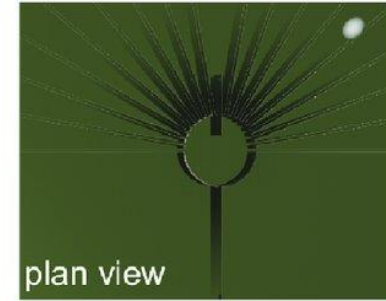
A



plan view

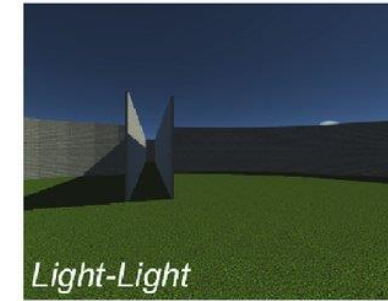
testing phase

B



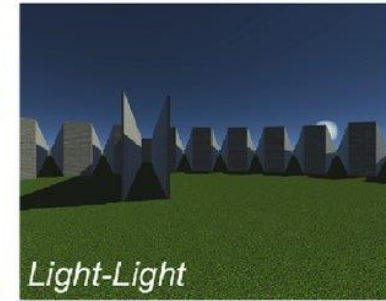
plan view

C



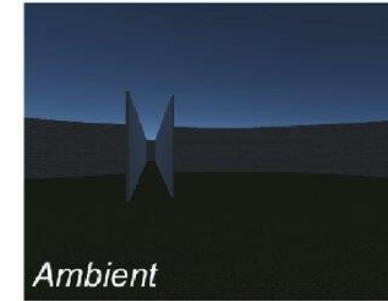
Light-Light

D



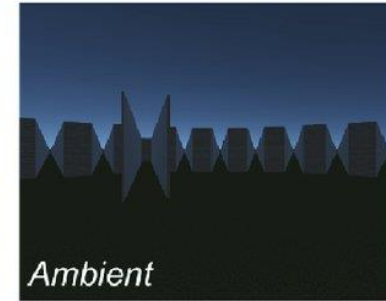
Light-Light

E



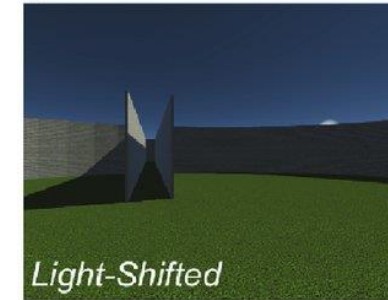
Ambient

F



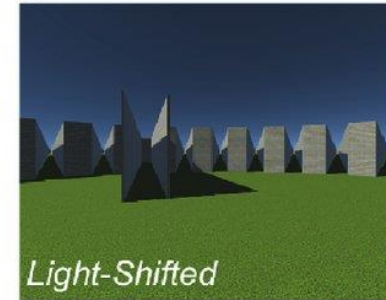
Ambient

G



Light-Shifted

H



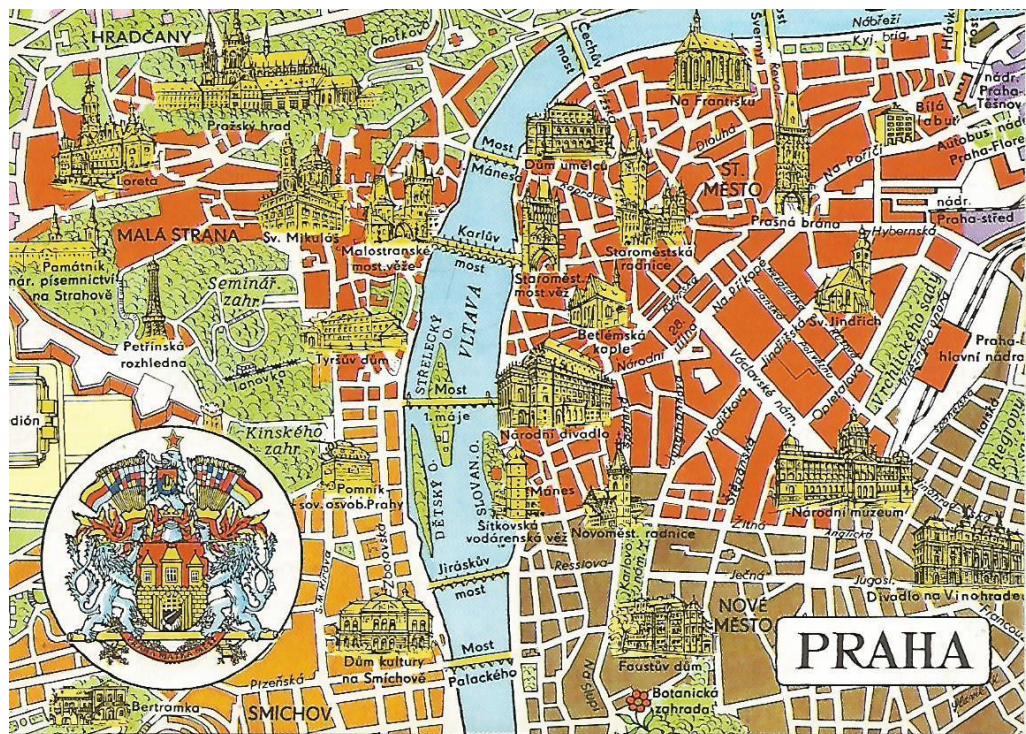
Light-Shifted

Kognitivní mapy

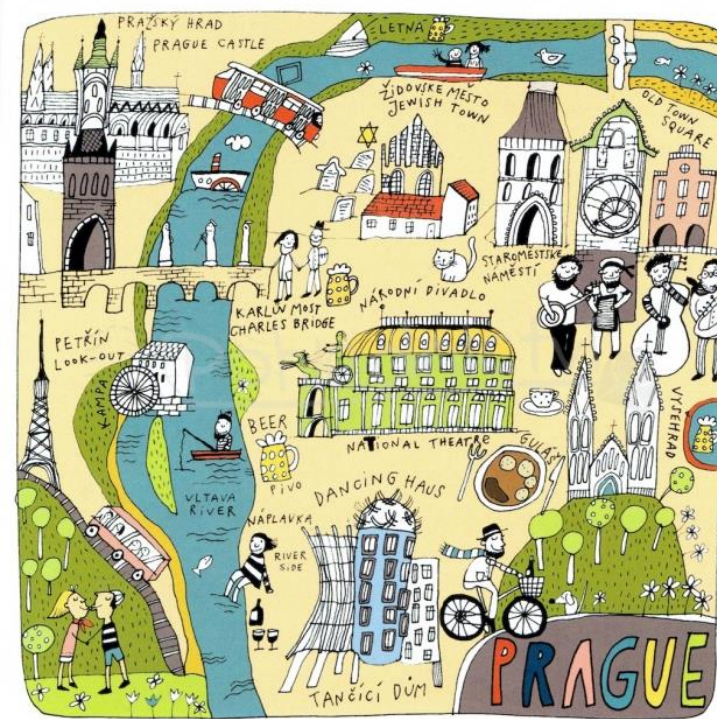
Komplexní paměťová stopa ukládající prostorové vztahy mezi objekty a geometrií prostoru

Umožňuje řešení nových úloh

Obcházení překážek, návrat z nového místa



VS

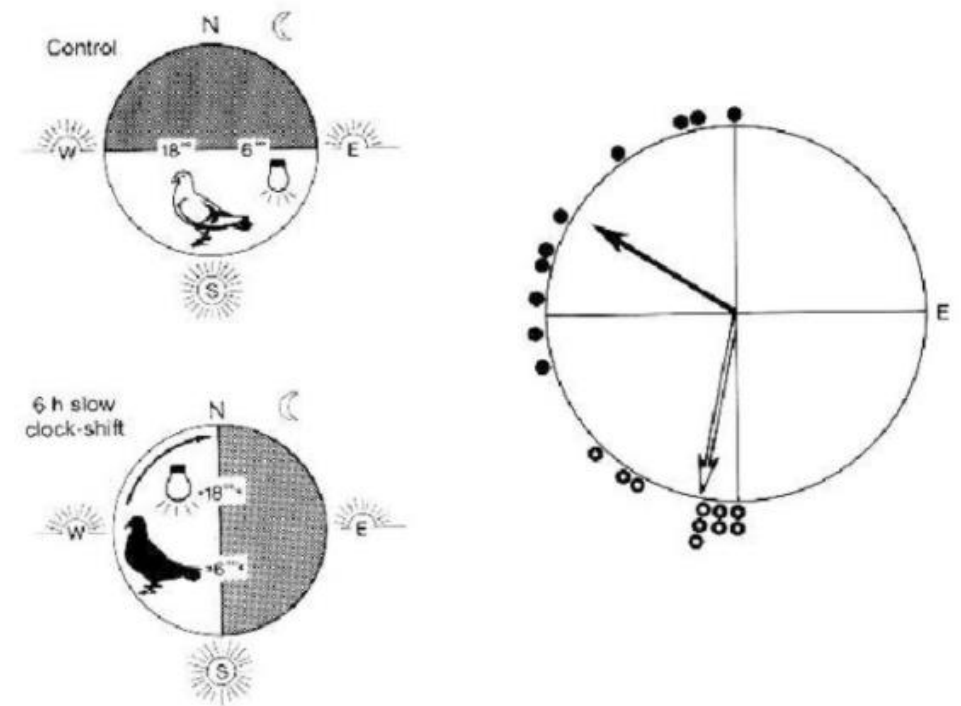


Navigace pomocí vnitřního kompasu

I kompas vyžaduje znalost současné pozice
Zvířata umí navigovat i z neznámých míst
Nejedná se o asociační učení

Holubi navigují pomocí pozice slunce
Nutné i udržovat „denní dobu“
Rozhození vnitřních hodin vede k
očekávatelnému posunu

Rozhození o 6 hodin vede k chybě 90stupňů



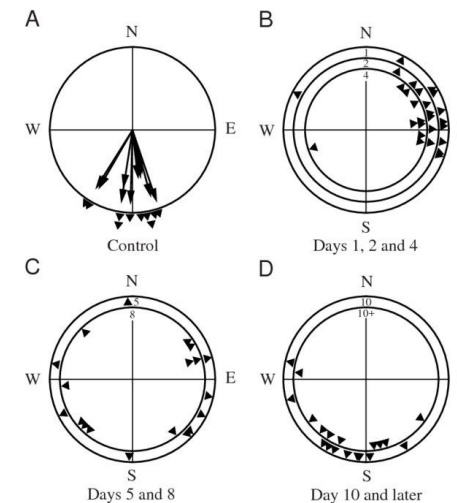
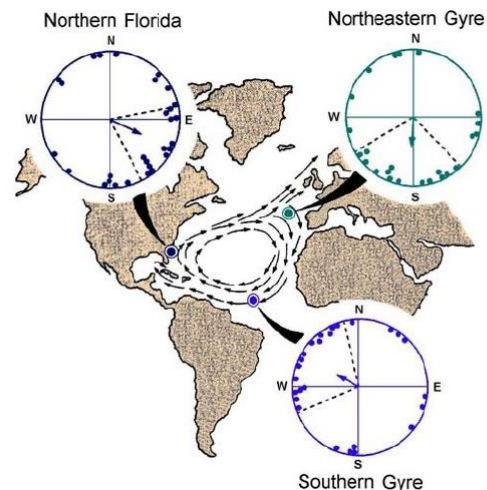
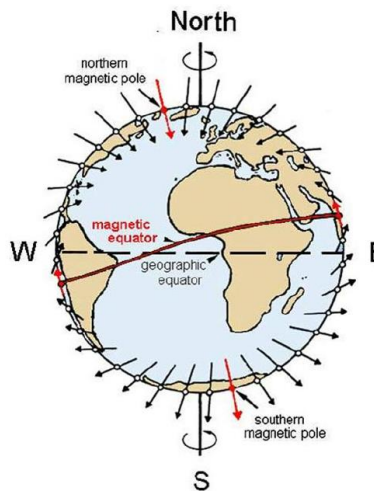
Magnetický kompas

Jiné zdroje vnějších vodítek (když je zataženo) mohou být např. magnetické pole země

Magnetické pole využívají ptáci, ale i např. želvy, krtci

Externí magnetické pulsy mohou rozhodit navigaci u holubů

Silnější efekt u dospělých než u mláďat



Navigace pomocí mapy

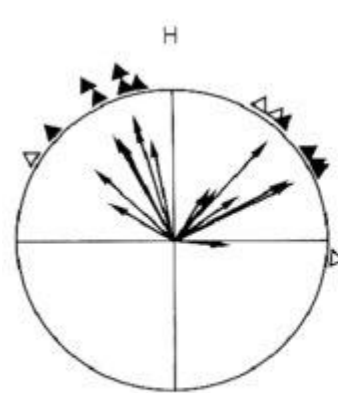
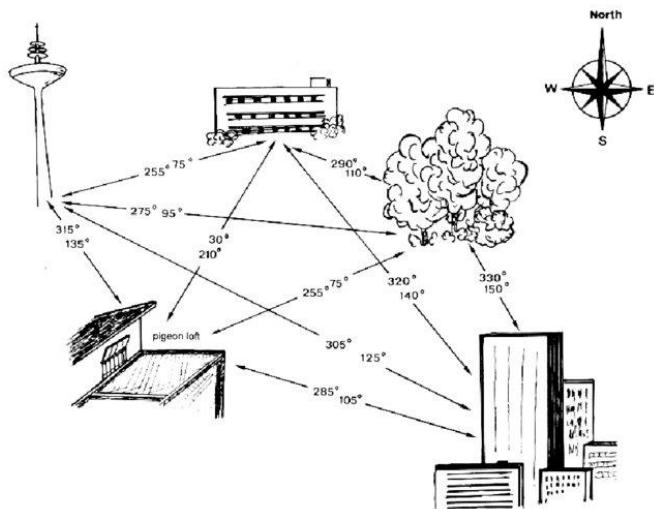
Pozdější experimenty poukazují, že ve známém prostředí není rozhození vnitřních hodin tak zásadní

Kompas také lze rozhodit změnou světelnosti prostředí, zvukovými pulsy atd.

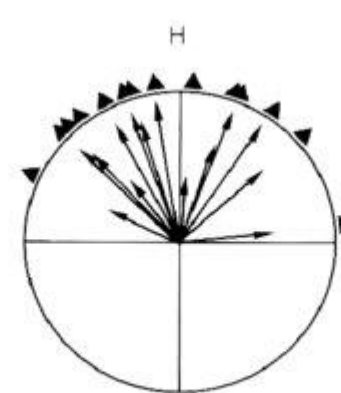
Holubi se učí postupně, inkorporují nové znalosti

Využívají dalších vodítek pro zpřesnění trasy

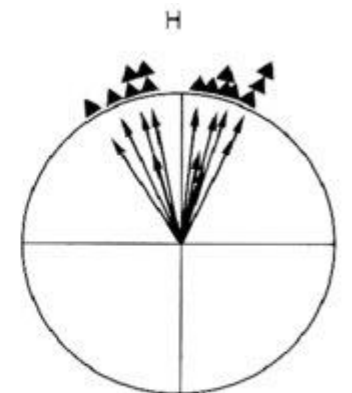
Olfaktorická vodítka, zvuky



unfamiliar with the site and the region



partly familiar with the route



familiar with the site

Existují kognitivní mapy?

V době vzniku velice kontroverzní téma

Většina úloh u zvířat se dá vyřešit/vysvětlit „snadnějším“ způsobem

Occamova břitva

Entity se nemají množovat více, než je nutné

Pokud pro nějaký jev existuje vícero vysvětlení, je lépe upřednostňovat to nejméně komplikované

Roger Gallistel

Kognitivní mapa je cokoli, co umožňuje zvířatům navigovat
Elegantní, ale netestovatelné

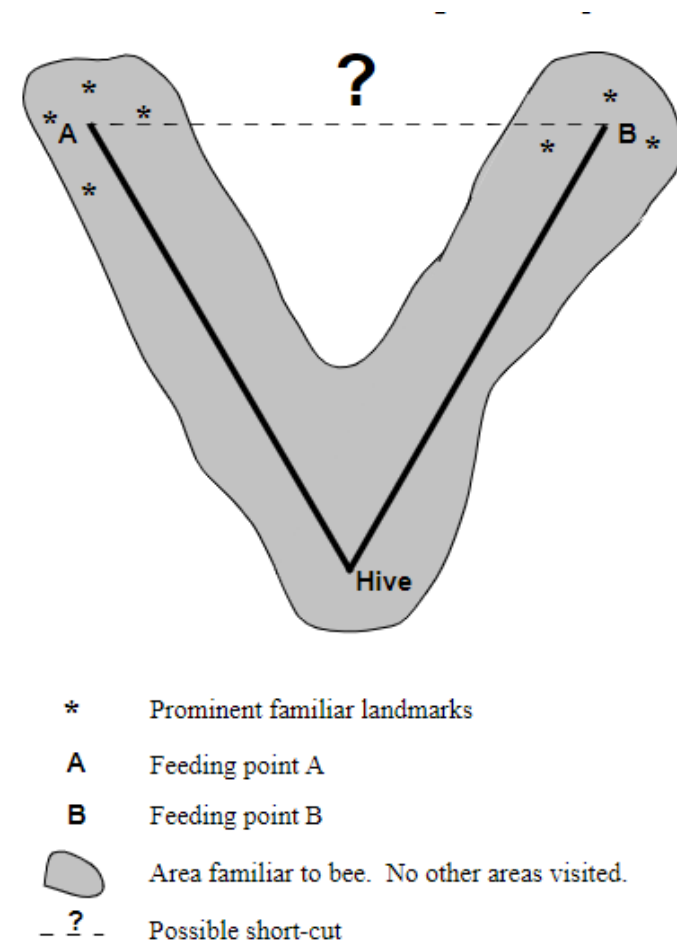


Fig. 1. A hypothetical short-cut experiment. Bees are trained to forage at sites A and B. Recognition of familiar landmarks (labelled with an asterisk) allows novel short-cutting between A and B, without a cognitive map, *sensu* Tolman (1948) and O'Keefe and Nadel (1978).

Biologie prostorového vnímání

Různé vstupy

Externí, interní vnímání

Stejný výstup

Cílené chování, plánování

Abstrakce vnímání

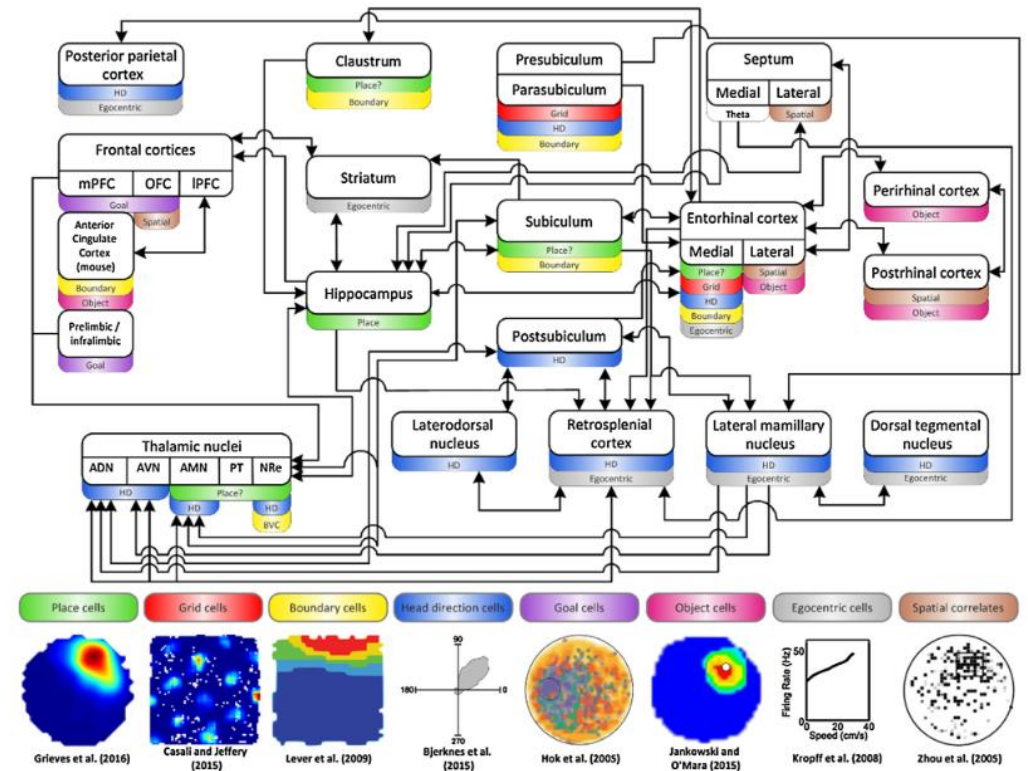
Velice zajímavé pro mnohé výzkumné obory

biology, neurology, psychology, ale i filozofy

Různé strategie -> Různé mozkové oblasti

126

R.M. Grieves, K.J. Jeffery / Behavioural Processes 135 (2017) 113–131



Hipokampus

Integrátor senzorických vjemů

HM měl zasaženou nejen episodickou paměť, ale i prostorovou paměť

Původní názor byl, že hipokampus souvisí s pamětí

Prostorová paměť je jen podsekcí paměťového systému

Léze hipokampální formace u potkanů

Znemožňuje přeučení se naučenému prostorovému chování

Vyvolává hyperaktivitu v novém prostředí

Nicméně i po lézi se zvíře naučí některým typům bludišť (u nich se tedy nejspíš nejedná o prostorovou paměť, ale asociativní učení)

Morrisovo vodní bludiště

Richard Morris (1984)

Metoda studia deklarativní paměti u zvířat

Přirozený úkol

Zvířata nejsou trápena hladem či šoky

Zvíře může vyřešit úlohu několika způsoby

Egocentrická strategie

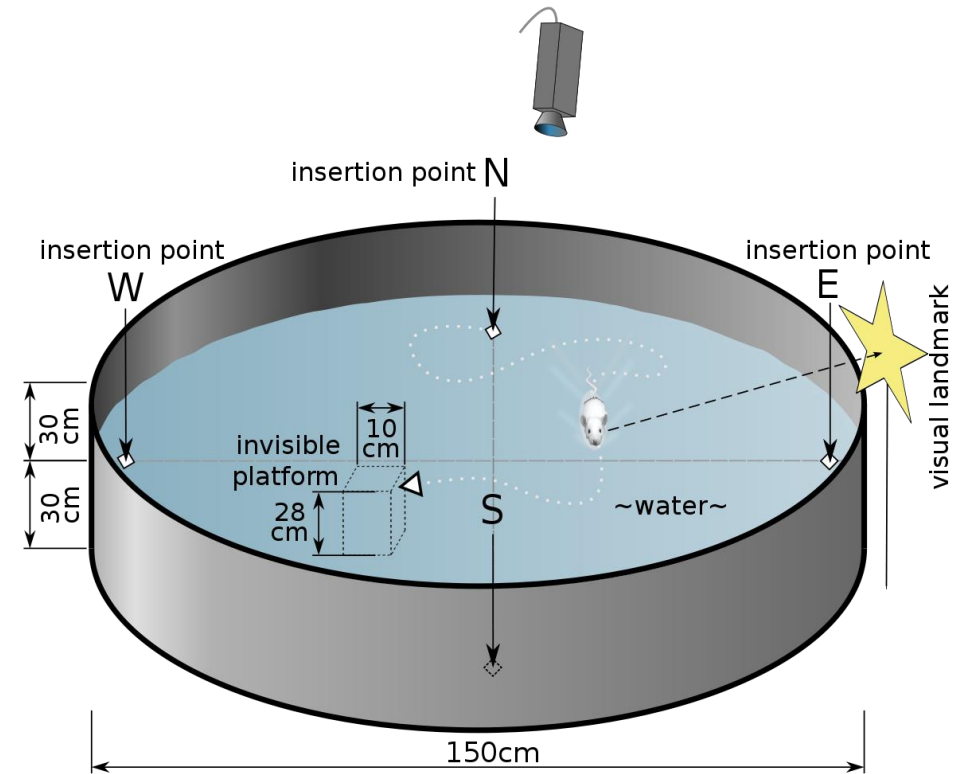
Vím, jak jsem se tam dostal minule

Vizuální strategie

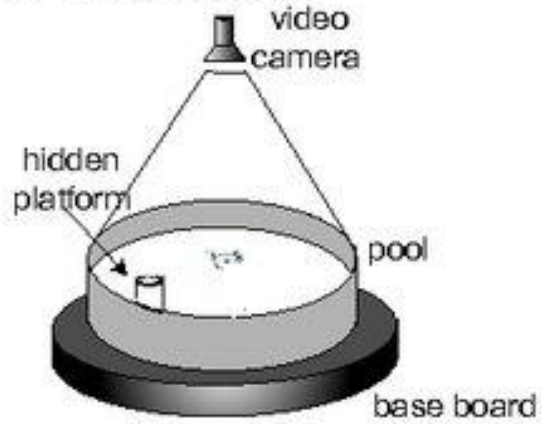
Navigace na základě jednoho vodítka

Prostorová strategie

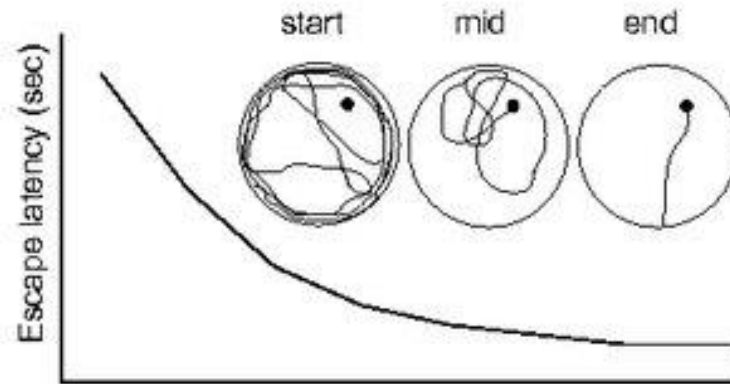
Navigace na základě konfigurace více vodítek



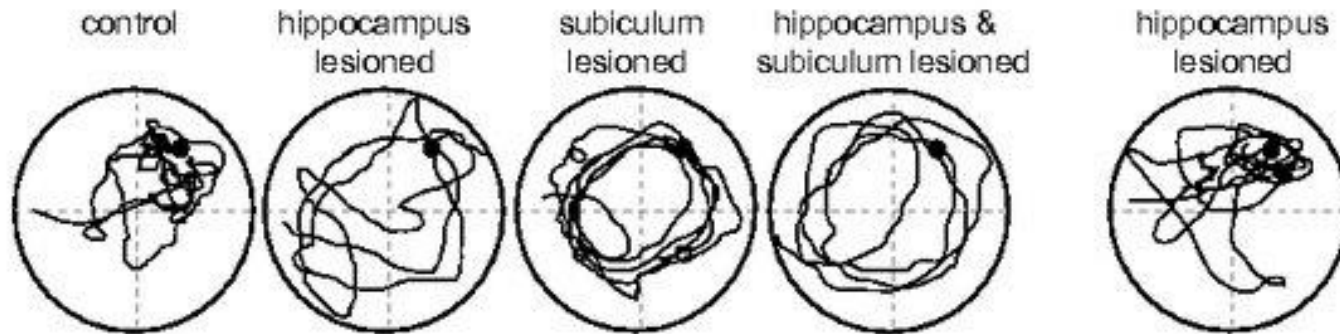
A The watermaze



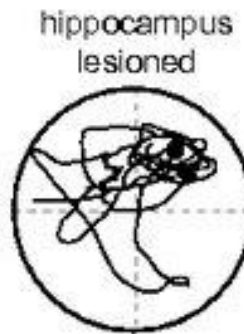
B Paths and latency during place navigation



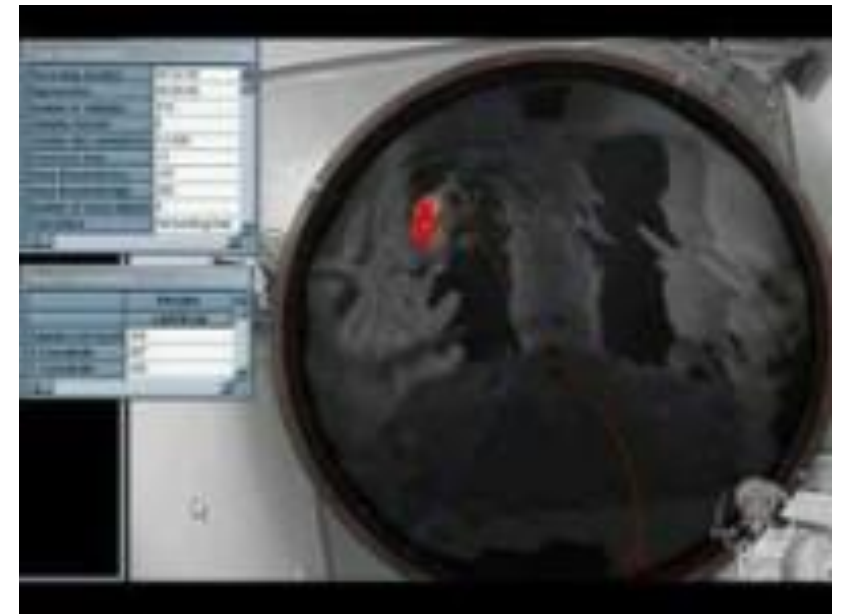
C Post-training probe tests (no platform)



D Overtraining



Morris, R. G. M., Schenk, F., Tweedie, F., & Jarrard, L. E. (1990). Ibotenate Lesions of Hippocampus and/or Subiculum: Dissociating Components of Allocentric Spatial Learning. *The European Journal of Neuroscience*, 2(12), 1016–1028.



https://www.youtube.com/watch?v=uco9kTr_jl



<https://www.youtube.com/watch?v=LrCzSlbvSN4>

Place cells (místové buňky)

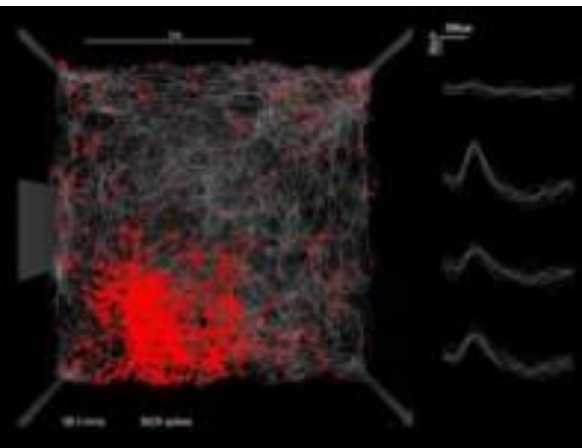
John O'Keefe, Johnatan Dostrovsky 1971

Nacházejí se v hipokampu

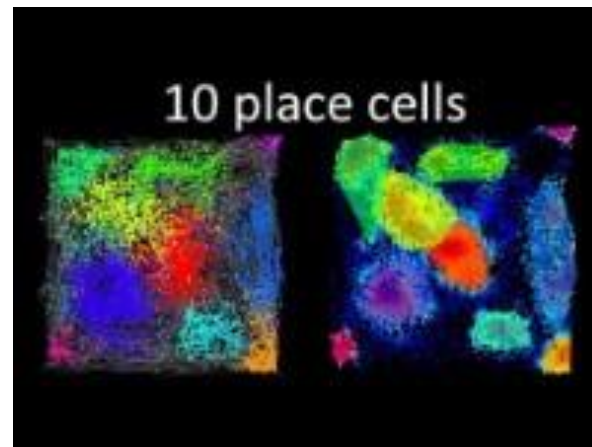
Zejména cornu ammonis (CA1, CA3)

Place field

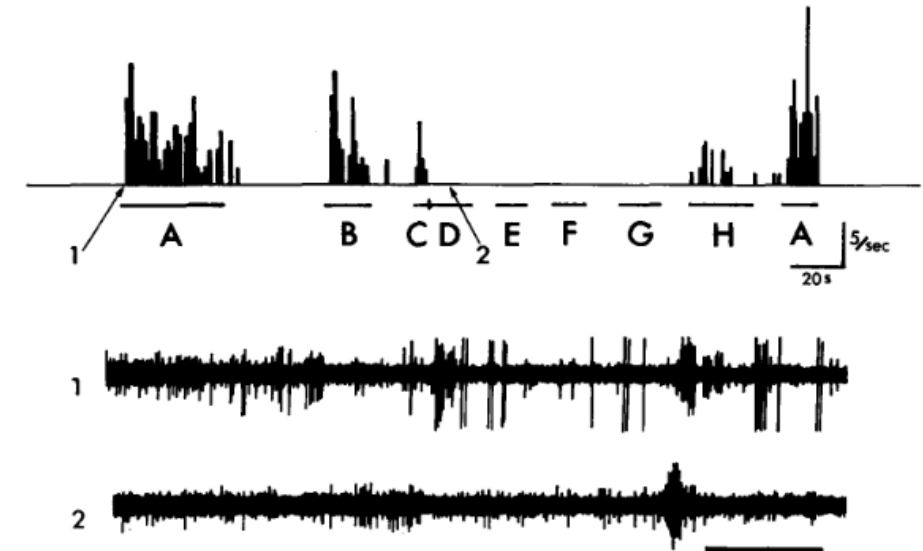
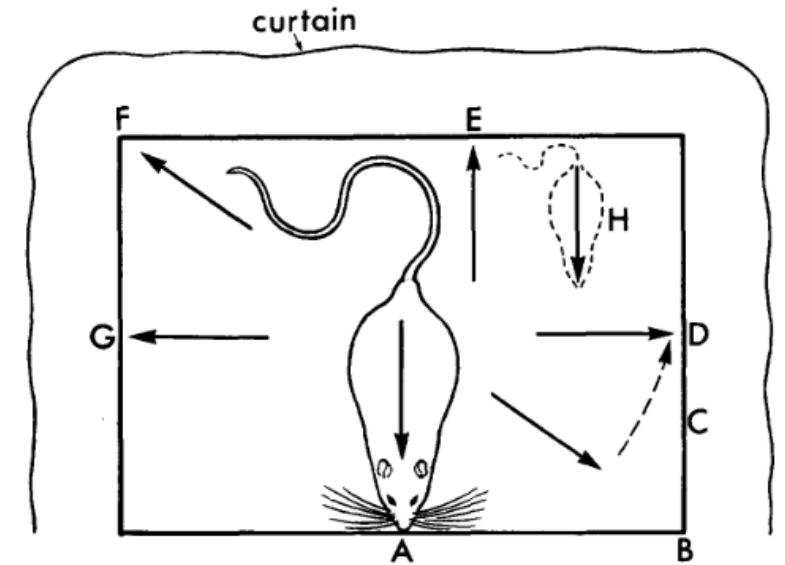
Místo, kde dochází ke zvýšení aktivity



<https://www.youtube.com/watch?v=STyd1qJr3yM>



<https://www.youtube.com/watch?v=DNtClmDmUks>



Place cells

Vznikají v závislosti na různých vstupech

- Zrak, propiocepce, pachy

- Formují se i ve tmě na základě vnitřních vodítek

Kódují pozici v závislosti na allocentrické pozici

„Emerging“ – v novém prostředí chaotické, postupně se aktivita jednotlivých buněk definuje

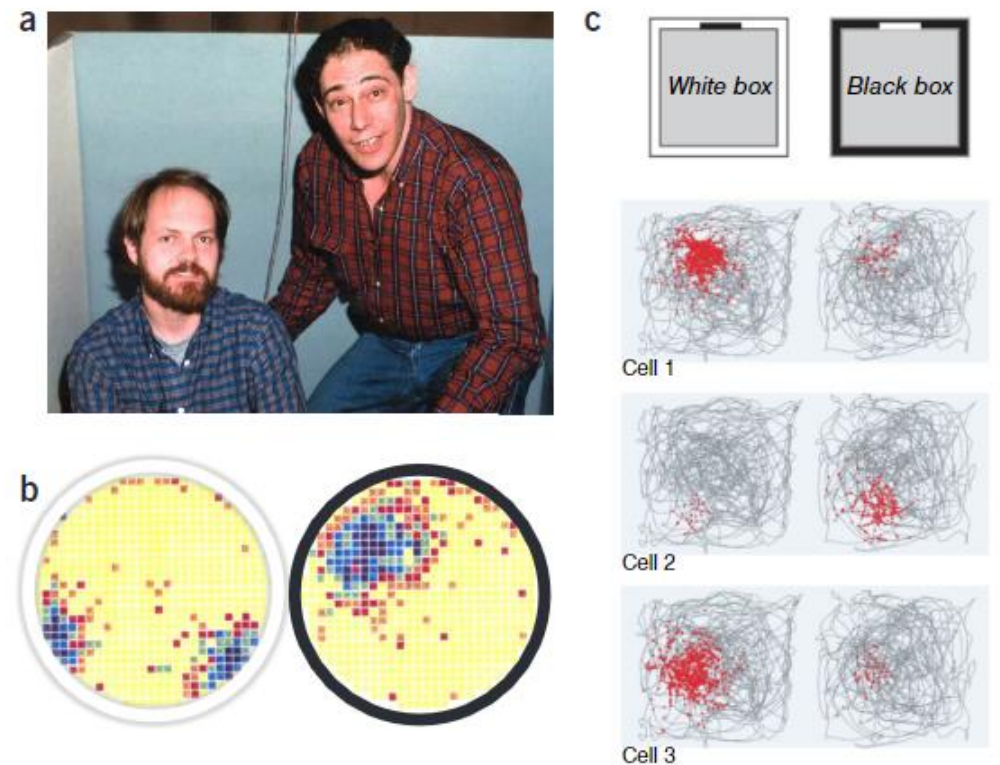
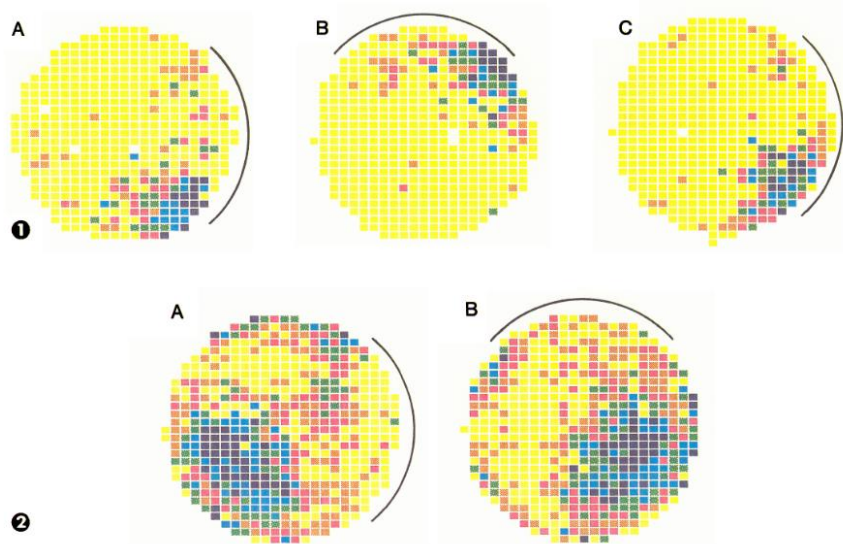
Nejsou organizovány topicky

- Dvě sousedící buňky mohou kódovat naprosto odlišné oblasti

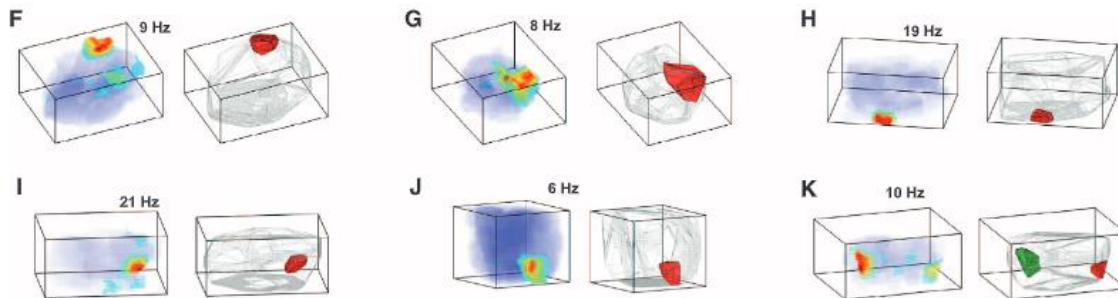
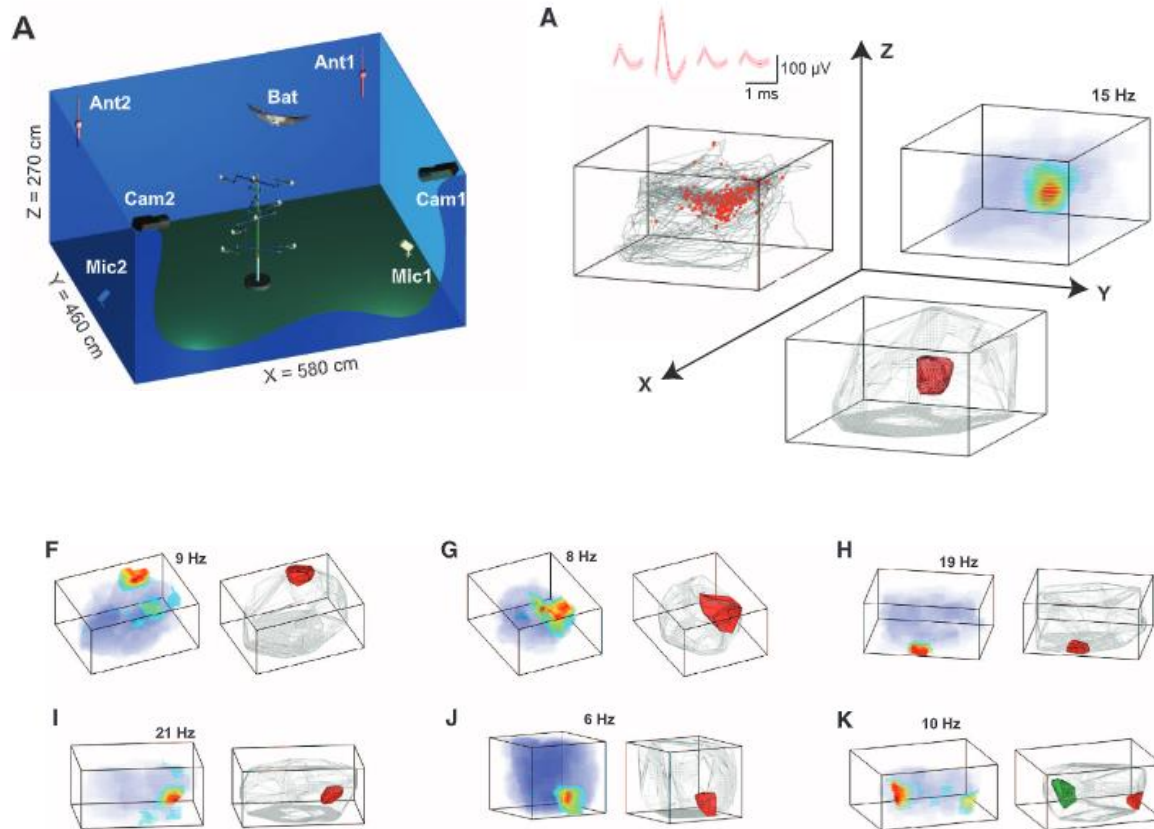
Place cell remapping

Změny v poloze orientačních bodů posouvají aktivitu buněk

Jedna buňka kóduje více míst v různých prostředích

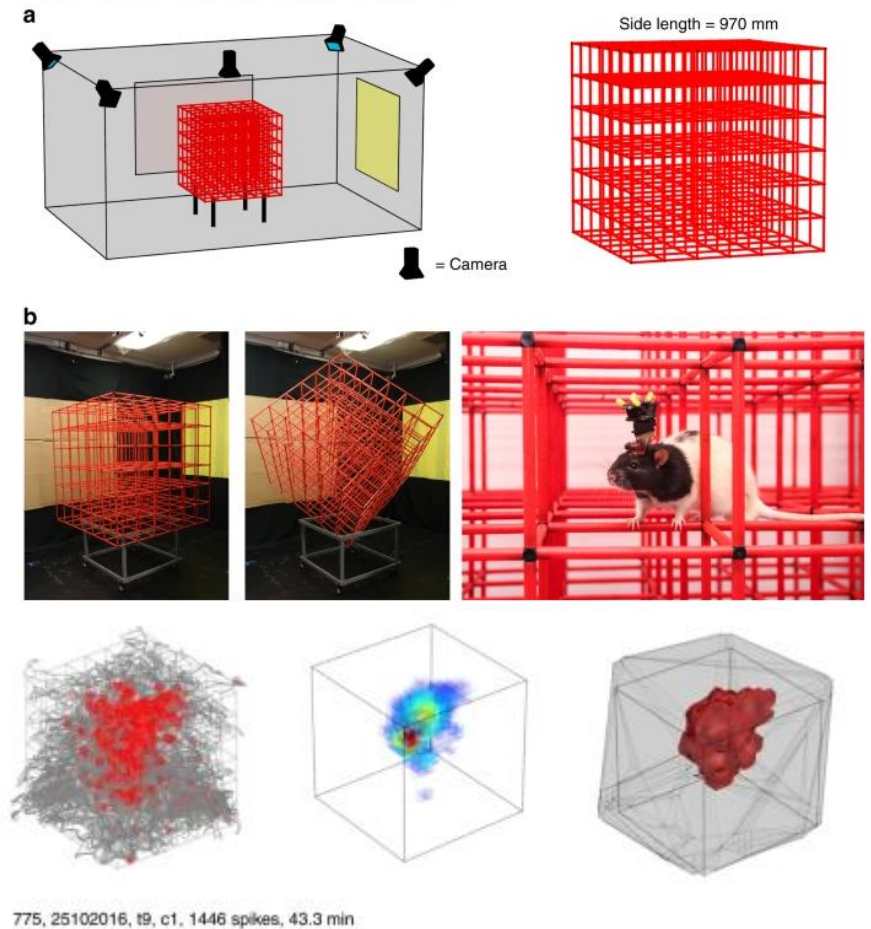


Place cells ve 3D



Yartsev, M. M., & Ulanovsky, N. (2013). Representation of three-dimensional space in the hippocampus of flying bats. *Science*, 340(6130), 367–372.

Fig. 1: The recording room and apparatus.

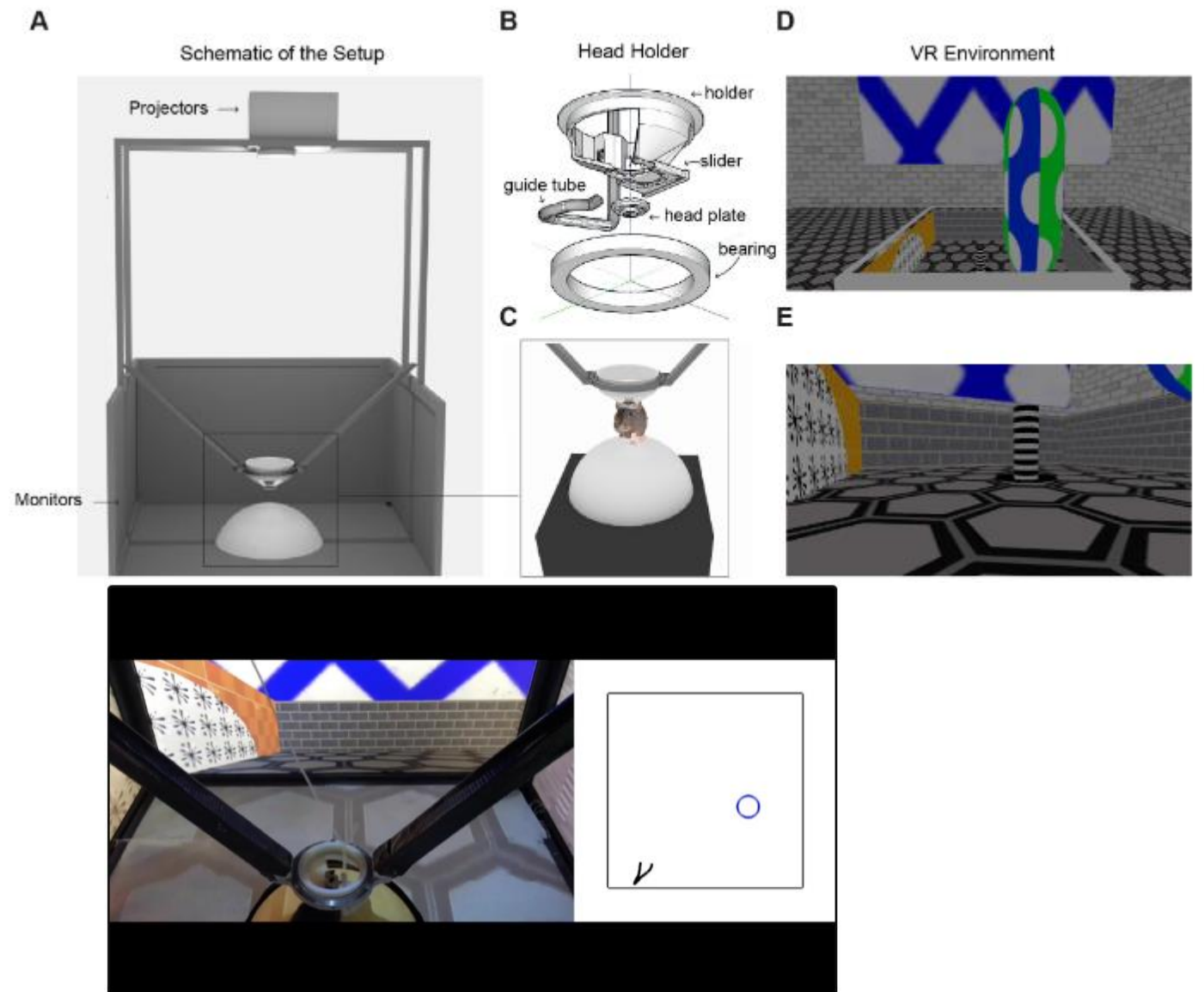


Grieves, R. M., Jedidi-Ayoub, S., Mishchanchuk, K., Liu, A., Renaudineau, S., & Jeffery, K. J. (2020). The place-cell representation of volumetric space in rats. *Nature Communications*, 11(1), 789.

Zvířata ve VR

VR umožňuje oddělit vizuální a propriocepční/vestibulární vstupy

Studie na potkanech ukazují, že jak vizuální tak propriocepční vstupy jsou důležité



<https://elifesciences.org/articles/34789#video1>

Chen, G., King, J. A., Lu, Y., Cacucci, F., & Burgess, N. (2018). Spatial cell firing during virtual navigation of open arenas by head-restrained mice. *eLife*, 7. <https://doi.org/10.7554/eLife.34789>

Head-direction cells

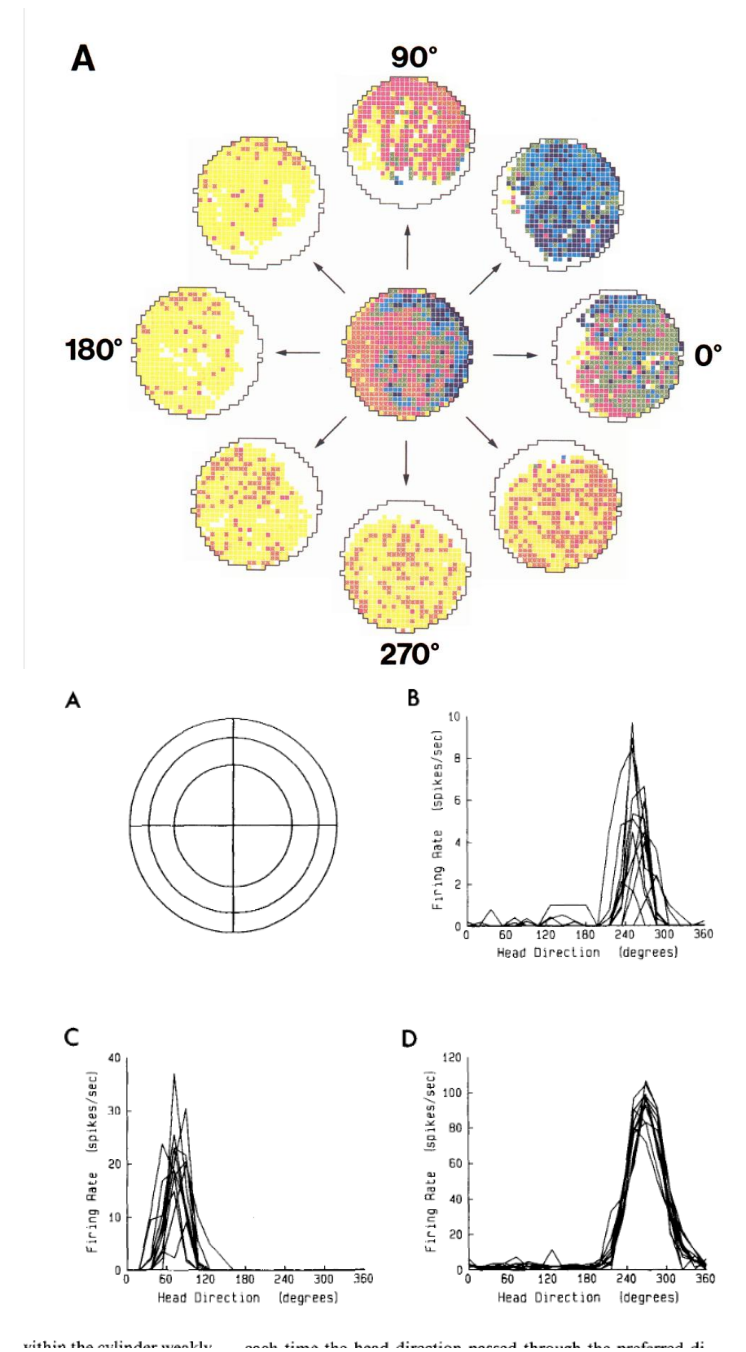
Ranck (1984), Jeffrey Taube (1990)

Subiculum, postsubiculum, retrosplenial kůra

Kódují pozici hlavy v závislosti na okolí

Odlišné od kódování pozice hlavy ve vztahu k vlastnímu tělu, které řeší vestibulární systém a nejedná se o prostorový vztah

Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B., Jr. (1990). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 10(2), 420–435.



within the cylinder weekly each time the head direction passed through the preferred di

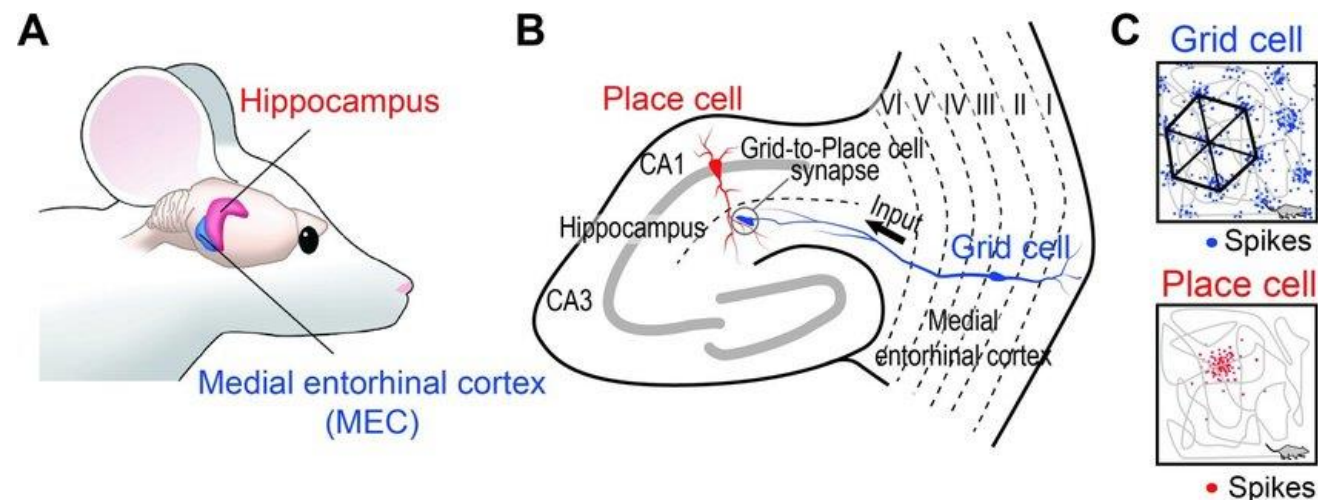
Nekompletní obrázek

Place cells nemají dostatečný vestibulární a vizuální input

Integrace vstupů z různých smyslů musí probíhat ještě jinde

Neumí dobře kódovat vzdálenost (nejsou systematicky organizovány)

Head direction buňky nám dávají směr, ale ne jak daleko jít

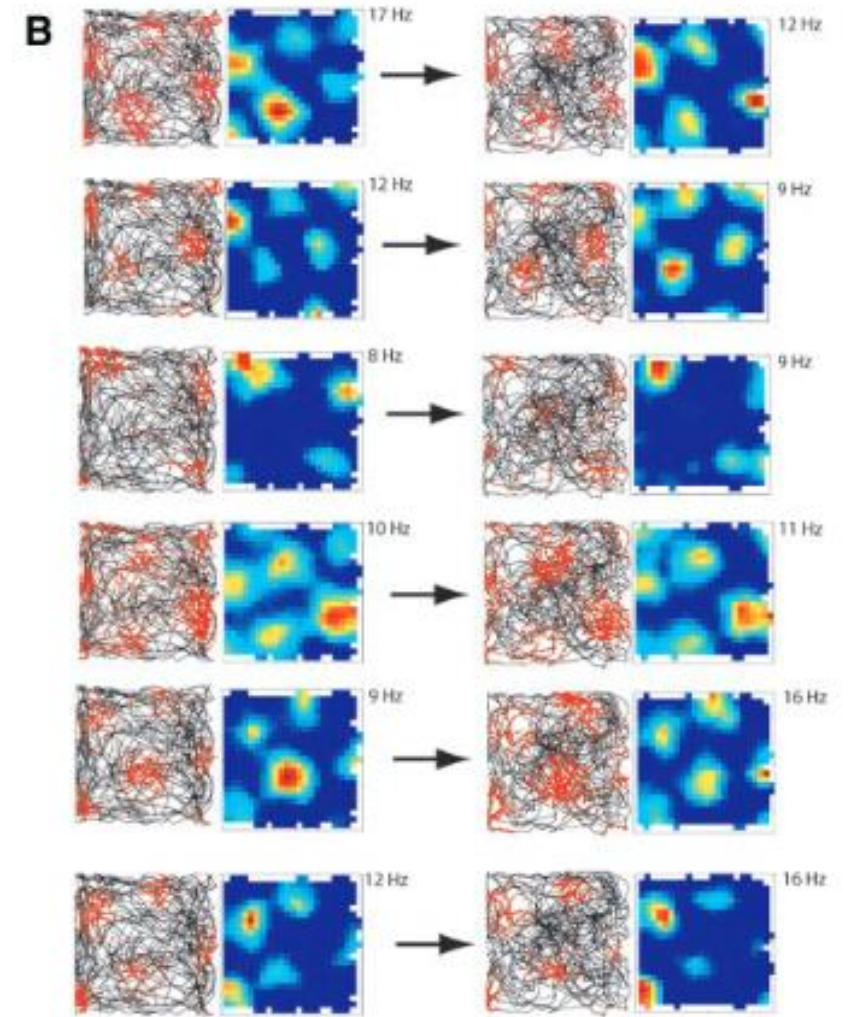
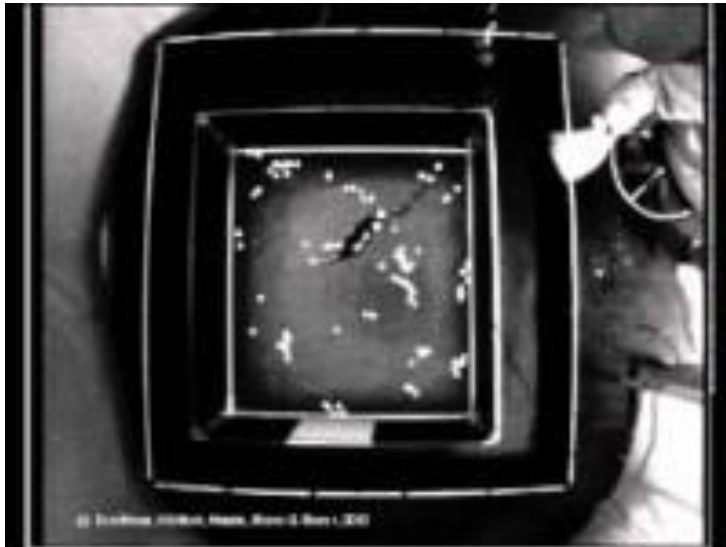


Grid cells (mřížkové buňky)

May-Britt a Edward Moser (2004)

Zejména v entorinální kůře

Jedna buňka kóduje hexagonální síť



<https://www.youtube.com/watch?v=i9GiLBXWAHI>

Fyhn, M., Hafting, T., Treves, A., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2007). Hippocampal remapping and grid realignment in entorhinal cortex. *Nature*, 446(7132), 190–194.

Grid cells

Pravděpodobný základ metrického systému

Odhady vzdáleností, propočty úhlů atd

Na rozdíl od *place cells* se tvoří téměř ihned

Změna prostředí remapuje chování buněk

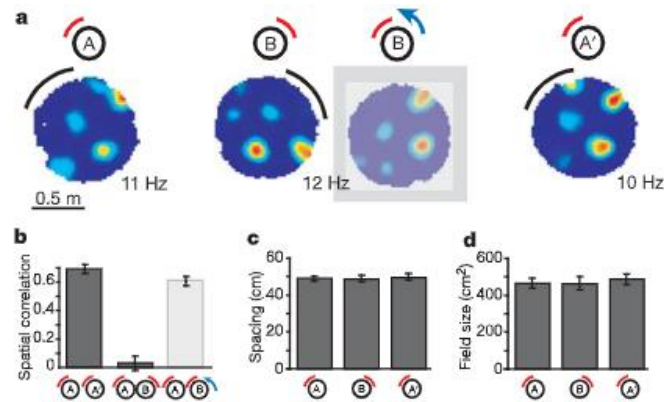


Figure 4 | Grids are aligned to environment-specific landmarks. **a**, Rate maps for a representative cell after rotation of the cue card (arc) on the small cylinder. Left and right, cue card in original position (A and A'). Middle pair, cue card rotated 90° (B). Shaded map, rate map counter-rotated 90°. **b-d**, Firing properties of grid cells on trials with the cue card in A and B positions (all rats; means \pm s.e.m.).

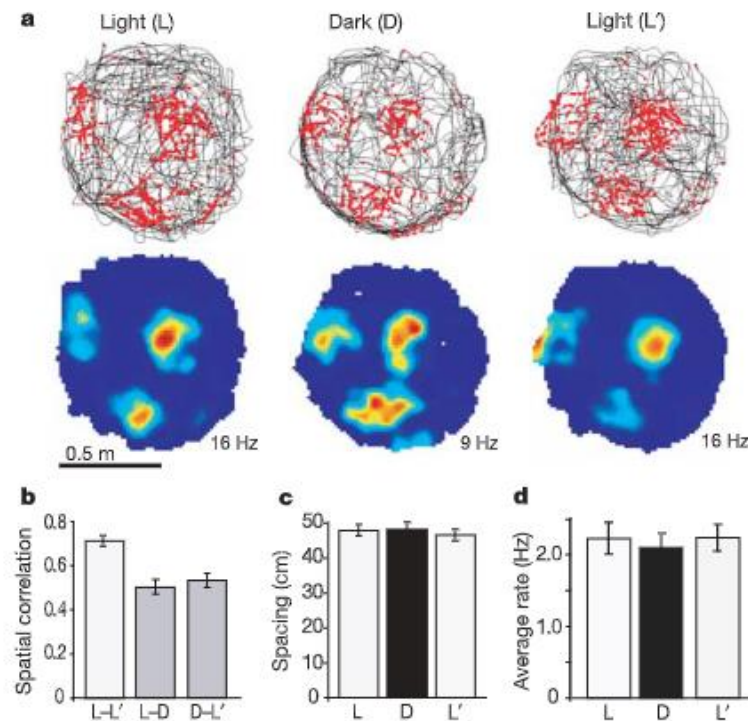
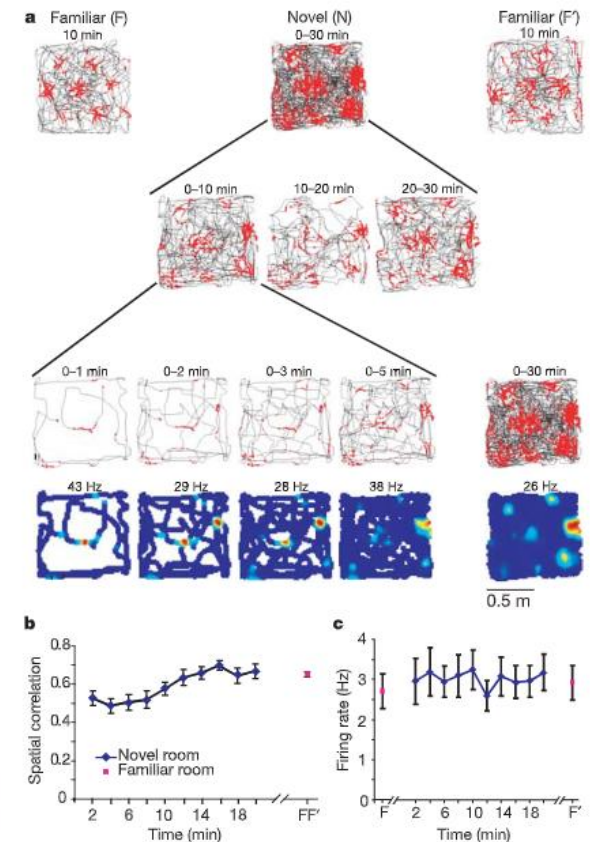


Figure 5 | Grids persist in darkness. **a**, Trajectory and rate maps for a representative dMEC cell after onset of darkness. Room lights were on for 10 min (L), off for 10 min (D), and on for another 10 min (L'). **b-d**, Firing properties of grid cells in L, D and L' (all rats; means \pm s.e.m.).



Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(7052), 801–806.

Další buňky

Border cells

Solstad 2008

Kódují blízkost překážek/stěn

Speed cells

Kódují rychlost zvířete

Konjunktivní buňky

Kódují více vlastností zároveň

Například rychlost a směr

(*speed cell + head-direction cell*)

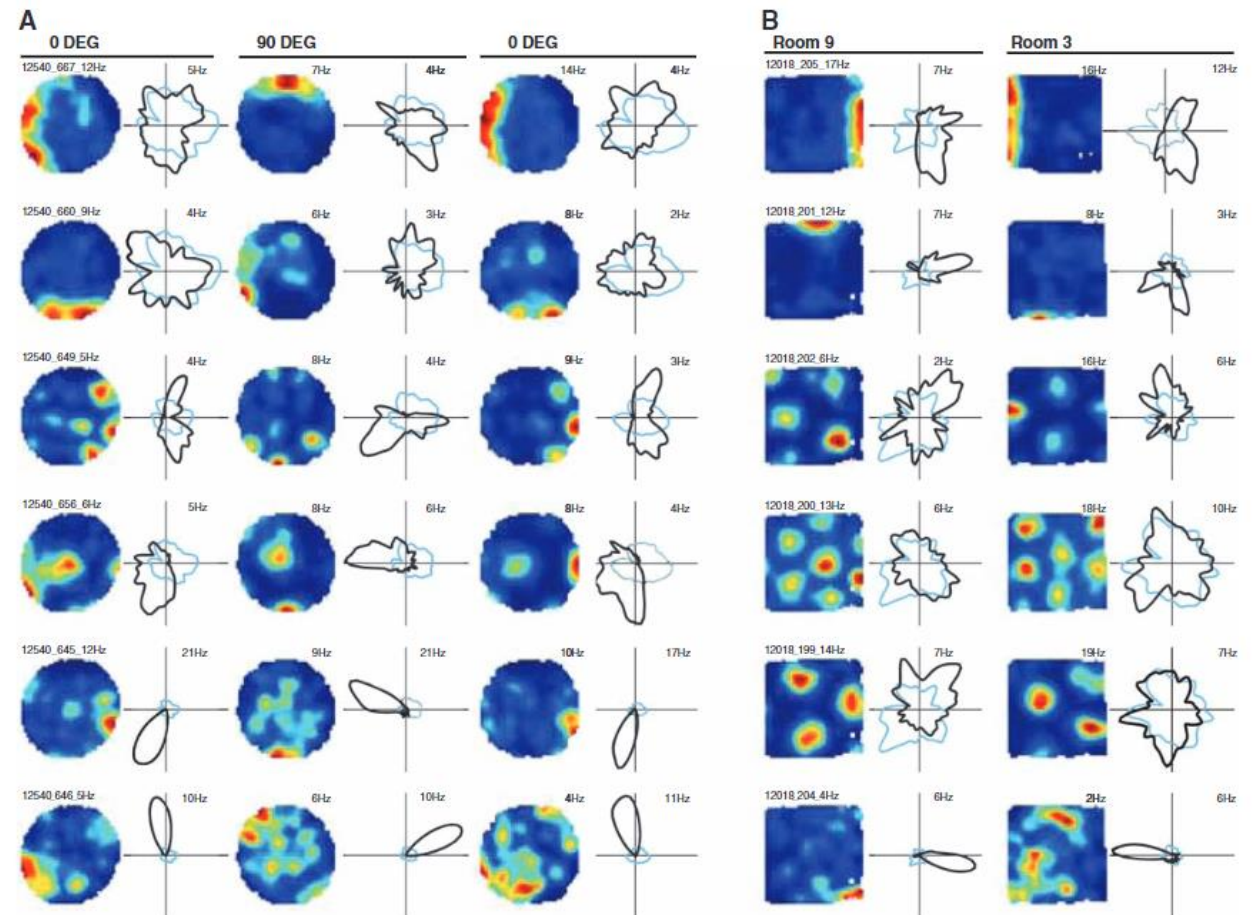


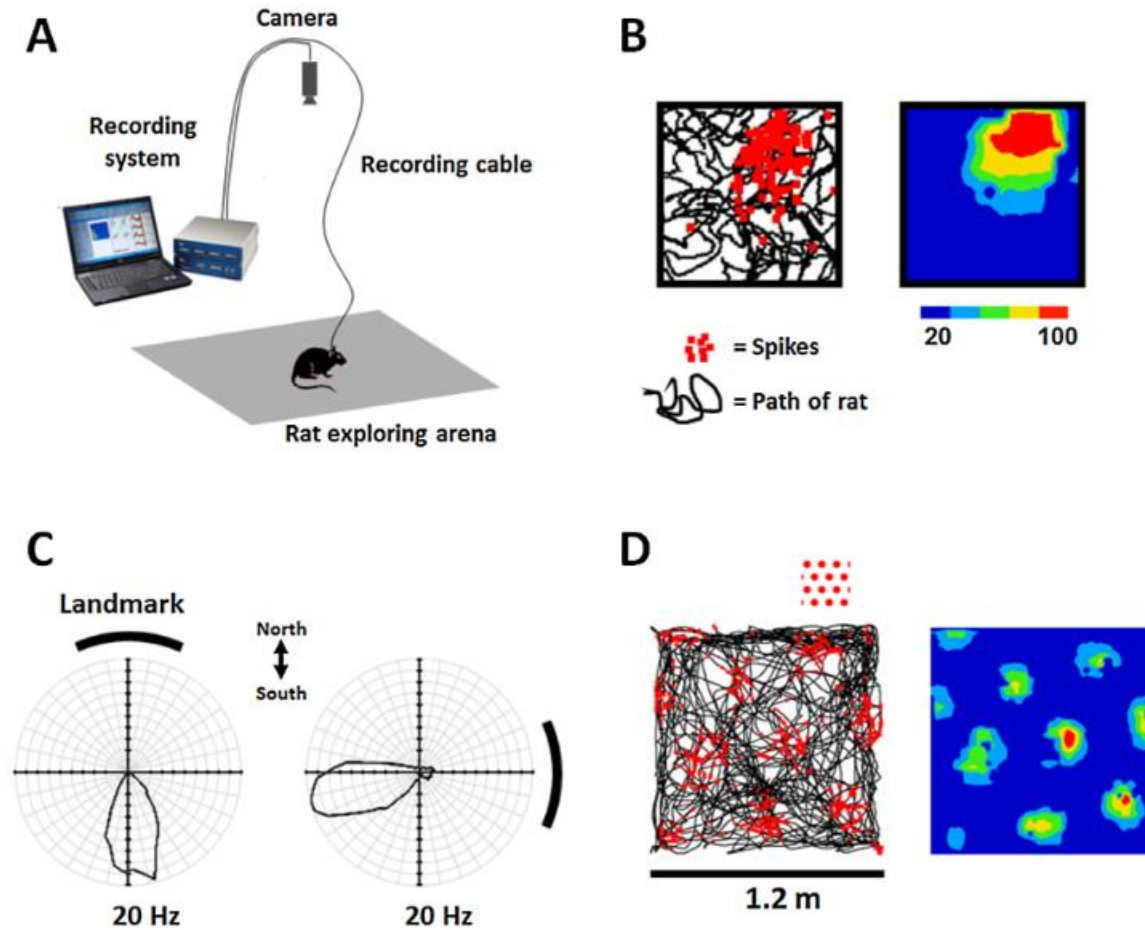
Fig. 3. Border cells, grid cells, and head-direction cells respond coherently to environmental manipulations. **(A)** Rate and head-direction maps for two border cells (top two rows), two grid cells with some head-directional modulation (middle two rows), and two head-direction cells (bottom two rows) recorded simultaneously before and after the rotation of a polarizing cue card (left and right columns, 0°; middle column, 90°). The polar plots show firing rate as a function of head direction (black traces) and the time that the rat faced each direction (blue traces). Peak firing rate is indicated. **(B)** Rate maps and polar plots for two border cells (top two rows), three grid cells (middle three rows), and one head-direction cell (bottom row) in two different rooms. The cells were recorded simultaneously.

Solstad, T., Boccara, C. N., Kropff, E., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2008). Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science*, 322(5909), 1865–1868.

Shrnutí

R.M. Grieves, K.J. Jeffery / *Behavioural Processes* 135 (2017) 113–131

115



Grieves, R. M., & Jeffery, K. J. (2017). The representation of space in the brain. *Behavioural Processes*, 135, 113–131.

Děkuji za pozornost

lukas.hejtmanek@fhs.cuni.cz