



PISMO POLSKIEGO TOWARZYSTWA PRZYRODNIKÓW IM. KOPERNIKA

WYDAWANE PRZY WSPÓŁUDZIALE: AKADEMII GÓRNICZO-HUTNICZEJ,
MINISTERSTWA NAUKI I SZKOLNICTWA WYŻSZEGO, POLSKIEJ AKADEMII UMIEJĘTNOŚCI

TOM 119
ROK 136

KWIECIEŃ – MAJ – CZERWIEC 2018

ZESZYT 4–6
2652–2654

NAWIGACJA W PRZESTRZENI – OD KOMÓRKI DO MENTALNEJ MAPY

Magdalena Mlostek (Kraków)

Streszczenie

Hipokamp, struktura mózgowia ssaków jest zlokalizowana w płacie skroniowym i odpowiada za długotrwałą pamięć oraz nawigację przestrzenną. Komórki miejsca, czyli neurony zlokalizowane w hipokampie, tworzą poznawczą mapę środowiska. Komórki te stanowią podstawowy element systemu nawigacyjnego, jednak nie działają same, ponieważ pobierają informacje z pozostałych komórek hipokampa (komórki czasu) oraz z kory śródwęchowej (komórki siatki, granicy, kierunku głowy, szybkości), tworząc spójną mapę środowiska. Interakcje pomiędzy tymi komórkami są kluczowe dla stworzenia takiej reprezentacji, wykorzystywanej do późniejszej orientacji w przestrzeni. Nawigacja oparta na punktach orientacyjnych bazuje na informacjach zmysłowych (wzrok, węch, dotyk, słuch). Tak tworzona jest mapa allocentryczna, która stanowi ogólną wiedzę na temat przestrzennego układu obiektów. Drugim mechanizmem jest nawigacja oparta na integracji ścieżek. Użyteczne informacje pobierane są z mięśni oraz z błędnika, w ten sposób powstaje ciąg epizodycznych wydarzeń, w których uczestniczymy podczas podróży do celu.

Abstract

Hippocampus, a structure of mammalian brain is located in the temporal lobe. It is responsible for the long-term memory and spatial navigation. Hippocampal place cells form the cognitive map of environment. Place cells are the basic elements of the navigation system, but they do not function alone. They retrieve information from other hippocampus cells (time cells) and from entorhinal cortex (grid, head direction, border and speed cells) to form a coherent map of environment. Interactions between these cells are crucial for creating representations that are later used for orientation in space. Navigation based on landmarks relies on sensory information (sight, smell, touch, hearing) that creates an allocentric map, which is general knowledge about the spatial arrangement of objects. The second mechanism is called paths integration. Useful information are derived from muscles and the bony labyrinth. In this way created is a series of episodic events in which we participate during locomotion.

Nawigacja przestrzenna jest niezmiernie ważnym aspektem życia, umożliwia prawidłowe funkcjonowanie oraz poruszanie się w środowisku. Niewątpliwie najważniejszą strukturą umożliwiającą proces powstawania pamięci przestrzennej jest hipokamp. To on otrzymuje informacje z otoczenia i z wnętrza organizmu, nadając im kontekst emocjonalny oraz motywacyjny. Zdolność komórek hipokampa do neuroplastyczności w procesie uczenia się jest bardzo ważna również podczas nawigacji w przestrzeni [4]. Zmiany plastyczne hipokampa umożliwiają odbieranie przestrzennych i nieprzestrzennych sygnałów oraz zakodowanie ich (zapamiętanie) jako reprezentacje otoczenia z możliwością późniejszego odтворzenia (przypomnienia). System umożliwiający nawigację przestrzenną jest skomplikowanym tworem, łączącym wiele komórek o różnych funkcjach. Wzrost zainteresowania tematem percepcji przestrzeni zaowocował w 2014 roku przyznaniem nagrody Nobla trzem naukowcom. Byli to John O'Keefe, za odkrycie komórek miejsca oraz małżeństwo Edvard Moser i May-Britt Moser, za odkrycie komórek siatki [1]. Jednak model struktur zaangażowanych w nawigację przestrzenną jest znacznie szerszy. W pierwszej części artykułu omówię rodzaje komórek związanych z nawigacją przestrzenną, następnie przejdę do mechanizmów wykorzystywanych w tym procesie.

Komórki:

Komórki miejsca (*ang. place cells*). Badania eksperymentalne dotyczące reprezentacji otoczenia tworzonej w mózgu rozpoczęły się wraz odkryciem komórek miejsca. W 1971 roku O'Keefe i Dostrovsky rozpoczęli serie eksperymentów, podczas których rejestrowali aktywność pojedynczych neuronów hipokampa w czasie, gdy szczur poruszał się swobodnie. Okazało się, że część tych komórek aktywna jest wtedy, gdy szczur znajdował się w konkretnym miejscu, po czym gdy szczur opuścił to miejsce, aktywacja neuronów gasła. Naukowcy doszli do wniosku, że aktywność tego rodzaju komórek skorelowana jest z konkretnym miejscem przebywania badanego szczura, stąd nazwa komórek za to odpowiedzialnych – komórki miejsca. Sąsiadujące ze sobą komórki miejsca, aktywowane w tej samej pozycji szczura nazwano polem miejsca (*ang. place field*) [11]. Rekonstrukcja danego środowiska składa się więc z wielu pól miejsca przypisanych do danego obszaru środowiska i w ten sposób powstaje mentalna mapa otoczenia [8]. W 1978 roku postawiono tezę, że komórki miejsca stanowią podstawowy element budulcowy reprezentacji środowiska (mapy), a główną ich funkcją jest

możliwość ciągłej aktualizacji mapy na podstawie informacji z otoczenia oraz z innych komórek [10].

Komórki siatki (*ang. grid cells*). Późniejsze badania dowiodły, że nie tylko hipokamp zaangażowany jest w procesy związane z pamięcią przestrzenną. W korze śródwęczowej, strukturze znajdującej się w sąsiedztwie hipokampa, znaleziono komórki, które nazwano komórkami siatki. W przeciwieństwie do komórek miejsca, jedna komórka siatki aktywowana była kilka razy w danym środowisku. Powstała w ten sposób siatka nadaje metryczne wrażenie do powstałej w hipokampie reprezentacji przestrzeni – to tak jakby na mapę powstałą w hipokampie naniesiono skalę [5]. Komórki te, w przeciwieństwie do komórek miejsca, nie są przypisane jednemu środowisku. Charakteryzuje je uniwersalność – są w stanie zmieniać wzorce swojej aktywności (proces kodowania), gdy bodźce docierające ze środowiska uległy zmianie. Wzory aktywności mogą różnić się między sobą parametrami, co daje możliwość kodowania różnych środowisk w odmienny sposób [10].

Komórki kierunku głowy (*ang. head direction cells*). W korze śródwęczowej odkryto również komórki, które aktywowane były, gdy głowa szczura odwróciła się i wskazała pewien kierunek. Kierunek ten jest określany jako preferencyjny. Komórki te nie działają jak kompas, ponieważ nie są wrażliwe na działanie pola magnetycznego, ale wskazują specyfikę położenia głowy. Pobierają one informacje z układu przedsionkowego, reagując na obroty głowy i jest to główny bodziec niezbędny dla wygenerowania sygnału. Natomiast informacje z wizualnych punktów orientacyjnych oraz z układu ruchowego są istotne dla aktualizacji sygnału. Różne komórki są w stanie reprezentować różne kierunki (w sumie 360° wokół zwierzęcia), a poprzez ich największą aktywność, gdy głowa zwierzęcia wskaże kierunek preferowany, pozwalają na kodowanie informacji, w którym kierunku znajdowała się głowa podczas odbioru bodźca [12].

Komórki granicy (*ang. border cells*). Odkryto wiele komórek aktywowanych, gdy zwierzę zbliżało się do wystającego elementu środowiska – które nazwano komórkami granicy. Znajdują się one w hipokampie, w korze śródwęczowej oraz w podporze hipokampa. Ściśle współpracują z komórkami miejsca w hipokampie, nadając rekonstrukcji środowiska skończony wymiar – granicę. Na ich aktywność wpływają bodźce czuciowe i wzrokowe. Badania dowiodły, że to właśnie komórki granicy jako pierwsze uczestniczą w tworzeniu pól miejsca w hipokampie zanim zostaną aktywne komórki siatki, dlatego też uważane są za pierwszy czynnik wpływający na aktywność komórek miejsca w hipokampie, dając

możliwość nawigacji przestrzennej na wczesnym etapie życia osobnika [2].

Komórki czasu (*ang. time cells*). Oprócz komórek miejsca w hipokampie znajdują się również komórki czasu. Co więcej, jest to ta sama populacja aktywowanych neuronów, które w podobny sposób kodują informacje, tak więc komórki hipokampa mogą kodować informacje o przestrzeni i czasie lub obie naraz. Komórki te kodują - umiejscawiają dane wydarzenie w czasie – czyli pomiędzy dwoma innymi wydarzeniami, dając możliwość chronologicznego odtworzenia wydarzeń [7].

Komórki prędkości (*ang. speed cells*). Najnowsze badania nad korą śródwęchową doprowadziły do odkrycia kolejnego rodzaju populacji komórek, tym razem odpowiedzialnych za percepcję prędkości. Komórki te pobierają informacje z receptorów w mięśniach, stawach lub ścięgnach, dlatego też stają się niezależne od czynników wizualnych i możliwa jest percepcja prędkości w ciemności. Prędkość sygnałów pochodzących z komórek prędkości pozwala aktualizować tempo aktywności komórek siatki zgodnie z ruchem osobnika, czyli im szybciej porusza się zwierzę, tym szybciej aktywowane są komórki siatki [9].

System Nawigacyjny

Zrozumienie interakcji pomiędzy tymi komórkami jest kluczowe dla wyjaśnienia, tego w jaki sposób kodowane są informacje o lokalizacji, kierunku, odległości oraz tego, w jaki sposób są łączone. U podstawy funkcjonalnych możliwości do tworzenia mentalnego odzwierciedlenia środowiska leży połączenie hipokampa i kory śródwęchowej, a zatem połączenie wyżej wymienionych komórek znajdujących się w tych strukturach. Istnieje kilka modeli współpracy pomiędzy tymi komórkami. W najprostszej sytuacji na powstania śladu pamięciowego w hipokampie (utworzonego przez komórki miejsca) wpływają bezpośrednio komórki siatki (Ryc. 1). Tak jak wspomniałam wyżej, komórki siatki są uniwersalne, czyli mogą zmieniać swoje wzorce aktywacji odzwierciedlając tym samym zmiany w środowisku. Na wzorce aktywacji komórek siatki wpływają pozostałe komórki kory śródwęchowej – komórki kierunku głowy, granicy, szybkości. Komórki te posiadają zdolność do zmiany wzorca aktywacji komórek siatki pod wpływem informacji które dostają. Następnie zmiany w komórkach siatki (np. przesunięcie fazy, orientacji, lub zwiększenie odstępów pomiędzy aktywowanymi komórkami) są prezentowane do komórek miejsca w hipokampie i dopiero komórki hipokampa tworzą tę właściwą pamięć (pola miejsca), przypisaną do

jednego konkretnego miejsca w środowisku. Wiele badań potwierdziło taki model, jednak trzeba mieć na uwadze, że jest on bardzo uproszczony [8]. Część badaczy uważa, że komórki granicy nie tylko wpływają na aktywność komórek siatki, ale również pewna populacja tych komórek bezpośrednio wpływa na aktywację komórek miejsca [2]. Być może pozostałe komórki również posiadają taką zdolność. Niemniej jednak niezaprzeczalnym faktem jest to, że komórki siatki, dzięki ich zdolności do różnorodnej odpowiedzi (przy zmianach w środowisku), umożliwiają powstawanie ogromnej ilości reprezentacji środowiska w hipokampie. Co więcej, połączenie uniwersalnych właściwości komórek siatki z unikalnymi właściwościami komórek miejsca daje możliwość zapamiętywania nowych informacji bez ubytku na już posiadanych reprezentacjach. Z racji tego, że system nawigacyjny zawiera tak wiele składowych oraz obejmuje różne struktury, istnieje ogromna możliwość modyfikacji danych dostarczanych do komórek miejsca. Dlatego już niewielkie zmiany w środowisku wpływają na zmianę aktywności komórek – każde środowisko może być wyrażane jako unikalna kombinacja aktywności poszczególnych komórek, a w konsekwencji może wpłynąć na zapisywanie środowiska przez komórki miejsca [3].

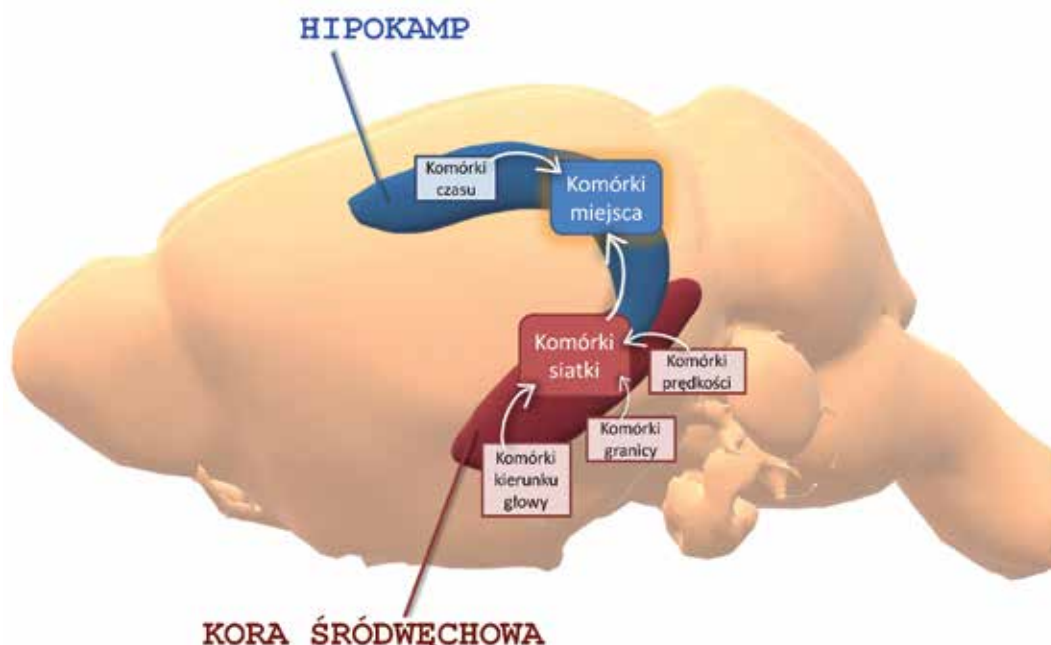
Jeżeli mówimy o pamięci przestrzennej, warto wyjaśnić, czym ona jest. Pamięć z fizjologicznego punktu widzenia jest, w dużym uproszczeniu, wzmocnieniem połączenia pomiędzy neuronami. Poprzez takie wzmocnienie wzorzec aktywacji w danym połączeniu może zostać zakodowany, zapamiętany i przywołany [4]. Z psychologicznego punktu widzenia można powiedzieć, że pamięć przestrzenna należy do pamięci jawnej, inaczej deklaratywnej. Pamięć ta wykazuje dychotomię, ponieważ można ją podzielić na pamięć epizodyczną oraz pamięć semantyczną. Pamięcią semantyczną nazwano ogólną wiedzę o świecie, dotyczącą faktów oraz zjawisk, które zapamiętane zostały bez związku na okoliczności. Przykładem takiej pamięci może być znajomość języka, nazw i obiektów. W przeciwieństwie do tego, pamięć epizodyczna jest bardzo mocno związana z okolicznościami jej powstania, wynikającymi z doświadczenia konkretnego osobnika w konkretnym wydarzeniu. Pamięć epizodyczna jest zbiorem sekwencji zdarzeń, którym towarzyszy kontekst przestrzenny i czasowy [6].

Poruszając się w obrębie dwóch składowych pamięci przestrzennej, nie trudno domyśleć się, że powinny istnieć różne mechanizmy kodowania informacji. Orientacja przestrzenna opiera się na dwóch powiązanych ze sobą mechanizmach tworzenia reprezentacji środowiska (Ryc. 2). Nawigacja oparta na

punktach orientacyjnych (*ang. landmark navigation*) czasami nazywana jest nawigacją opartą na mapie. Występuje, gdy pobierane są informacje z otoczenia o położeniu jednego obiektu w stosunku do drugiego. Relacje przestrzenne pomiędzy punktami orientacyjnymi (obiektami) pomagają w zdefiniowaniu własnej lokalizacji w środowisku. Użyteczne informacje pozyskiwane są na drodze czuciowej, za pomocą zmysłów takich jak węch, wzrok oraz słuch. Sygnały te traktowane są jako allocentryczne (obiekt względem drugiego obiektu). Drugi rodzaj nawigacji to nawigacja polegająca na integracji ścieżek (*ang. path integration*). Wymaga przemieszczania się podczas eksploracji środowiska. Sygnały używane do tej nawigacji nazywane są egocentrycznymi („ja” względem obiektów), a zalicza się do nich motorycznie – sensoryczne informacje z proprioceptorów (mię-

allocentryczną mapą. Pamięć epizodyczna ściśle związana jest z nawigacją polegającą na integracji ścieżek, często nazywaną również egocentryczną, ponieważ wszystkie informacje pobierane są w odniesieniu do osoby/zwierzęcia poruszającego się w środowisku. Dostarcza ona fragmentarycznych epizodów, czyli wydarzeń z całym ogromem kontekstowych informacji (dystans, położenie ciała, kierunku, szybkość, ilość skrętów itp.). W ten sposób powstaje ciąg wielu epizodycznych wydarzeń, który w całości stanowi przebytą drogę [3].

Oba modele uzupełniają się wzajemnie, gdy zwierzę pozbawione informacji z jednego źródła musi polegać na drugim. Warto też zauważyć, że integracja ścieżek jest procesem stałym (o ile połączone jest z lokomocją), przez który organizm nieustannie monitoruje swoją pozycję, a nawigacja oparta na punktach



Ryc. 1. Uproszczony model struktur zaangażowanych w nawigację przestrzenną.

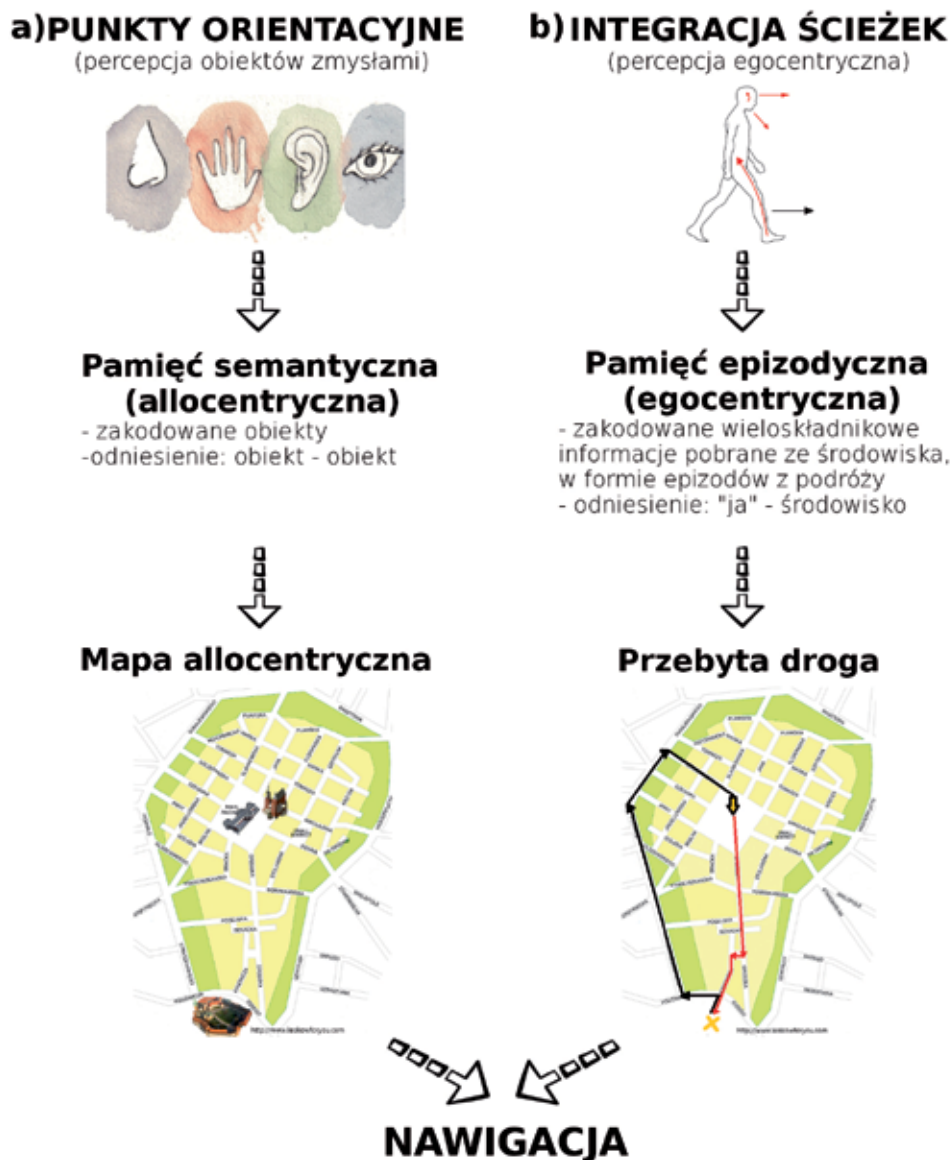
Na schemacie przedstawiono hipotetyczny schemat współpracy komórek hipokampa wraz z komórkami kory śródwęchowej podczas tworzenia mentalnej mapy środowiska. Na czerwono przedstawiono korę śródwęchową, w której znajdują się neurony (komórki siatki), które pobierają sygnały od pozostałych komórek tej struktury. Następnie informacja przekazywana jest do komórek miejsca w hipokampie (niebieski kolor). Tworzona jest w ten sposób mapa. Dodatkowo na pracę komórek miejsca wpływają hipokampalne komórki czasu. Rycina wykonana przez autorkę.

śnie) oraz z drogi przedsionkowej (błądźnik). Podczas przemieszczania się pobierane są informacje na temat szybkości, czasu drogi, kierunku głowy i początkowej pozycji. Następnie dochodzi do wewnętrznych oszacowań i możliwe jest zaplanowanie lub skrócenie drogi. Pamięcią przypisaną do nawigacji opartej na punktach orientacyjnych jest pamięć semantyczna, która definiuje obiekty w środowisku niezależnie od czasu i kontekstu. Można to porównać do ogólnej wiedzy na temat przestrzennego układu miasta. Powstała w ten sposób reprezentacja nazywana jest

orientacyjnych jest procesem nieciągłym, występującym gdy dostępne są bodźce zewnętrzne. Modele te wydają się dobrze wpasowywać w funkcjonowanie poznanych neuroanatomicznych struktur mózgowia, które biorą udział w nawigacji przestrzennej. [8] Różne komórki pobierają informacje na różny sposób. Komórki miejsca i granicy są komórkami, które przeważnie bazują na percepcji allocentrycznej. Pobierają one informacje czuciowe (wzrok, węch, słuch) ze świata zewnętrznego i kodują za pomocą pamięci semantycznej – bezkontekstowej

(obiekt a drugi obiekt). Komórki kierunku głowy oraz komórki szybkości głównie bazują na sygnałach ego-

niesamowicie skomplikowany i wymaga ciągłych badań dla wyjaśnienia wielu niewiadomych [3].



Ryc. 2. Mechanizmy nawigacji przestrzennej.

a) Nawigacja oparta na punktach orientacyjnych: za pomocą zmysłów kodowane jest położenie obiektów względem siebie nawzajem. W ten sposób tworzona jest pamięć semantyczna jako reprezentacja środowiska (mapa allocentryczna) wraz z umieszczonymi obiektami w zarejestrowanych wcześniej relacjach.

b) Nawigacja oparta na integracji ścieżek: użyteczne informacje pobierane z wnętrza ciała (błądźnik, mięśnie). Tworzona jest w ten sposób pamięć epizodyczna, stanowiąca „mentalną podróż” w czasie i przestrzeni. Dzięki takiemu mechanizmowi może dojść do zespolenia epizodów aby stworzyły jedną podróż oraz wewnętrznych oszacowań skutkujących zmianą trasy (przykładowo skrócenie trasy – czerwona ścieżka). Rycina wykonana przez autorkę.

centrycznych, uniezależniając się tym od wizualnych informacji. Pobierają informacje z proprioceptorów oraz układu przedsionkowego tworząc pamięć epizodyczną („ja” a dane wydarzenie/miejsce). Jednak nie można powiedzieć, że konkretne komórki bazują na konkretnej strategii pobierania informacji. Dysonans widoczny jest na przykładzie wielu komórek. Komórki kierunku głowy pobierają informacje z proprioceptorów i błądźnika, a więc typowo egocentryczne, ale dodatkowo pobierają również informacje allocentryczne z układu wzrokowego. Układ ten jest

Odkrycia te w sposób znaczący wzbogaciły wiedzę na temat tego, w jaki sposób pobierane są informacje podczas kodowania środowiska. Niemalże wszystkie badania przeprowadzono na gryzoniach. Zatem czy można przypuszczać, że u innych ssaków ten system działa podobnie? Oczywiście u ludzi implantacja wolframowych drucików do rejestracji aktywności neuronów jest zbyt niebezpieczna. Jednak niektóre badania z użyciem innych technik, jak i również badania nad pacjentami z uszkodzeniem hipokampa, pozwalają stwierdzić, że jest to ośrodek

odgrywający kluczową rolę w procesie tworzenia pamięci przestrzennej. Techniki z wykorzystaniem wirtualnej rzeczywistości pozwoliły na udowodnienie istnienia zarówno komórek siatki, jak i komórek miejsca w ludzkim mózgu. Pozostałe rodzaje komórek wymagają dalszych badań [5].

Całokształt pracy systemu nawigacyjnego można porównać do prac kartograficznych. Na początku jest pusta kartka, potem zbiera się dane o konkretnych miejscach, odległościach, kierunkach i nanosi się na papier. Podobnie działa mózg. Posiadamy zmysły dzięki którym możemy pobierać informacje poprzez docierające do nas bodźce (wzrok, smak, zapach,

dotyk), pobierać informacje z wnętrza organizmu (np. z receptorów obecnych przy mięśniach lub z układu przedsionkowego) i zapisywać wszystko jako reprezentację otoczenia. A więc hipokamp nadaje wymiar czasu oraz przestrzeni, pobiera informacje metryczne z pozostałych komórek i łączy wszystkie składowe jako nowe reprezentacje środowiska bez ubytku na już istniejących. Czyni je trwałymi śladami pamięciowymi, z równoczesną możliwością ich modyfikacji oraz odtworzenia przy ponownej wizycie w znanych miejscach.

Bibliografia

1. Abbott A., Callaway E. (2014) Nobel prize for decoding brain's sense of place. *Nature*, 514: 153
2. Bjerknes T.L., Moser E.I. and Moser M.B. (2014) Representation of geometric borders in the developing rat. *Neuron*. Elsevier Inc, 82: 71–78.
3. Buzsáki G., Moser E. I. (2013) Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system. *Nat Neuroscience*, 16: 130–138
4. Chorążka K. (2016) Plastyczność neuronalna – twój przyjaciel czy wróg? *Wszechświat*, 117: 181–189.
5. Czajkowski R. (2015) System lokalizacji przestrzennej w mózgu - pierwszy rozszyfrowany kod neuronalny. *Wszechświat*, 116: 22–25
6. Eichenbaum H. (2000) A cortical–hippocampal system for declarative memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 1: 41–50
7. Eichenbaum H. (2015) Time cells in the hippocampus: a new dimension for mapping memories. *Nat Rev Neurosci.*, 15:732–44
8. Hartley T., Lever C., Burgess N., O'Keefe J. (2013) Space in the brain : how the hippocampal formation supports spatial cognition. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 23: 369(1635)
9. Kropff E., Carmichael J.E., Moser M.B., Moser E.I. (2015) Speed cells in the medial entorhinal cortex. *Nature*, 523: 419–424
10. Moser E. I., Kropff E. and Moser M. (2008) Place Cells , Grid Cells , and the Brain ' s Spatial Representation System. *Annu Rev Neurosci.*, 31: 69–89
11. Nakazawa K., McHugh T.J., Wilson M.A., Tonegawa S. (2004) NMDA receptors, place cells and hippocampal spatial memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 5: 361–372
12. Taube J. S. (2007) The Head Direction Signal: Origins and Sensory-Motor Integration. *Annual Review of Neuroscience*, 30: 181–207.