

УДК : 57.024

Математическая модель пространственного кодирования в гиппокампальной формации. II. Нейродинамические корреляты ментальных траекторий и проблема принятия решений

Цукерман В.Д.,* Харыбина З.С., Кулаков С.В.

*НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана Академии биологии и биотехнологий
Южного федерального университета
Ростов-на-Дону, 344090, Россия*

Аннотация. Настоящая работа является продолжением исследований, связанных с построением концептуальной нейродинамической модели формирования пространственных представлений окружения и целенаправленного поведения в мозге млекопитающих, первая часть которых была опубликована ранее. В развитие этой модели предложен эффективный векторно-фазовый способ нейросетевых представлений эпизодов пространственных траекторий. Описываются результаты моделирования функционального взаимодействия «решетчатых клеток» медиальной энторинальной коры и гиппокампальных «клеток места» в генерации прямых и обратных временных последовательностей событий. Показано, что благодаря билатеральной организации сетей с четным циклическим торможением впервые получен феномен диспаратности «ментальных» представлений эпизодов в ипси- и контралатеральной системах референтности. Представлены нейродинамические корреляты генерации многочисленных предиктивных траекторий с различными стартовыми и конечными положениями в контралатеральной системе и уникальных траекторий – в ипсилатеральной системе, на основе которых может происходить выбор (принятие решений) маршрута движения. В работе предложена гипотеза об универсальном характере формирования эгоцентрических представлений в ипсилатеральной системе референтности и аллоцентрических – в контралатеральной системе каждого полушария мозга. На основе полученных результатов сформулирована задача будущего исследования механизмов принятия решений в зависимости от поставленной цели и пространственно-временного контекста в эпизоде поведения.

Ключевые слова: навигация, интегрирование траектории, гиппокампно-энторинальные взаимодействия, нейродинамика, ансамбль, кластер, билатеральная организация, системы референтности, эгоцентрические системы, аллоцентрические системы.

1. ВВЕДЕНИЕ

Многочисленные экспериментальные и теоретические работы последних лет, связанные с изучением пространственной активности клеток энторинально-гиппокампальной системы мозга животных (главным образом, грызунов) в условиях свободного поведения и человека в виртуальной реальности, были построены на картах частотной активности нейронов. Важнейшим результатом этих работ явилось

* vdts@krinc.ru

построение карт пространственно локализованной активности решетчатых клеток [1–7] и клеток места [8–14], а также дирекциональных клеток [15–23], конъюнктивных клеток [24–29] и «клеток времени» [30–33], активность которых связана с выполнением навигационных задач (см. также наш обзор в предыдущей статье [34]). В частности, в качестве механизмов генерации решетчатых полей активности энторинальных нейронов были определены интерференция [35–37] и аттракторный сетевой механизм [38–43], а также их комбинация [44, 45], реализацию которой, в частности, представляет и модель *ECI*-сетей, описанная в наших работах ранее [46–52].

Согласно современным представлениям система решетчатых клеток – это важная часть функциональной схемы мозга для динамического представления самолокализации организма в пространстве. Метрика этого представления обеспечивается решетчатыми клетками, клетками с пространственными полями активности, которые «покрывают» окружение решетками, имеющими периодический гексагональный паттерн. Своеобразная разметка окружения различными клетками с помощью гексагональных решетчатых полей активности разного масштаба и направлений позволяет животным осуществлять самолокализацию в ближнем окружении. Естественные количественные ограничения выборки нейронов при их регистрации в эксперименте длительное время не позволяли решить одну из главных задач – действует ли решетчатая система клеток медиальной энторинальной коры в качестве единой сетевой структуры или в виде независимых клеточных констелляций, т.е. совокупности модулей.

Недавно, однако, в выдающемся исследовании посредством регистрации кластера из 186 решетчатых клеток одной крысы, были получены свидетельства модульного характера нейронной организации в небольшом числе слоев, анатомически перекрывающихся с различными масштабами и ориентациями. Оказалось, что эти модули могут независимо отвечать на изменения в геометрии окружения. Дискретная топография решетчатой карты и очевидная автономия модулей (всего, по мнению авторов, не более десяти), как справедливо отмечают авторы, отличаются от градуальных топографических частотных карт непрерывных переменных в сенсорных системах [53]. Таким образом, энторинальная решетчатая система фактически состоит из многочисленных независимых решетчатых карт, каждая из которых обладает уникальными свойствами, т.е. масштабом, пространственной ориентацией (дирекциональностью) и шагом решетки. Каждая карта показывает специфическое разрешение (размер шага между узлами) и отвечает независимо на изменения в окружении. Система нескольких различных решетчатых карт позволяет поддерживать большое количество уникальных комбинаторных кодов, используемых, чтобы связать новые запоминания, сформированные определенной пространственной информацией.

В отличие от решетчатых клеток, граничных клеток и клеток направления головы в парагиппокампальной коре, обеспечивающих универсальный инструментарий, метрику для отображения позиций и направлений в любых окружениях, клетки места в гиппокампе представляют уникальные местоположения в конкретном окружении. Гиппокамп необходим во время пространственной навигации, главным образом потому, что принятие решений в критических ситуациях выбора (например, повернуть налево или направо или пойти прямо) происходит с учетом зрительных контекстов в процессе поиска пути [54]. В этой связи функция гиппокампа в пространственном поведении заключается, по-видимому, в извлечении из памяти закодированной ранее информации для принятия решений. В нейродинамическом контексте это означает возможность генерации многочисленных ментальных представлений о предстоящем пути, т.е. «опережающем отражении действительности» по П.К.Анохину. В самом деле, временные масштабы мысленных принятий решений составляют от десятков до сотен миллисекунд, тогда как поведенческие шкалы лежат в области секунд, минут и т. д., и таким образом, представляют собой феномен предвидения будущей траектории

пространственного движения. Между тем, остается открытым вопрос о том, какова схема организации, и как модули работают. Иными словами, если модуль, в нашем дальнейшем представлении это *нейронный ансамбль*, является единицей пространственной обработки, то как реализованы *межнейронные связи в модуле, и какую функцию выполняют эти модули*? Не менее важный вопрос состоит в том, *как различные модули связаны между собой*.

Здесь мы покажем, что многочисленные решеткоподобные паттерны активности различных клеток, комбинируясь друг с другом, отображают локальное окружение, что позволяет животным осуществлять самолокализацию. Здесь мы показываем, что билатеральная нейронная организация сетей с четным циклическим торможением (*ECI-сетей*), содержащая многочисленные ансамбли-модули, отвечает описанным выше требованиям пространственной обработки сигналов при выполнении навигационного поведения. Более того, на основе анализа результатов вычислительных экспериментов мы полагаем, что одновременное существование различных систем референтности в этих сетях позволяет получить многочисленные карты пространственного окружения и поставить новую задачу выбора траекторий, т.е. принятия решений в тех или иных условиях окружения с использованием эпизодической памяти и текущего пространственно-временного контекста.

Далее, в статье показан функциональный генезис гиппокампальных пространственных представлений из энторинальных решетчатых клеточных образований различного уровня от отдельных клеток до их ансамблей и кластеров. Мы рассматриваем *feedforward* сетевую модель прямого распространения энторинальных проекций в гиппокамп. Согласно нашей гипотезе, выходы различных нейронных группировок *ECI-сети* – ортогональных групп граничных клеток, дирекционально чувствительных нейронных ансамблей и кластеров клеток, интегрируются на входах гиппокампальных клеток места, в соответствии с возрастанием пространственного масштаба, наблюдавшегося экспериментально в медиальной энторинальной коре вдоль дорзо-вентрального направления [1, 24, 53, 55].

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Основные понятия и определения

ECI-сеть – свободно масштабируемая решетка двухчастотных (тета-гамма) осцилляторов с рекуррентными тормозными связями и внешними возбуждающими входами, представляющая собой непрерывную аттракторную сеть.

Ансамбль – осцилляторные единицы отдельного контура *ECI-сети* образуют ансамбль. Клетки ансамбля обладают равными тета-частотами активности. Одна половина клеток ансамбля обладает преимущественной дирекциональной чувствительностью к вращениям «по», другая – «против часовой стрелки». Все клетки ансамбля имеют одинаково направленные пространственные решетки полей активности (ориентацию) и масштаб решеток (расстояние между узлами решетки), но различные пространственные фазы. Ансамбли различных контуров сети имеют различную ориентацию пространственных решеток, продуцируют различный шаг: наименьший – внешнего контура, наибольший – внутреннего, в соответствии с генерацией тета-частот.

Кластер – осцилляторные единицы всех или части контуров сети с одинаковой преимущественной дирекциональной чувствительностью к поворотам.

Граничные клетки – группировка ортогональных клеток в пространственной организации *ECI-сети*, инвариантная к поворотам «по» и против часовой стрелки и включенная в кластеры клеток с различными дирекциональными предпочтениями.

Конъюнктивные клетки – обладают чувствительностью к поворотам нейронной сети, связанным со схемой тела в том или ином направлении.

Референтные клетки – «клетки времени», образующие своеобразный часовой механизм, позволяющий отсчитывать время событий (фазы в референтном тета-цикле).

Ментальная траектория – нейродинамическое отражение внутрисетевых конкурентно-кооперативных взаимодействий на всех уровнях микросхемной организации в виде пространственной траектории в полярных координатах.

2.2. Краткое описание модели

Подробное описание ECI-сетей приведено в 1-ой части статьи [52] и в литературных ссылках. Поэтому здесь мы вкратце приведем лишь уравнения динамики, схемную организацию и некоторые важные характеристики этих сетей. Математическая модель свободно масштабируемой ECI-сети описывается следующей системой уравнений (1):

$$\begin{cases} \tau_i \frac{dx_i}{dt} = -x_i - b_i z_i - \sum_{j \in N} \alpha_{ij} y_j + S_{0i} + S_i(t), \\ T_i \frac{dz_i}{dt} = -z_i + y_i, \\ y_i = \begin{cases} k(x_i - p_i), & x_i > p_i, \\ 0, & x_i \leq p_i, \end{cases} \quad i = 1, \dots, N, \end{cases} \quad (1)$$

где x_i – мембранные потенциалы нейронов, z_i – глубина или степень адаптации этих нейронов к постоянному уровню входного воздействия, τ_i – постоянные времени входа нейрона, T_i, b_i – параметры, определяющие постоянные времени и уровень адаптации нейронов, p_i – пороги нейронов; α_{ij} – веса тормозных связей, S_{0i} – постоянные входы нейронов, $S_i(t)$ – информационные (переменные) входы нейронов; y_i – выходная активность нейронов, k – коэффициент передачи; N – число осцилляторных узлов сети.

В вычислительных экспериментах решение вышеуказанных систем уравнений производилось численным методом Рунге-Кутты 4-порядка, с шагом интегрирования, равным 0.01. Во всех вычислительных экспериментах были приняты следующие численные значения параметров нейронов сети: $\tau_1 = 0.01$; $T_1 = 30$; $b_1 = 10$; $S_{01} = 0.083$; $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 2.27$; $\tau_2 = 0.5$; $T_2 = 0.8$; $b_2 = 27$; $S_{02} = 1$; $k = 1$; $p_{1,2} = 0$.

Величина рекуррентных тормозных интернейронных связей α_{ij} составляла постоянную величину, равную 0.001. Отличие осцилляторных единиц референтной и информационной субсетей состоит лишь в том, что информационные единицы обладают внешними модулирующими входами $S_i(t)$, а референтные единицы таких входов не имеют.

При заданных выше численных значениях параметров и соотношениях амплитуд постоянных возбуждающих входов S_{01} и S_{02} быстрого и медленного адаптивных нейронов такой модуль способен к автономной генерации двух ритмов – высокочастотного (гамма-подобного) и медленноволнового (тета-подобного), как показано на рис. 2 в 1-ой статье [52]. Генерация этих ритмов запускается постоянным уровнем возбуждения S_{01} и S_{02} обоих нейронов. Частота генерации тета-ритма зависит от двух параметров: величины адаптационного параметра b_a и соотношения постоянных времени входов обоих нейронов. В целом, фазовая динамика нейронов сети имеет сложную зависимость от целого ряда факторов: состояния сети, энергии входных сигналов, матрицы весов тормозных связей, постоянных времени синаптических входов и адаптационных характеристик нейронов.

Важная особенность представленной модели ECI-сети заключается в её топологии, т. е. пространственно-периодической структуре расположения информационных единиц сети, циклически повторяющихся в виде четырех кластеров клеток (рис. 1). Второе отличие сети заключается в возможности регистрации фазовых смещений тета-гамма осцилляций информационных единиц относительно стабильного тета-ритма

референтных осцилляторов («клеток времени»), исполняющих роль системы временных отсчётов. Третьим отличием *ECI*-сетей служат две системы референтности, позволяющие кодировать поступающие сигналы в ипси- и контралатеральной системах, и вследствие этого демонстрировать диспаратность пространственных представлений.

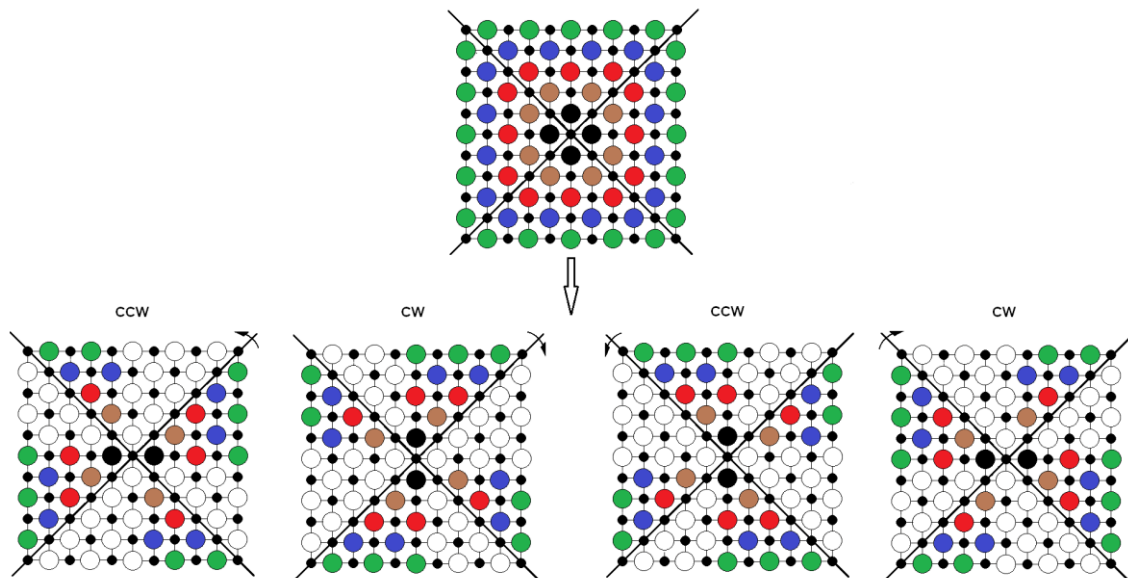


Рис. 1. Две системы референтности и различие дирекционально чувствительных кластеров клеток на примере *ECI*-сети, содержащей пять контуров. На левых двух схемах цветом показаны кластеры клеток с преимущественной чувствительностью к поворотам «по» и «против часовой стрелки» в правой системе референтности. Кроме того, показаны две ортогональные (горизонтальная и вертикальная) группы граничных клеток, разделяющих эти кластеры и инвариантных к обоим типам поворотов (пояснения дальше по тексту). Все повороты осуществляются вокруг вертикальной оси в центре рисунка. На правых двух схемах цветом показаны кластеры клеток с преимущественной чувствительностью к поворотам «по» и «против» часовой стрелки в левой системе референтности. На всех рисунках референтные тета-клетки («клетки времени») показаны малыми черными кружками.

Короткие возбуждающие импульсные воздействия, поступающие на входы осцилляторных нейронов с малой постоянной времени, способны вызвать мгновенные фазовые сдвиги. Эти фазовые смещения информационных единиц пропорциональны энергии входных воздействий и могут быть измерены относительно референтных осцилляторов сети. Алгоритмом определяется фазовый сдвиг каждого информационного нейрона относительно нижней границы тета-цикла референтных нейронов внешнего контура сети. Частные фазовые сдвиги образуют популяционный фазовый код паттерна входных сигналов. Различные уровни торможения и возбуждения получают отдельные контуры сети. Поэтому в направлении от внешнего контура к внутреннему контуру сети происходит градуальное уменьшение тета-частот.

Две системы референтности и организация специфических паттернов входных сигналов. В силу симметричной организации схемы *ECI*-сети, все информационные единицы *ECI*-сети могут быть разделены на две субсети: одна – связанная с её левой, другая – с правой осью симметрии. Таким образом, четыре кластера клеток имеют предпочтительную чувствительность к поворотам по часовой (CW) и четыре против часовой (CCW) стрелки. Ось вращений проходит через референтную единицу в центре сети (рис. 1). Далее всюду в статье указывается, в какой системе референтности получены фазовые и пространственные представления эпизода.

2.3. Паттерны входных сигналов

Паттерны входных сигналов, поступающие на информационные кластеры клеток ECI-сети, организованы во временные последовательности импульсов с определенным шагом градиента амплитуды, в частности 1×10^{-5} или 2×10^{-5} , и с постоянной длительностью, равной 3 у.е. времени. Каждый отдельный паттерн подается одновременно на все входы клеток, топологически отнесенных к CW- или CCW-кластерам сети. Для различения в экспериментальных сериях временных последовательностей сигналов различной направленности использовался следующий вид записи:

$$\{m_1 \uparrow CW: t_1, t_2, [t], n_1 \uparrow CCW: t_3, t_4 \dots\}$$

В частности, запись эпизода вида $\{0.0035 \uparrow CW: 100, 83, [97], 0.0065 \uparrow CCW: 112, 98\}$ означает, что временные интервалы между тремя паттернами импульсных CW-последовательностей составляют соответственно 100 и 83 у.е. времени, а между тремя последующими импульсными последовательностями против часовой стрелки (CCW) – 112 и 98 у.е. времени. При этом межсобытийный временной интервал между CW- и CCW-последовательностями данного эпизода составляет 97 у.е. времени, а вообще может принимать произвольные значения в т.ч. и нулевое. Буквами m_1 и n_1 обозначены начальные значения амплитуд градиентного входного сигнала, поступающие на входы обоих типов кластеров клеток и равные, в данном примере, соответственно 0.0035 и 0.0065. Далее всюду m_1 и n_1 представлены численными значениями. Стрелками показано направление градиента численных значений амплитуд входных сигналов нейронов при обходе вдоль контуров сети. Стрелка вниз означает направление против градиента.

Алгоритм построения пространственных траекторий. В первой части нашей работы уже был описан алгоритм построения кривых фазовых ответов сети, поэтому, основываясь на результатах фазовых построений, далее мы рассмотрим алгоритм вычисления пространственных траекторий, основанный на векторной стратегии построения траектории в полярных координатах. Выбор такого алгоритма определяется органичностью и легкостью самого перевода фазовых представлений сигналов в полярную систему пространственных координат. Действительно, полярная система координат имеет единственную числовую ось (полярную ось), на которой удобно расположить произвольный диапазон амплитуд контекстного входа с заданным шагом – единицей масштаба. При вводе координат стартовой точки указывается расстояние, на котором располагается точка от начала координат, а также величина угла, образованного полярной осью и отрезком, мысленно проведенным через данную точку и начало координат.

Углы считаются положительными, если они отсчитываются против часовой стрелки, и отрицательными, если отсчитываются по часовой стрелке. Амплитуда контекстного входа (положительная величина) задается однозначно, в то время как угол – неоднозначно, с точностью до слагаемого, кратного 2π , что, как будет показано далее, полностью соответствует периодичности нейродинамических представлений ECI-сети. Координатную полярную сетку (подобно миллиметровке) часто используют для построения пространственных траекторий по точкам. Важно, что в нашем случае такое кусочно-линейное построение траекторий легко реализуется в произвольном пространственном масштабе. Добавим также, что нами использовался шаг контекстного входа 1×10^{-5} , 2×10^{-5} или 3×10^{-5} , а отсчет углов в положительном или отрицательном направлении производился в соответствии с вычисленной ранее фазой для нейронов с преимущественной чувствительностью «по» или «против часовой стрелки».

Рассмотрим теперь конкретный пример нашего подхода. Контекстный вход в эксперименте меняется от C_0 до C_N с равномерным шагом $(C_N - C_0)/N$. В каждой точке $K = 0, 1, \dots, N$ горизонтальной оси X (контекстный вход) в результате исполнения эксперимента мы получаем фазовый сдвиг каждого нейрона из наборов CW и CCW относительно тета-цикла. Составляем линейную композицию для суммарного угла поворота:

$$F = [(CCW_1 + \dots + CCW_{CCWN})/CCWN - (CW_1 + \dots + CW_{CWN})/CWN] \times \pi;$$

где $CCW_{\text{индекс}}$, $CW_{\text{индекс}}$ – фазовые сдвиги отдельных нейронов, отнесенные к длительности тета-цикла; $\pi = 3.14\dots$

Для K -ой точки можем написать:

$$R = C_0 + (C_N - C_0) \times K/N,$$

где C_0 и C_N – соответственно начальное и конечное значение величин исследуемого диапазона контекстного входа сети, а R – радиус окружности, равный K -ому значению контекстного входа, что совместно с выражением для F даст точку K траектории в полярных координатах.

Приведем пример реализации алгоритма для некоего абстрактного эксперимента. Пусть $CWN = CCWN = 2$, $CW = \{15, 17\}$, $CCW = \{11, 13\}$, $N = 5$, $C_0 = 1$, $C_N = 6$, где в фигурных скобках – номера информационных нейронов в сети.

Пусть также в результате выполнения эксперимента получены следующие значения фазовых сдвигов для информационных нейронов, отнесенные к длительности тета-цикла, для $K = 0 \dots 5$:

$CCW_0(0) = 0.9$	$CCW_0(1) = 0.9$	$CCW_0(2) = 0.9$	$CCW_0(3) = 0.9$	$CCW_0(4) = 0.7$	$CCW_0(5) = 0.7$
$CCW_1(0) = 0.8$	$CCW_1(1) = 0.8$	$CCW_1(2) = 0.8$	$CCW_1(3) = 0.8$	$CCW_1(4) = 0.7$	$CCW_1(5) = 0.7$
$CW_0(0) = 0.4$	$CW_0(1) = 0.4$	$CW_0(2) = 0.5$	$CW_0(3) = 0.5$	$CW_0(4) = 0.5$	$CW_0(5) = 0.5$
$CW_1(0) = 0.3$	$CW_1(1) = 0.3$	$CW_1(2) = 0.5$	$CW_1(3) = 0.5$	$CW_1(4) = 0.5$	$CW_1(5) = 0.5$

Теперь по формулам радиусов R и углов F для точек $K = 0, 1 \dots 5$ строим траекторию (вычисления приблизительные):

$R(0) = C_0 = 1;$	$F(0) = 1.57,$
$R(1) = 2;$	$F(1) = 1.57,$
$R(2) = 3;$	$F(2) = 1.1,$
$R(3) = 4;$	$F(3) = 1.1,$
$R(4) = 5;$	$F(4) = 0.63,$
$R(5) = 6;$	$F(5) = 0.63.$

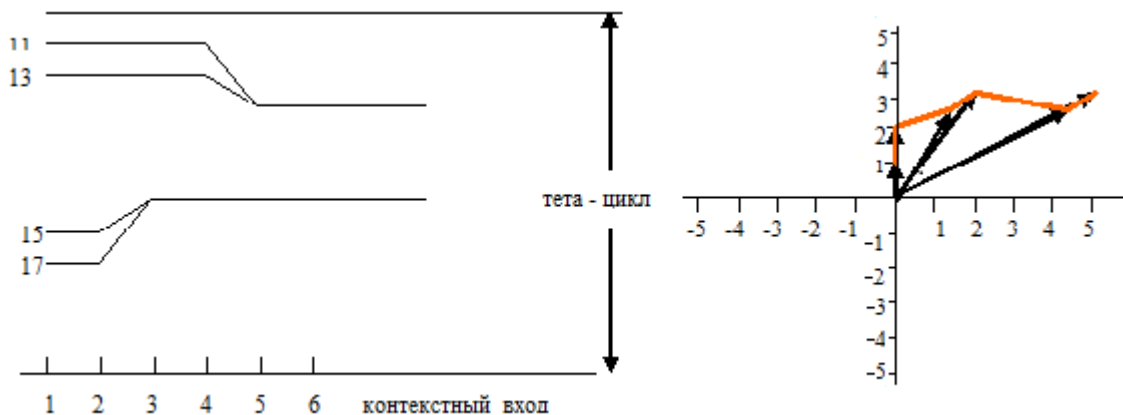


Рис. 2. Условные кривые фазовых ответов нейронов, обозначенных номерами 11–13 и 15–17 в ECI-сети 3×3. На левом графике по оси абсцисс указаны 6 условных значений контекстного входа. Справа представление пространственной траектории в полярных координатах (показана красным цветом) для рассмотренных выше параметров условного эксперимента.

Эскизный рис. 2 иллюстрирует вышесказанное. Слева представлены условные кривые фазовых ответов *ECI*-сети. Напомним, кривые фазовых ответов информационных единиц сети получаются кусочно-линейной суммацией отрезков соединяющих соседние точки, разделенные определенным числом тета-циклов, в течение которых происходит интегрирование трансляционной и угловой скорости поворотов головы навигатора. Заметим также, что часто рассматривают обобщенную полярную систему координат, в которой допускается $R < 0$. В этом случае точку K ставят так, чтобы модуль $|OK| = R$ и располагают точку K симметрично на луче, противоположном OK , а сам луч проводят под углом F .

Интегрирование пространственной траектории движения в *ECI*-сети происходит вдоль направления движения виртуального навигатора, которое моделируется временным порядком поступления паттернов событийных сигналов на входы информационных единиц сети. Такой подход оправдан тем, что сама нейронная *ECI*-сеть, благодаря своей симметричной билатеральной организации, может быть привязана к «схеме тела» организма-навигатора. В частности, схему структурной организации нейронной сети можно жестко связать с телом навигатора. Тогда в одной системе референтности правосторонний кластер клеток схемы сети (рис. 1, закрашенные клетки) будет соответствовать правой стороне тела, а кластер клеток, расположенных слева от той же оси симметрии сети – левой стороне тела. То же самое можно сказать о второй (левой) системе референтности.

Чтобы получить полное представление о возможности нейронной сети интегрировать движение в любом направлении, а именно, во фронтальном направлении (прямо вперед), вправо, т. е. по часовой стрелке, или влево, т.е. против часовой стрелки, были проведены несколько серий вычислительных экспериментов. В каждой серии задавался последовательный порядок активации дирекциональных кластеров сети с преимущественной активностью по часовой стрелке CW , или против часовой стрелки CCW . В моделированном движении с соответствующей трансляционной (линейной) скоростью, задаваемой контекстным входом всех информационных осцилляторов сети, дирекциональные кластеры клеток сети получали последовательности событийных паттернов сигналов CW или CCW направлений, вследствие чего происходила модуляция соответствующим направлением движения. Такая модуляция опосредовалась паттернами градиентных сигналов угловой скорости поворотов, поступающими на вход информационных осцилляторов в следующем тета-цикле за сигналом общей трансляционной скорости.

Для того, чтобы получить графическое представление траектории движения сетью, необходимо было получать форвардные фазовые значения на каждом шаге изменения вектора скорости, которые затем переводились в соответствии с описанным выше алгоритмом в сегменты (прямолинейные отрезки) пространственной траектории в полярной системе координат. Таким образом, представление траектории движения в полярных координатах происходит в соответствии с векторной стратегией: положение каждой очередной точки вычисляется, исходя из разности фазовых представлений клеток с CW - и CCW -чувствительностью на каждом шаге приращения величины контекстного входа. Общее время моделированного движения во время исследования пространственного окружения в данных экспериментальных сериях составляло 600–800 тета-циклов при длительности одного тета-цикла ~ 97 у.е. времени. Тестовое аллоцентрическое пространство имело четыре фиксированных направления. По горизонтальной оси откладывались амплитуды контекстного входа с тем же шагом приращения, что и при построении фазовых кривых; по вертикальной оси – величина разности взвешенных фазовых значений CW - и CCW -клеток в текущий момент времени. Эта величина определяла направление вектора движения в текущий момент времени с точностью до постоянного коэффициента.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

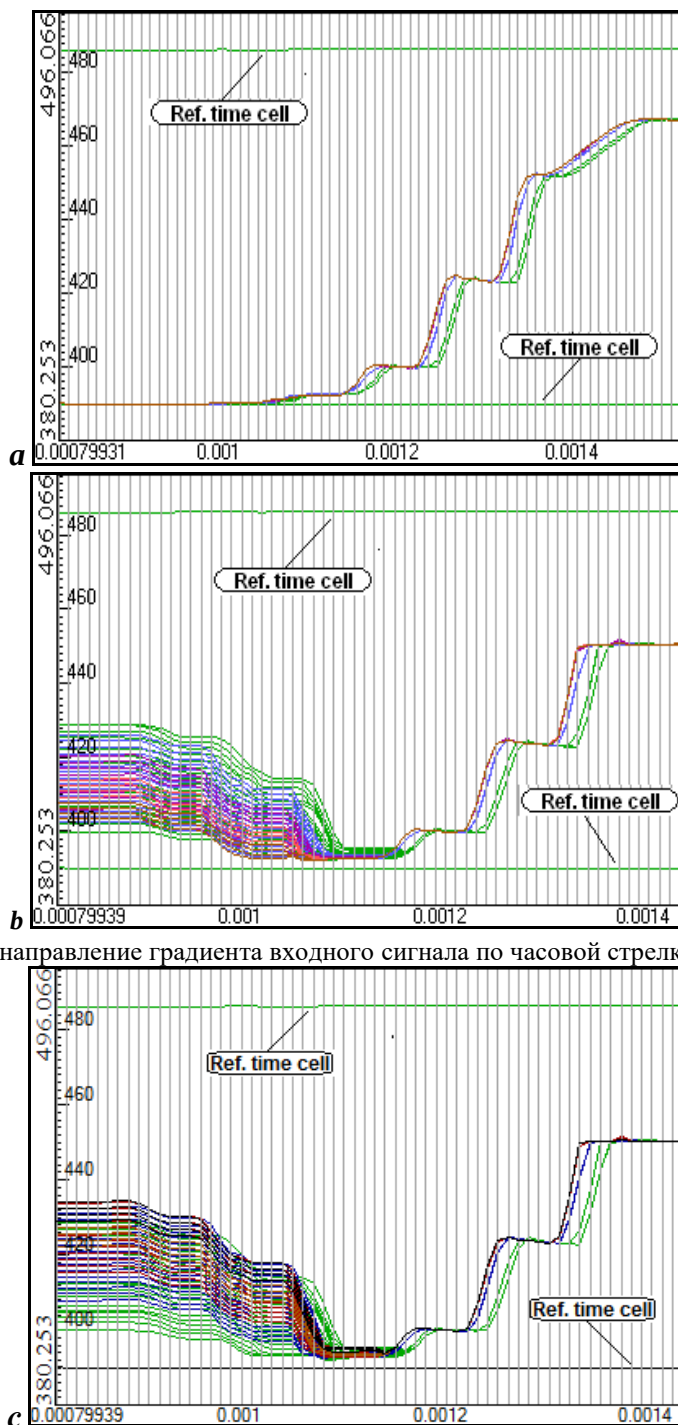
3.1. Фазовые представления и интегрирование траектории

Каждая из двух диагоналей определяет билатерально симметричную организацию *ECI*-сети (подробное описание модели см. в [52]). Это позволяет выбрать в качестве системы отсчета паттернов входных сигналов (т. е. референтной системы) любую из них и связать её со схемой тела гипотетического навигатора. Избранная диагональ проходит через соответствующие референтные модули всех контуров сети и делит ее на два распределенных кластера клеток с противоположной преимущественной чувствительностью (рис. 1). Два типа внешних возбуждающих входов к клеткам сети использовались нами при моделировании: общий «контекстный» вход для всех единиц и специфический «дифференциальный» вход для единиц с преимущественной чувствительностью к *CW*- и *CCW*-поворотам. Паттерны импульсных воздействий определенной амплитуды (в нормированном диапазоне значений) и длительности вызывают соответствующую фазовую развертку в референтном тета-цикле. Импульсный входной сигнал, распределенный среди входов *ECI*-сети, интегрируется сетью на каждом шаге приращения величины контекстного входа. Это приводит к соответствующим изменениям наклона прямолинейных отрезков кривых фазовых ответов на этом шаге, а в целом – к интегральным фазовым кривым в заданном диапазоне скоростей, представленном на горизонтальной оси графика. В итоге, на рис. 3а показаны кривые фазовых ответов сети на сигналы трансляционной скорости движения в заданном диапазоне. Каждой вертикальной полосе на этом графике соответствует шаг приращения амплитуды контекстного входа трансляционной скорости.

На рис. 3б,с представлены семейства кривых фазовых ответов сети на включение разнонаправленных градиентных сигналов угловой скорости, т.е. «по» и «против часовой стрелки» обхода контуров сети, соответственно. При этом использовался шаг амплитуды градиентного входного сигнала, равный 2×10^{-5} . б) Начальное значение градиента на рис.3б составляло 0.00336; а на рис. 3с равнялось 0.00374.

Градиентный сигнал распределялся между всеми клетками сети в следующем за контекстным входом тета-цикле. Таким образом, этот график отражает следующую временную последовательность: два фоновых тета-цикла, затем в третьем тета-цикле поступление общего контекстного сигнала в интервале 268–273 и, наконец, в четвертом тета-цикле поступление распределенного градиентного сигнала угловой скорости во временном интервале 351–354. Наблюдение всего процесса интегрирования осуществляется в референтном тета-цикле, границы которого определяются «клетками времени». Благодаря рабочей памяти, свойственной *ECI*-сетям, в референтном тета-цикле в сжатом виде отражаются все стадии процесса интегрирования. Распределенный градиентный сигнал в данном случае поступает на все нейроны одновременно. Вследствие этого соответствующее семейство фазовых кривых, принадлежащих кластерам клеток с преимущественной чувствительностью «по» и «против» часовой стрелки, перекрываются во временном окне референтного тета-цикла продолжительностью ~ 400 –430 условных единиц времени в обоих случаях (рис. 3б,с).

Как можно заметить, включение градиентного сигнала угловой скорости в обоих случаях приводит к сильной дисперсии фазовых кривых в левой части графика и их смещению к началу тета-цикла при возрастании контекстного входа (фазовой прецессии). В дальнейшем при возрастании контекстного входа данного диапазона значений в фазовой нейродинамике это приводит к высоко когерентным ансамблям информационных единиц и «антипрецессии», т. е. наоборот, их смещению к все более поздним фазам в тета-цикле.



направление градиента входного сигнала по часовой стрелке

Рис. 3. Семейства кривых фазовых ответов *ECI*-сети: а) только на контекстный входа трансляционной скорости; б) и в) после включения входного сигнала угловой скорости. На а) представлены фазовые кривые в референтном тета-цикле, начало и конец, которого показаны на графике горизонтальными зелеными линиями, что соответствует периоду генерации референтной клетки времени. Временной интервал общего контекстного входа сети составляет 268–273, в диапазоне амплитуд 0.0008–0.0015 с шагом 1×10^{-5} . На б) и в) показаны семейства фазовых кривых сети на включение градиентного сигнала угловой скорости «по» и «против часовой стрелки» соответственно. В обоих случаях шаг градиентного сигнала равен 2×10^{-5} ; б) начальное значение градиента 0.00336; в) начальное значение градиента 0.00374. Цвета фазовых кривых соответствуют цветам отдельных контуров *ECI*-сети, показанных на рис. 1. Обозначения: по оси ординат – фазы информационных единиц, по оси абсцисс – контекстный (общий) вход трансляционной скорости информационных единиц, всё в безразмерных единицах. Эксперименты 5k242dexp2012-01.nex; 5k242dexp2012-02.nex и 5k242dexp2012-03.nex.

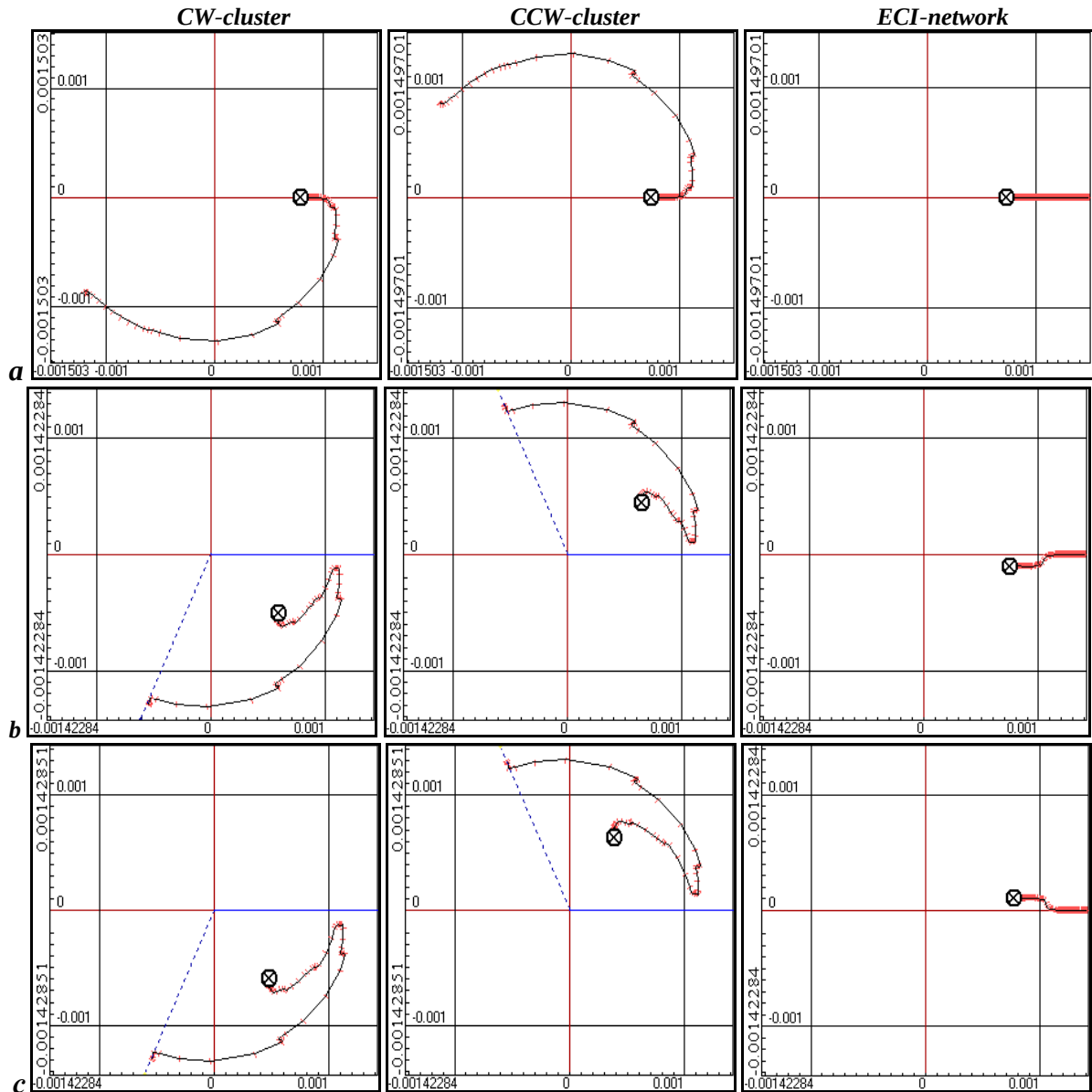


Рис. 4. Интегрирование пространственной траектории в *ECI*-сети. *а)* Пространственные представления в ответ на сигнал трансляционной скорости на входе всех информационных единиц сети. В этом случае нейросетевое представление имеет прямолинейную траекторию. *б)* Включение градиентного сигнала угловой скорости в направлении «по часовой стрелке». *с)* Включение градиентного сигнала угловой скорости в направлении «против часовой стрелки» в соответствии с представленными на рис. 3 семействами фазовых кривых. На рис. *б* процесс интегрирования начинается в условиях, когда начальное значение градиентного сигнала на *CCW*-кластере составляет 0.00336, а *CW*-кластер получает максимальную амплитуду сигнала 0.00374. Такое различие приводит к суммарному нейросетевому смещению в направлении по часовой стрелке в нижнюю полуплоскость (рис. *б*, правая колонка). И, наоборот, на рис. *с* процесс интегрирования начинается с начального значения градиентного сигнала *CCW*-кластера 0.00374, а *CW*-кластер получает минимальное значение 0.00336. В этом случае, суммарное нейросетевое смещение наблюдается в направлении против часовой стрелки в верхнюю полуплоскость (рис. *с*, правая колонка). Начало полярной системы координат расположено в центре рисунков. Начало пространственных траекторий обозначено $\otimes$. Красные метки пространственной траектории соответствуют шагу приращения амплитуды контекстного входа (трансляционной скорости движения), показанному вертикальными полосами на графике фазовых кривых рис. 3. Все оси на графиках в безразмерных единицах. Эксперименты *5k242dexp2012-01.nex*; *5k242dexp2012-02.nex*; *5k242dexp2012-03.nex*.

Интегрирование пространственной траектории движения в *ECI*-сети должно происходить вдоль направления движения навигатора, которое моделируется временным порядком поступления паттернов событийных сигналов на входы информационных единиц сети. Такой подход оправдан тем, что сама нейронная *ECI*-сеть, благодаря своей билатеральной организации, может быть привязана к «схеме тела» навигатора. Иными словами, структурную организацию нейронной сети можно жестко связать с эгоцентрической системой координат тела навигатора. Условимся поэтому, что правосторонний кластер клеток сети (рис. 1, закрашенные клетки) соответствует правой стороне тела и активируется при поворотах против часовой стрелки, а кластер клеток, расположенных слева от той же оси – левой стороне тела и активируется при поворотах по часовой стрелке. Такой выбор совершенно произволен, как будет показано далее, важна лишь определенность выбора.

В связи с тем, что все дирекционально чувствительные клетки сети получают одинаковые контекстные сигналы трансляционной скорости, то их интегрирование приведет к пространственным (сегментам) угловым траекториям противоположной направленности, показанным на рис. 4а. Вместе с тем, баланс пространственных представлений трансляционного движения кластерами клеток с преимущественной чувствительностью к движениям «по» и против часовой стрелки определяет в полярных координатах фронтальное направление головы вдоль горизонтальной оси (восточное направление). Иными словами, пространственное положение навигатора контролируется разностью выходов двух кластеров клеток с противоположными пространственными предпочтениями к *CW*- и *CCW*- направлениям. Некоторое смещение траектории вниз (рис. 4b) или вверх (рис. 4c) относительно горизонтальной оси (правая колонка) свидетельствует о некоторой асимметрии между входными сигналами, т. к. градиентный сигнал подавался одновременно на все кластеры, начиная в первом случае с единого значения 0.00336, а во втором с 0.00374 и с противоположным градиентом.

3.2. Фазовые и пространственные представления эпизодов из двух одиночных паттернов *CCW*- и *CW*- сигналов

Одной из основных задач последующих серий вычислительных экспериментов являлось исследование способности сети интегрировать пространственные движения в произвольном направлении, используя последовательности событийных паттернов входных сигналов. Это требовало в свою очередь решения следующих задач: 1) изучения роли временных характеристик паттернов входных сигналов, поступающих на дирекционально чувствительные входы информационных единиц *ECI*-сети; 2) определения фазовых отношений между событийными паттернами одной и той же и различной направленности; 3) исследования взаимодействия эгоцентрических и аллоцентрических представлений в исследовании пространственного окружения; 4) выбора модели пространственных представлений интегрированной траектории и соответствующей системы координат. Кроме того, необходимым условием формирования эгоцентрических представлений виртуального навигатора является определение его лицевой (фронтальной), а также правой и левой сторон (связанных со «схемой тела»), поскольку они определяют соответствующую координатную систему и ее ориентацию в аллоцентрической системе координат.

Рассмотрим фазовые и пространственные представления простых двухсобытийных эпизодов вида $\{0.0036 \uparrow CCW[T] 0.0038 \downarrow CW\}$, составленных из паттернов одиночных входных *CCW*- и *CW*-сигналов, следующих с различными временными интервалами. В первом случае временной интервал равнялся $T = 80$ у.е., во втором $T = 94$ у.е., и в третьем – 100 у.е. времени. На рис. 5 в левой колонке показаны семейства кривых фазовых ответов кластеров клеток с преимущественной чувствительностью к

поворотам против (CCW) и по часовой (CW) стрелке, в правой колонке представлены пространственные траектории эпизода в полярных координатах. Как хорошо видно на данном рисунке, кластеры клеток со специфической преимущественной чувствительностью имеют независимые семейства кривых фазовых ответов, и занимают различные временные окна в референтном тета-цикле. Кроме того, несмотря на то, что паттерн CW-сигналов в эпизоде поступает на входы сети позже, чем паттерн CCW-сигналов, его фазовые кривые занимают сжатое временное окно в референтном

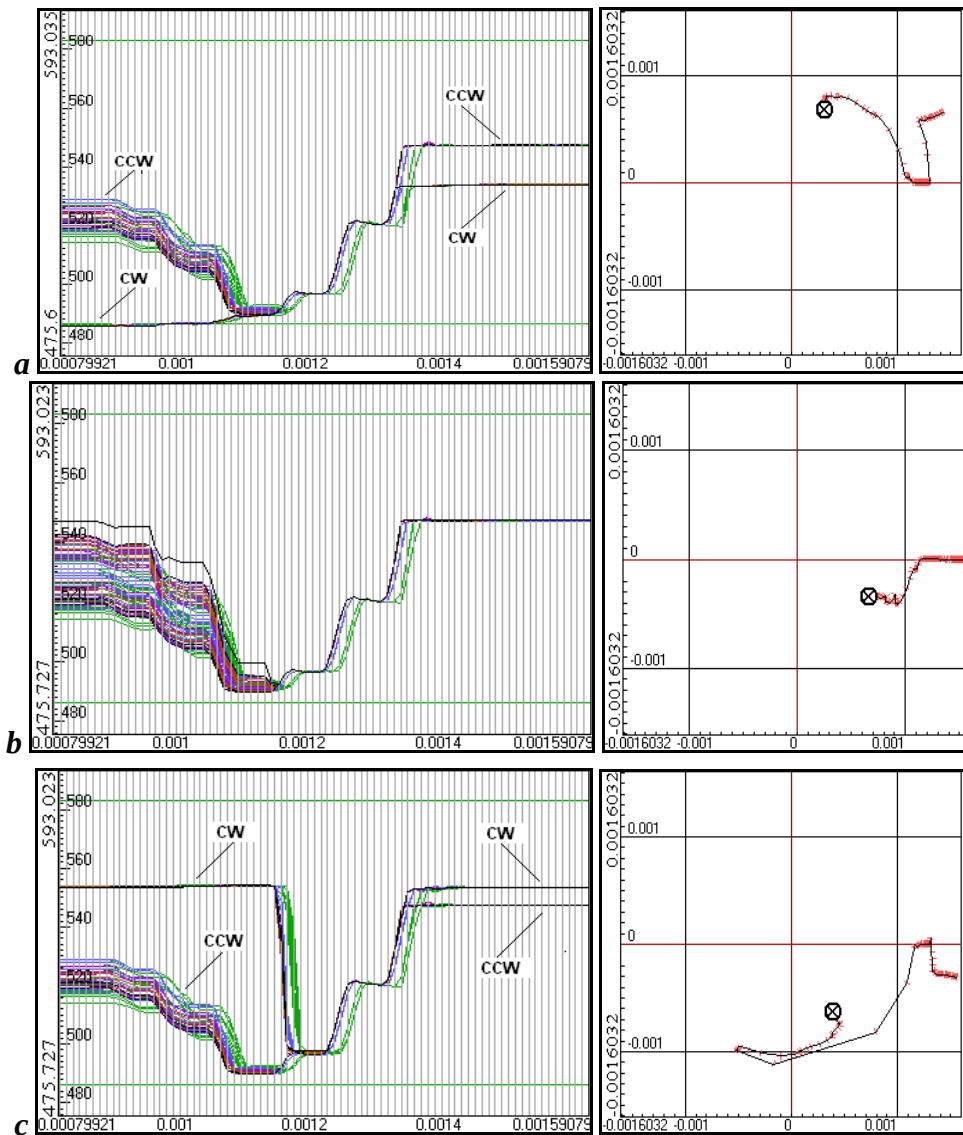


Рис. 5. Влияние межсобытийного временного интервала на фазовые и пространственные ипсилатеральные представления эпизода из двух одиночных паттернов CCW- и CW-сигналов. Эпизоды {0.0036↑CCW [80] 0.0038↓CW} (a), {0.0036↑CCW [94] 0.0038↓CW} (b) и {0.0036↑CCW [100] 0.0038↓CW} (c) состоят из двух одиночных событий, представленных семействами кривых фазовых ответов (левая колонка). На рис. b слева видно, что фазовые представления обоих паттернов сигналов перекрываются. Контекстный входной сигнал поступает на все информационные входы сети во временном интервале 268–273 с шагом градиента амплитуды 1×10^{-5} (вертикальные линии на фазовом графике) в диапазоне амплитуд 0.0008–0.0016. Паттерн входных CCW- сигналов с шагом амплитуды 1×10^{-5} поступает на соответствующий кластер клеток во временном интервале 351–354, а паттерн CW-сигналов с тем же шагом – во временном интервале 457–460. Знаком ⊗ обозначены стартовые положения интегрирования траектории в полярных системах координат. Референтный тета-цикл во временном окне 480–580 показан зелеными горизонтальными линиями в левой колонке. Эксперименты сверху-вниз: 5k242dexp-2013-7.01; 5k242dexp-2013-7.03 и 5k242dexp-2013-7.02.

тета-цикле раньше, чем первый поступивший паттерн *CCW*-сигналов. Это связано с низкой по сравнению с первым паттерном энергией входных сигналов (ср. амплитуды паттернов обоих сигналов, указанные под рисунками). Чтобы убедиться в этом, достаточно увеличить амплитуду сигналов второго *CW*-паттерна вплоть до насыщения (рис. 5,а), так чтобы он превышал энергию первого в эпизоде паттерна.

Амплитуда 2-го паттерна *CW*-сигналов очень мала, в связи с чем, соответствующее семейство кривых фазовых ответов располагается в сжатом виде вблизи начала тета-цикла. Справа вверху показано сжатое фазовое представление последовательности двух паттернов данного эпизода: *CCW* (внизу) и *CW* (вверху). Фазовые представления в правой части графиков поменяли временной порядок следования событий в референтном, выделенном горизонтальными зелеными линиями, тета-цикле. Таким образом, приведенные эксперименты показывают, что *межсобытийные временные интервалы* оказывают сильное влияние на фазовые и пространственные представления эпизода.

3.3. Влияние трансляционной скорости движения на фазовые и пространственные представления мультисобытийных эпизодов

Поскольку наша модель является концептуальной, то она должна предсказывать обнаруженные закономерности в широком диапазоне входных переменных. Такой очень важной переменной является контекстный вход трансляционной скорости, абсолютные значения которого в реальных условиях могут изменяться в очень широких пределах.

Мы рассматриваем здесь фазовые и пространственные представления сети в ответ на очень малые дифференциальные приращения (как правило, равные 1×10^{-5} или 2×10^{-5}) контекстного входа в различных диапазонах величин. Вычислительные эксперименты показывают, что действительно, общий вид кривых фазовых ответов и пространственных траекторий сохраняется в широком диапазоне значений контекстного входа, нормированного на единицу. Нами исследованы экспериментально влияния диапазонов величин контекстного входа (трансляционных скоростей), различающихся почти на два порядка, при этом характер фазовых и пространственных представлений различных эпизодов менялся незначительно. На рис. 6 (сверху-вниз) показаны примеры фазовых и пространственных представлений в трех диапазонах амплитуд контекстного входа 0.0025–0.0039, 0.0018–0.003 и 0.00076–0.00155, соответственно.

Нейронная сеть определяет положение навигатора разницей в выходе двух популяций клеток с преимущественной чувствительностью к поворотам по часовой (*CW*) и против часовой стрелки (*CCW*), поэтому входы равной величины трансляционной скорости на все информационные единицы не приводят к изменению в направлении движения. Однако, противоположно направленные изменения во входах к этим двум популяциям около уровня, определенного контекстным входом, приводят к интегрированному ответу в том или ином направлении. Так, популяция клеток, которая получает увеличенный внешний вход, показывает восходящий характер соответствующих фазовых кривых, тогда как антагонистическая популяция показывает нисходящий уклон (рис. 6, *b–d*). Частные значения временного интервала и амплитуд контекстного входа, при которых получены семейства кривых фазовых ответов сети, указаны под графиками. Во всех случаях шаг приращения амплитуды составляет 1×10^{-5} , ему соответствуют вертикальные полосы на всех графиках кривых фазовых ответов и красные метки на пространственных кривых справа. Таким образом, баланс между двумя интегрированными выходами, представляет интеграл разницы между командами, полученными любой популяцией. К преимуществу такого нейросетевого подхода следует отнести то, что сеть интегрирует различия входов, оставаясь

устойчивой против возмущений; в теории это называют «дифференциальным режимом» интеграции.

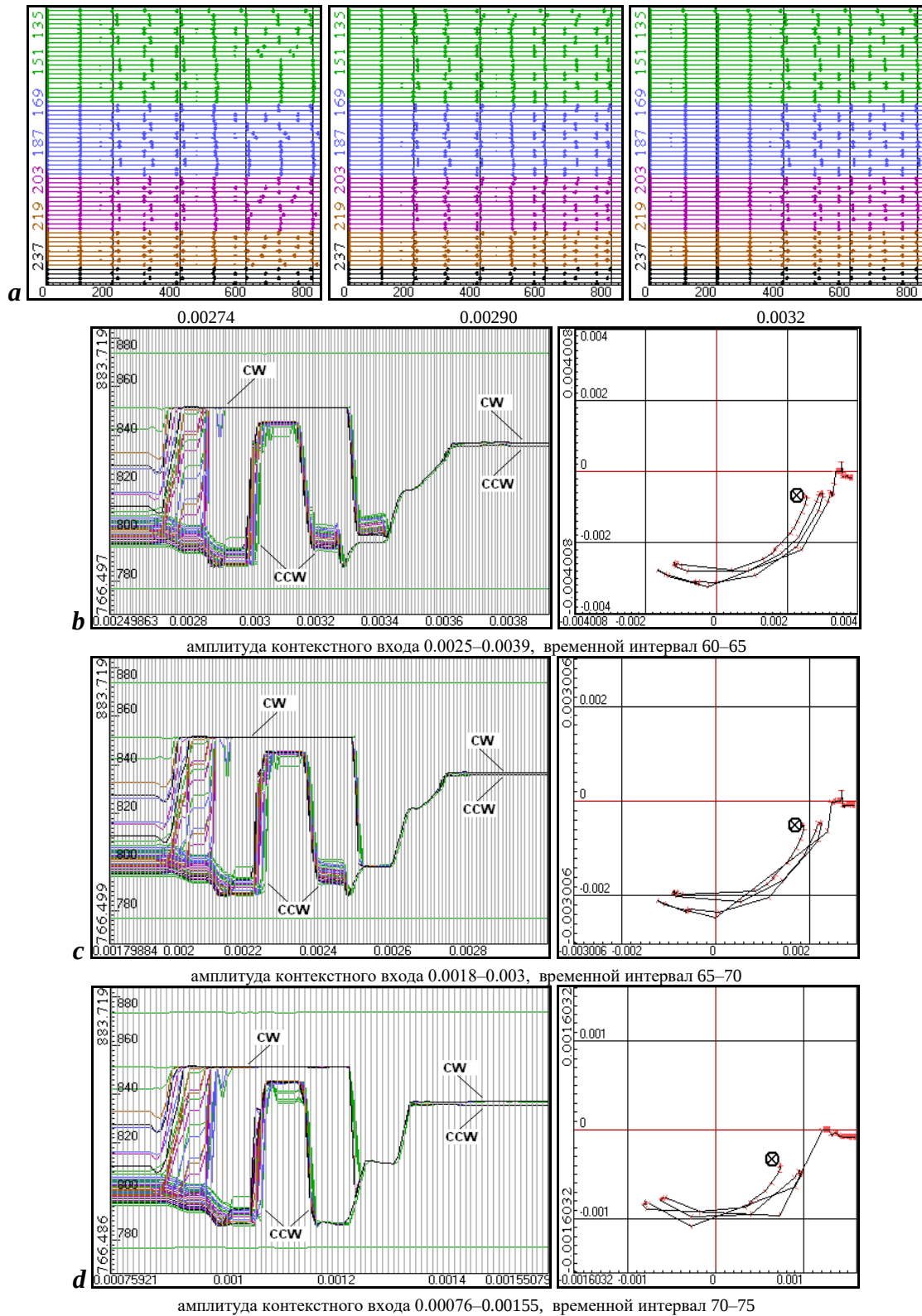


Рис. 6. Фазовые и пространственные ипсилатеральные представления паттернов CCW- и CW- сигналов навигационного эпизода $\{0.0034 \uparrow \text{CCW}; 91, 103, [86], 0.00356 \uparrow \text{CW}; 112, 90\}$ в различных диапазонах контекстного входа. а) Фрагменты осцилляторной активности информационных единиц сети при трех значениях контекстного входа, указанных под осциллограммами. Осциллограммы получены в результате интегрирования системы (1). Самый верхний трек – тетаритмическая активность референтной единицы («клетки времени») сети. Эксперименты *5k98dexp-2012-40.065.nex*; *5k98dexp-2012-40.090.nex*; *5k98dexp-2012-40.063.nex*.

Как мы уже отмечали ранее, контекстный вход трансляционной скорости является общим для двух кластеров дирекционально чувствительных клеток. Интегрированный ответ сети определяет фронтальное направление тела навигатора в восточном направлении. Внешние дирекциональные сигналы «по» или «против» часовой стрелки могут иметь различную амплитуду или межсобытийные временные интервалы, которые вызывают несбалансированные фазовые смещения противоборствующих нейронных популяций во времени. Интересно, что такое противоборство является аналоговым и происходит в условиях активности обоих кластеров клеток, а не полного выключения одного из них. Такая фазовая дивергенция двух нейронных популяций в результате временного интегрирования приводит к категорическому выбору – азимутальному повороту фронтальной оси тела «по» или «против» часовой стрелки в полярных координатах (рис. 3, *a–d*, справа). Описанный сценарий должен быть типичным для нейронных интеграторных сетей, где две противоборствующие популяции клеток ответственны за интегрирование импульсных входных сигналов противоположной направленности.

3.3 Последний временной межсобытийный интервал оказывает наиболее сильное влияние на фазовые и пространственные представления эпизодов в ECI-сети

Ранее мы уже показали на примере простой последовательности двух одиночных CCW- и CW-сигналов (рис. 5), что фазовые представления и конечные участки пространственных траекторий эпизода зависят от временного фактора – межсобытийного интервала между поступлениями этих сигналов на входы сети. Однако, как будет показано далее, наиболее сильное влияние на эти представления оказывает последний временной интервал того или иного эпизода. Попутно заметим, относительные амплитуды сигналов обоих направлений мало влияют на указанные представления и определяют лишь стартовые условия интегрирования пространственной траектории эпизода.

На рис. 7–8 показано влияние последнего временного интервала на характер фазовых и пространственных ипсилатеральных представлений сложных эпизодов, составленных из последовательностей сигналов обоих направлений. Приведенные серии вычислительных экспериментов свидетельствуют о некоторых важных закономерностях нейросетевой динамики. Во-первых, кривые фазовых ответов двух популяций клеток с противоположными пространственными предпочтениями (CW и CCW) имеют независимые представления в тета-цикле и занимают различные временные окна, которые, впрочем, могут и перекрываться. В последнем случае кажется удивительным, что, даже сохраняя неизменным временной интервал между последовательностями паттернов CW- и CCW-сигналов, изменение последнего временного интервала оказывает сильнейшее влияние на фазовые и пространственные представления эпизодов в целом. Подчеркнем, что в данных сериях нами показаны лишь крайние смещения конечных участков пространственных траекторий в северном и южном направлениях (правые колонки на обоих рисунках), а также соответствующие им относительные фазовые смещения в референтном тета-цикле CCW-кластеров клеток (левые колонки). В реальности оба типа смещений могут быть непрерывно представлены малыми изменениями значений последнего временного интервала в эпизодах.

Во-вторых, различные интервалы контекстного входа подчеркивают конкурентно-кооперативные взаимодействия CW- и CCW-кластеров клеток, указывая на различные стадии временного процесса обработки сигналов в нейросетевой динамике, которые мы подробнее рассмотрим в главе «Обсуждение». В-третьих, наши эксперименты демонстрируют не только хорошо известный нейродинамический феномен *фазовой*

прецессии, когда активность решетчатых клеток смещается к более ранним фазам тета-цикла в локальном полевом потенциале [56, 57]. Нами показаны также и *форвардные заметания пространственной траектории*, т. е. более сложный феномен динамического взвешивания противоположных фазовых смещений активности энторинальных клеток гиппокампальными клетками места.

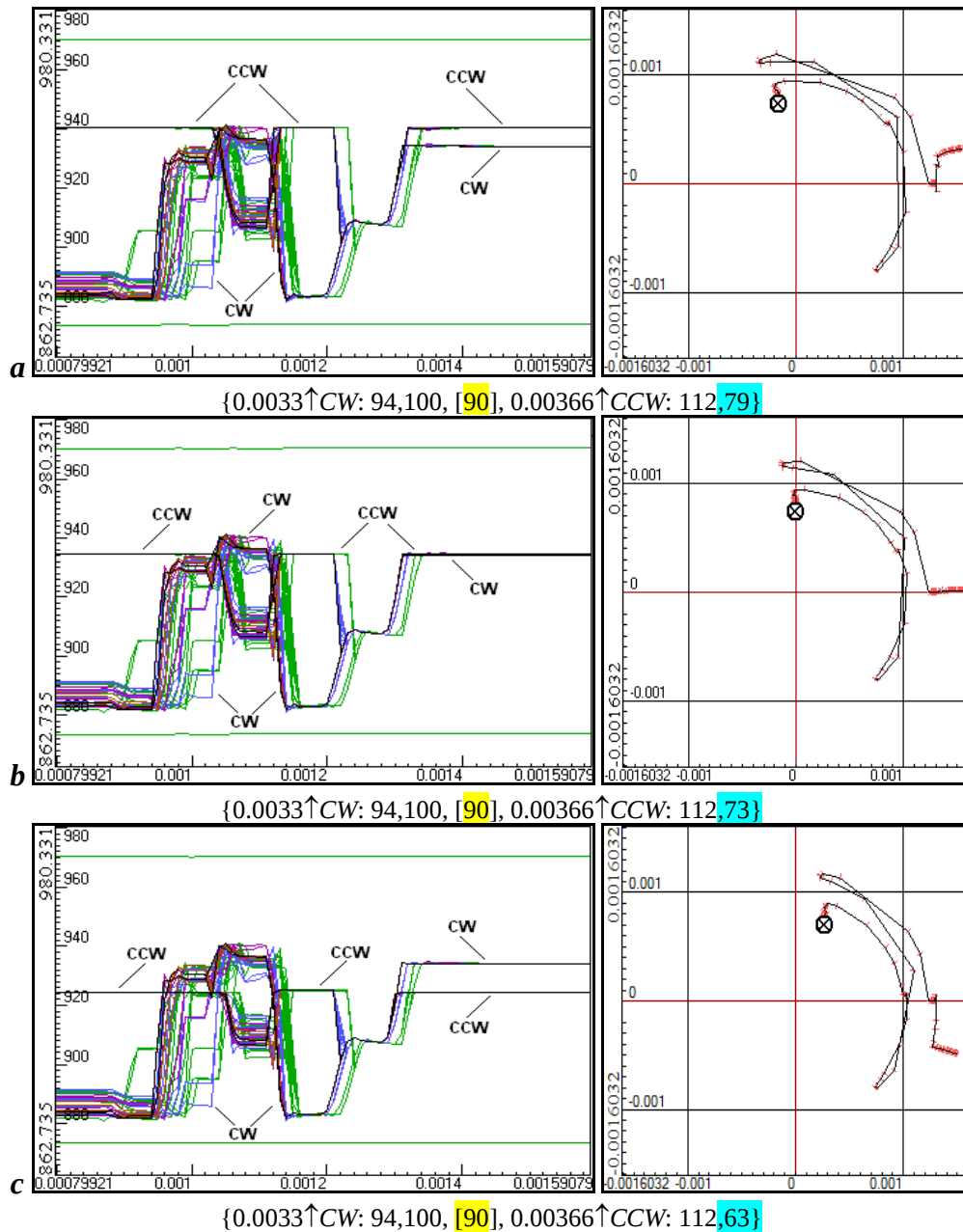


Рис. 7. Фазовые (левая колонка) и пространственные (правая колонка) ипсилатеральные представления последовательности паттернов CCW- и CW-сигналов трех эпизодов. Наиболее заметным результатом этой серии экспериментов является сильная зависимость относительного временного порядка в тета-цикле событийных паттернов сигналов двух направлений от последнего временного интервала в эпизоде. В левых колонках рисунков *a* и *c* видно, что при больших значениях контекстного входа относительный временной порядок сжатых фазовых представлений ансамблей может полностью измениться от прямого, соответствующего порядку исходной событийной последовательности на рис. *a* до полностью реверсированного временного порядка последовательностей на рис. *c*. Правая колонка пространственных траекторий эпизодов полностью подтверждает эти результаты. В каждом случае в подписях под рисунками указано на последний межсобытийный временной интервал в соответствующем эпизоде. Эксперименты 5k98dexp-2013-60.79.nex; 5k98dexp-2013-60.73.nex; 5k98dexp-2013-60.63.nex.

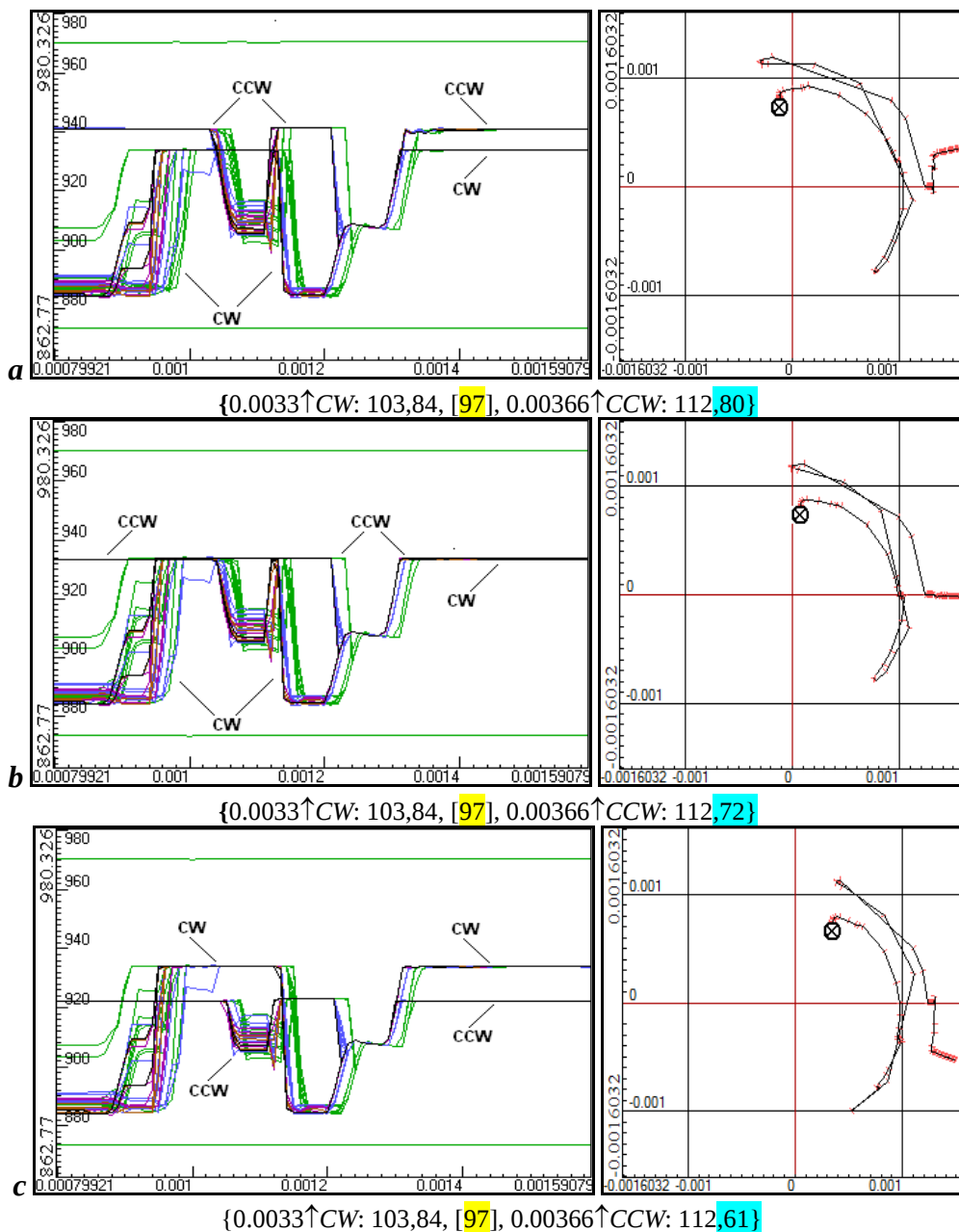


Рис. 8. Фазовые и пространственные ипсилатеральные представления последовательности паттернов CCW- и CW-сигналов других трех эпизодов, с отличием в последнем межсобытийном временном интервале. Желтым цветом здесь и на предыдущем рисунке подчеркнута неизменность в обеих сериях экспериментов межсобытийных временных интервалов, в то же время бирюзовым цветом показаны меняющиеся значения последнего временного интервала, который оказывает наиболее сильное влияние на фазовые и пространственные представления эпизодов. Эксперименты 5k242dexp-2013-50.80.nex; 5k242dexp-2013-50.72.nex; 5k242dexp-2013-50.61.nex.

3.5. Периодичность фазовых и пространственных представлений в ECI-сети

Покажем периодичность фазовых и пространственных представлений в ECI-сети на примере двух эпизодов с различными временными интервалами между последними событийными последовательностями. Рассмотрим вначале в качестве исходного эпизода $\{0.0033\uparrow CW: 103,84, [97], 0.00366\uparrow CCW: 112,61\}$. На рис. 9,а показаны фазовые и пространственные представления этого эпизода.

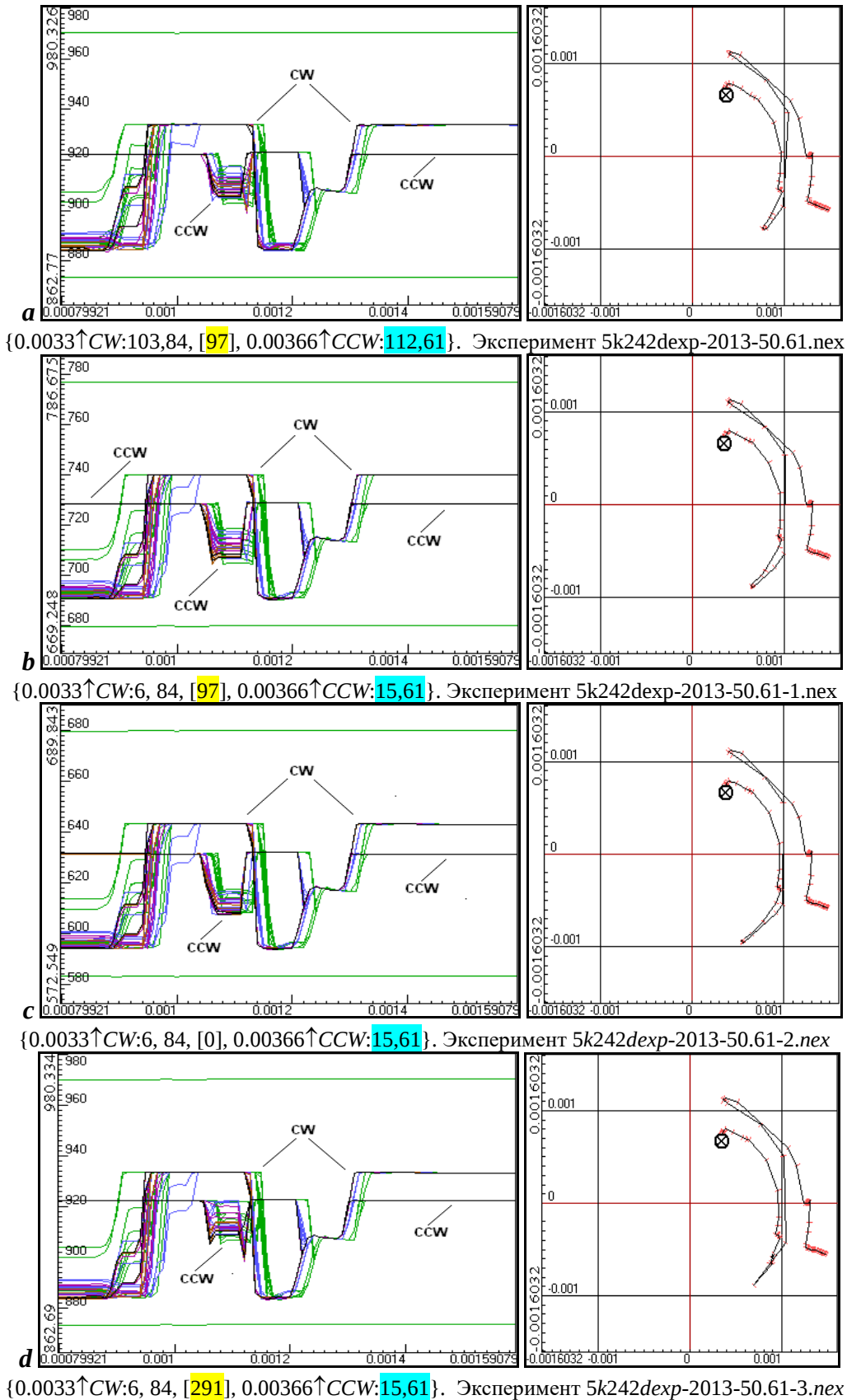


Рис. 9. Периодичность фазовых и пространственных представлений последовательностей паттернов CW- и CCW-сигналов в ECI-сети на примере эпизода 5k242dexp-2013-50.61.nex

При заданных значениях параметров сети (см. материалы и методы) длительность тета-цикла составляет примерно 97 у.е. времени. Уменьшение на эту величину всех временных интервалов, кроме последних интервалов в обеих CW- и CCW-событийных

последовательностях, не приводит к заметным изменениям в фазовых и пространственных представлениях (рис. 9, b и 9, c).

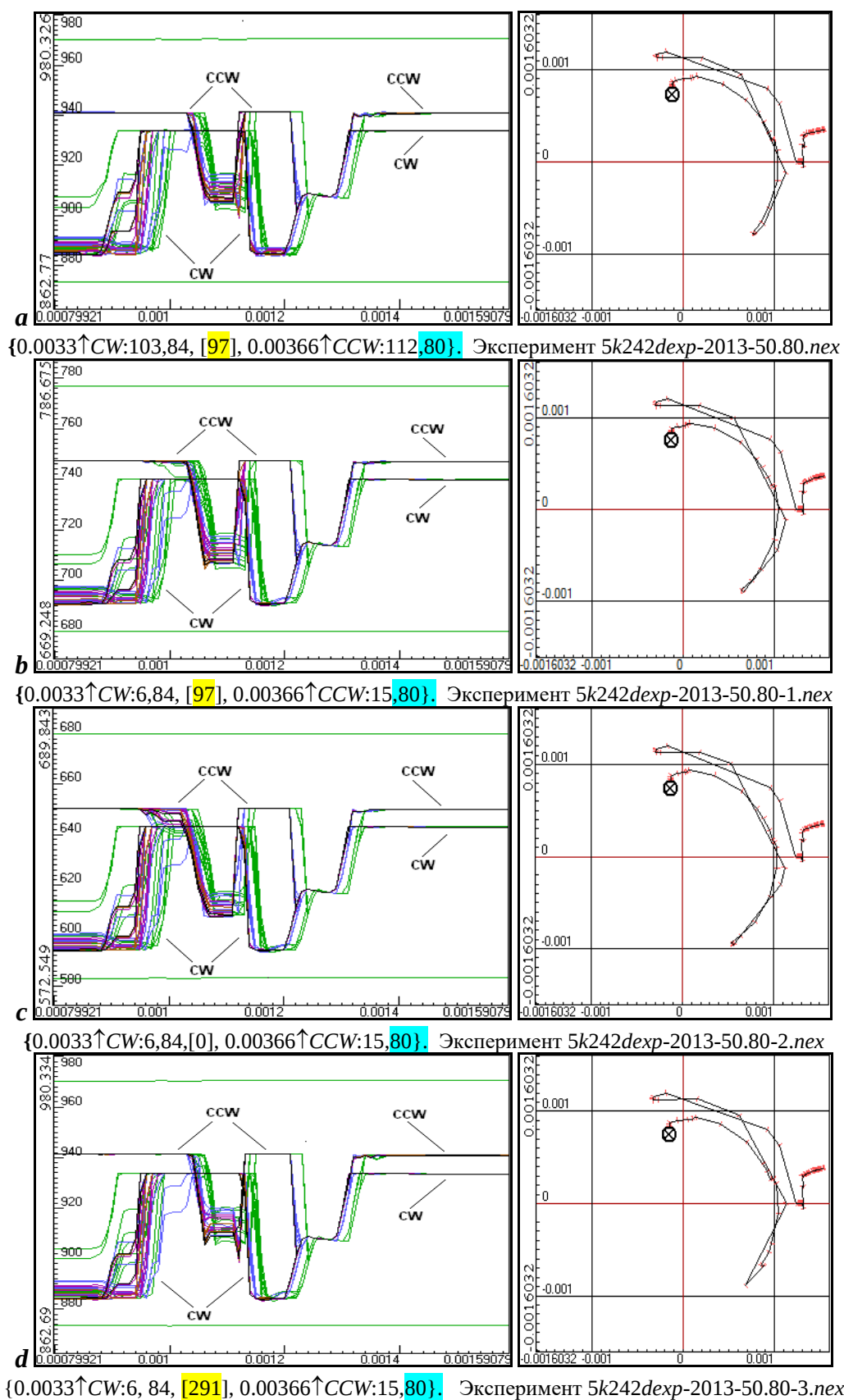


Рис. 10. Периодичность фазовых и пространственных представлений последовательностей паттернов CW- и CCW-сигналов в ECI-сети на примере эпизода {0.0033↑CW:103,84,[97], 0.00366↑CCW:112,80}.

Более того, и увеличение межсобытийного интервала времени до 291 у.е., т. е. до трех тета-циклов, также практически не изменяет фазовых и пространственных представлений исходного эпизода.

Аналогичным образом изменения временных параметров в исходном эпизоде $\{0.0033\uparrow CW:103,84,[97], 0.00366\uparrow CCW:112,80\}$, представленные на рис. 10, *b–d*, не изменяют фазовых и пространственных представлений исходного эпизода. Отсюда можно сделать вывод о периодичности фазовых и пространственных представлений эпизодов в *ECI*-сети. Необходимо подчеркнуть, что периодичность фазовых и пространственных представлений эпизодов, показанная нами в сериях экспериментов на рис. 6, 9 и 10, говорит о неоднозначности этих представлений только во временном (рис. 9 и 10) или только в пространственном контексте (рис. 6). Очевидно, что однозначные представления эпизодов могут быть получены только в единственном пространственно-временном контексте.

4. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ НАВИГАЦИОННЫХ ЭПИЗОДОВ В ДВУХ СИСТЕМАХ РЕФЕРЕНТНОСТИ

4.1. Диспаратность ипси- и контралатеральных представлений эпизодов в *ECI*-сетях

Все рассмотренные ранее эксперименты были проведены в единственной системе референтности, а именно, в правой, ипсилатеральной. Это означает, что если входной градиентный сигнал распределен между входами сети в направлении «по» или против часовой стрелки в ипсилатеральной (правой) системе референтности, то начальное значение градиента рассчитывается от правой оси. В этом случае при *CCW*- или *CW*-поворотах активируются кластеры клеток, показанные цветом в среднем ряду рис. 11, *a* (две левые схемы). В контралатеральной (левой) системе референтности этот же входной сигнал активирует при аналогичных поворотах кластеры клеток, показанные цветом на двух правых схемах в том же ряду. Так, например, семейство кривых фазовых ответов (рис. 11, *b*) соответствует эпизоду $\{0.0033\uparrow CW:94,100,[90], 0.00366\uparrow CCW:112,100\}$, в котором последовательность трех градиентных *CW*-сигналов начинается со значения 0.0033 и занимает места в решетке, закрашенные цветом с шагом амплитуд 1×10^{-5} по часовой стрелке. Аналогично, вторая последовательность трех градиентных *CCW*-сигналов с заданными интервалами времени поступает на предписанные им входы, начиная со значения 0.00366 с тем же шагом и в том же направлении.

Далее мы рассмотрим пространственные представления вышеупомянутого эпизода, семейство фазовых кривых которого рассчитывается по-прежнему в ипсилатеральной системе референтности (рис. 11), а пространственные представления задаются для сравнения в обеих системах, как в ипси-, так и в контралатеральной референтных системах (рис. 12). Прежде всего, отметим, что пространственные представления кластеров клеток с предпочтительной дирекциональной чувствительностью недвусмысленно демонстрируют три главные оси симметрии, отстоящие друг от друга на 120° , что свойственно гексагональным энторинальным решеткам. Эти оси, так же как на рис. 4, показаны в виде пунктирных синих линий, принадлежащих кластерам попарно *CW*- и *CCW*-клеток, третья ось всегда совпадает с фронтальным направлением, показанным сплошной синей линией. Интересно, что эти оси не зависят от системы референтности и полностью соответствуют описанному механизму генезиса решеток в первой части нашего исследования [52]. Кроме того, можно заметить, что в обоих случаях некоторое смещение от 120° -градусной оси как раз и определяет суммарное нейросетевое смещение конечных участков траекторий (рис. 12, *a* и 12, *b*, правая колонка).

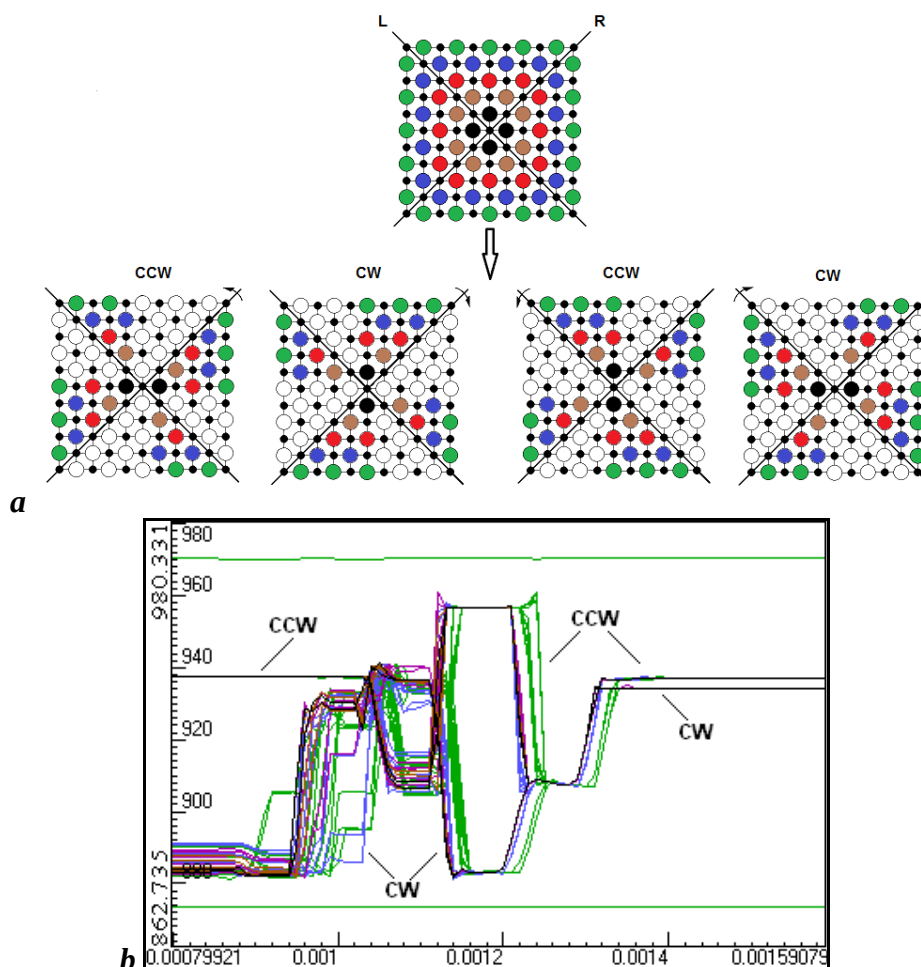


Рис. 11. а) Системы референтности *ECI*-сетей представлены двумя диагоналями (осями симметрии). б) Семейство фазовых кривых, рассчитанное в ипсилатеральной (правой) системе референтности эпизода $\{0.0033 \uparrow \text{CW}: 94, 100, [90], 0.00366 \uparrow \text{CCW}: 112, 100\}$. Цвета кривых фазовых ответов клеток соответствуют расположению клеток в различных контурах схемы *ECI*-сети.

Однако наиболее важный результат этих экспериментов заключается в явной *диспаратности ипси- и контралатеральных представлений в ECI-сети* (сравните верхний и нижний ряд рис. 12,а и 12,б). Представления одного и того же эпизода в ипси- и контралатеральной системах референтности заметно отличаются, прежде всего, в размахе (амплитуде) заметаний траектории, которые в контралатеральной системе значительно меньше, чем в ипсилатеральной (правой) системе. Развертки амплитуды заметаний пространственной траектории определяются динамической разностью направлений поворотов «по» и против часовой стрелки в контексте трансляционной скорости движения. Вследствие этого, в процессе нейросетевого интегрирования пространственной траектории формируется сбалансированное решение об окончательной траектории, которое и отображается в виде смещений от основного азимутального направления на всех дальнейших пространственных представлениях эпизодов. Попутно заметим, что это решение должно передаваться дальше в двигательные системы, выполняющие управление навигационным поведением. Исходя из соображений симметрии, можно заключить, что аналогичная диспаратность пространственных представлений будет наблюдаться, если в качестве референтной системы выбрать левую ось симметрии *ECI*-сети, которая теперь станет ипсилатеральной, а правая система – контралатеральной.

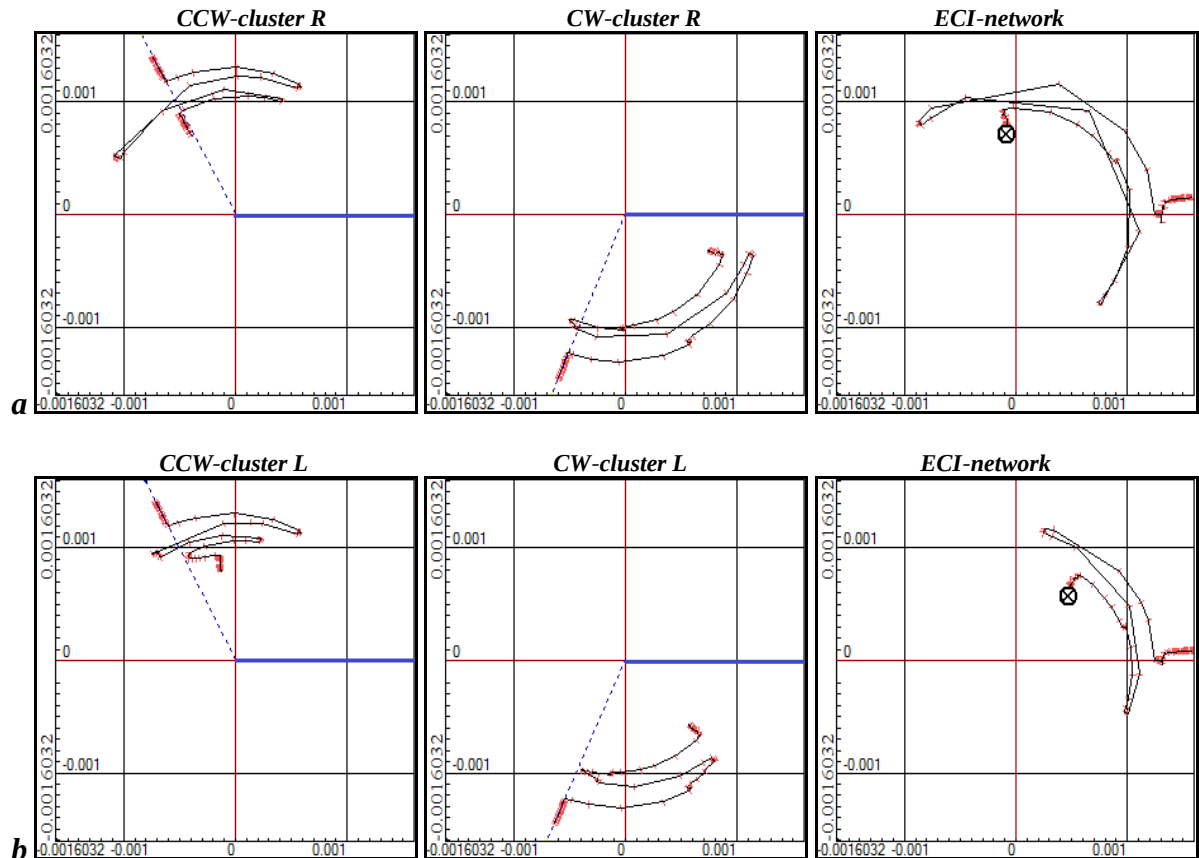


Рис. 12. Пространственные представления того же эпизода, что и на предыдущем рисунке, кластерами дирекционально чувствительных клеток и всей нейронной сетью. Хорошо видны различия пространственных траекторий данного эпизода в ипси- и контралатеральной системах референтности. (Сравните верхний и нижний ряды рисунка: *a*) в правой (ипсилатеральной) референтной системе; *b*) в левой (контралатеральной) системе. Первыми в эпизоде поступают последовательности *CW*-сигналов, поэтому независимо от референтной системы, они определяют точное 120-градусное смещение траектории относительно горизонтальной оси (пунктирные линии в средней колонке.) Вторая последовательность *CCW*-сигналов в фазовом представлении (см. рис. 12,*b*) смещена в более поздние фазы тета-цикла. Это и определяет некоторое смещение кластерных представлений от 120-градусной оси и суммарное нейросетевое смещение пространственной траектории конечных участков траектории в обеих системах референтности. Красные метки соответствуют очередному шагу контекстного входа, а также смене вектора направления движения. В случае прямолинейного движения красные метки параллельны. Эксперимент *5k242dexp-2013-60.0100. nex*.

4.2. Представления границ окружения ортогональными группами клеток

В продолжение исследований нейродинамических коррелятов пространственного окружения, формируемых в *ECI*-сети, здесь мы рассмотрим известный феномен граничных клеток [28,29]. Вообще логика построения геометрической границы пространственного окружения заключается в ее непрерывности независимо от направления. Действительно, любая точка, принадлежащая такой границе инвариантна к направлениям как в одну, так и в другую сторону вдоль продолжающейся границы от этой точки, в отличие от дискретных полей места клеток места. В этой связи логично предположить дирекциональную независимость граничных клеток и показать их существование в решетке *ECI*-сети.

Далее мы покажем наличие двух ортогональных групп нейронов сети, каждая из которых указывает на одну сторону (южную или северную) границ коридора, направленных в восточном направлении. И опять, в силу соображений симметрии в ипсилатеральной системе референтности, одна группа ортогональных клеток указывает на северную границу, а контралатеральная группа – на южную границу (рис. 13).

Видно, что в правосторонней референтной системе выделенная группа ортогональных клеток на конечном участке пространственной траектории показывает верхнюю, а в левосторонней системе – нижнюю границу пространственного коридора, в пределах которого происходит навигация.

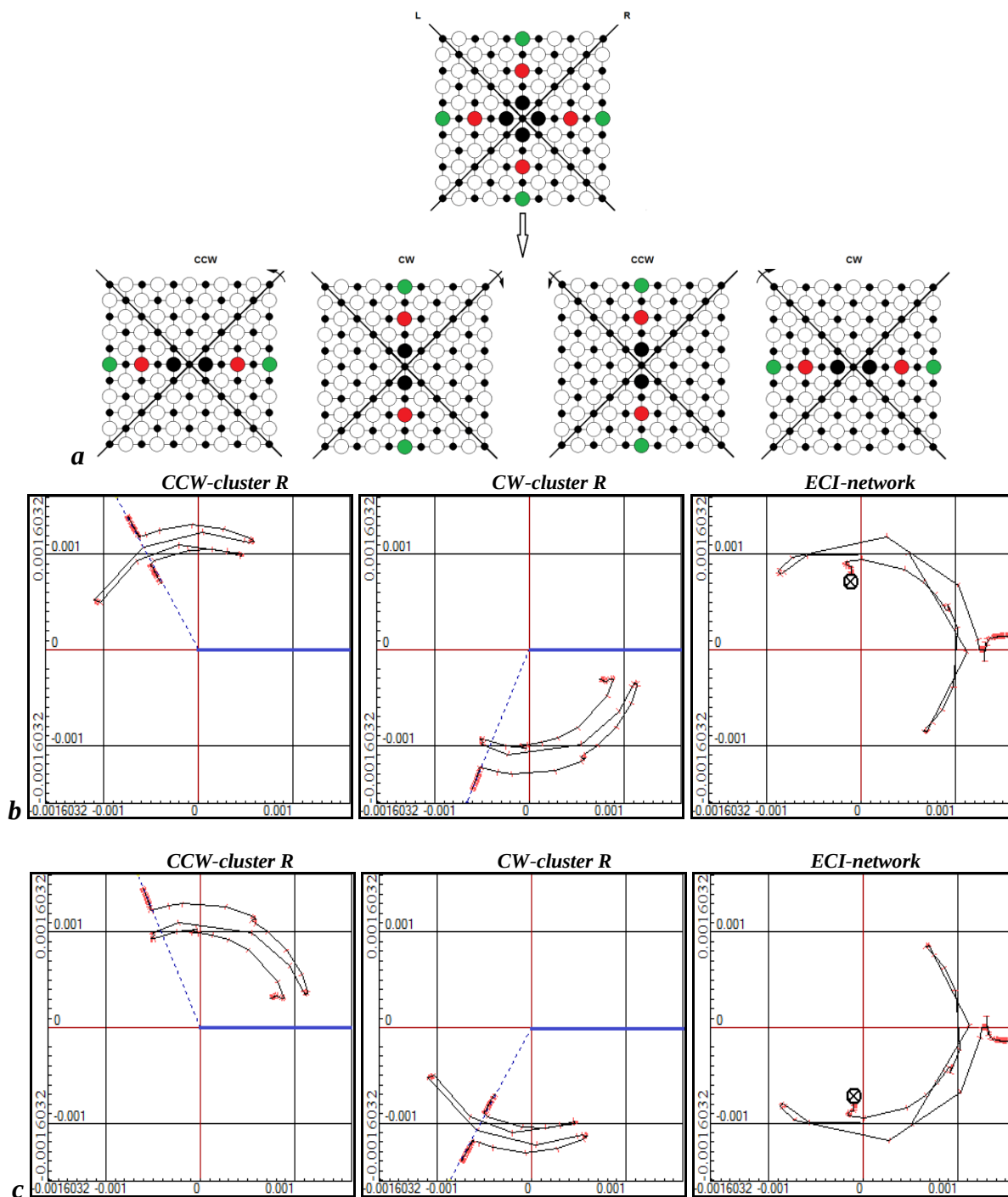
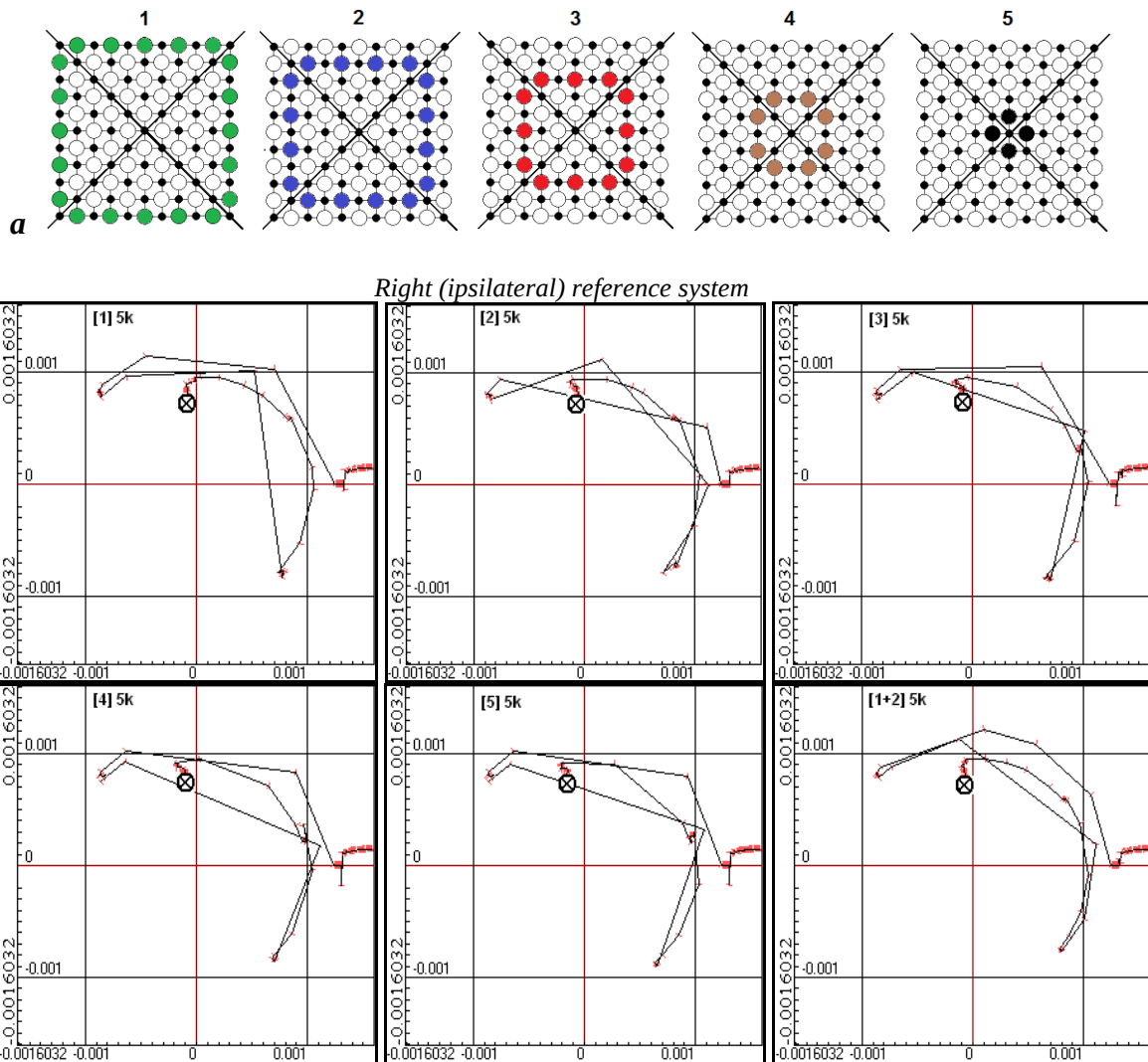


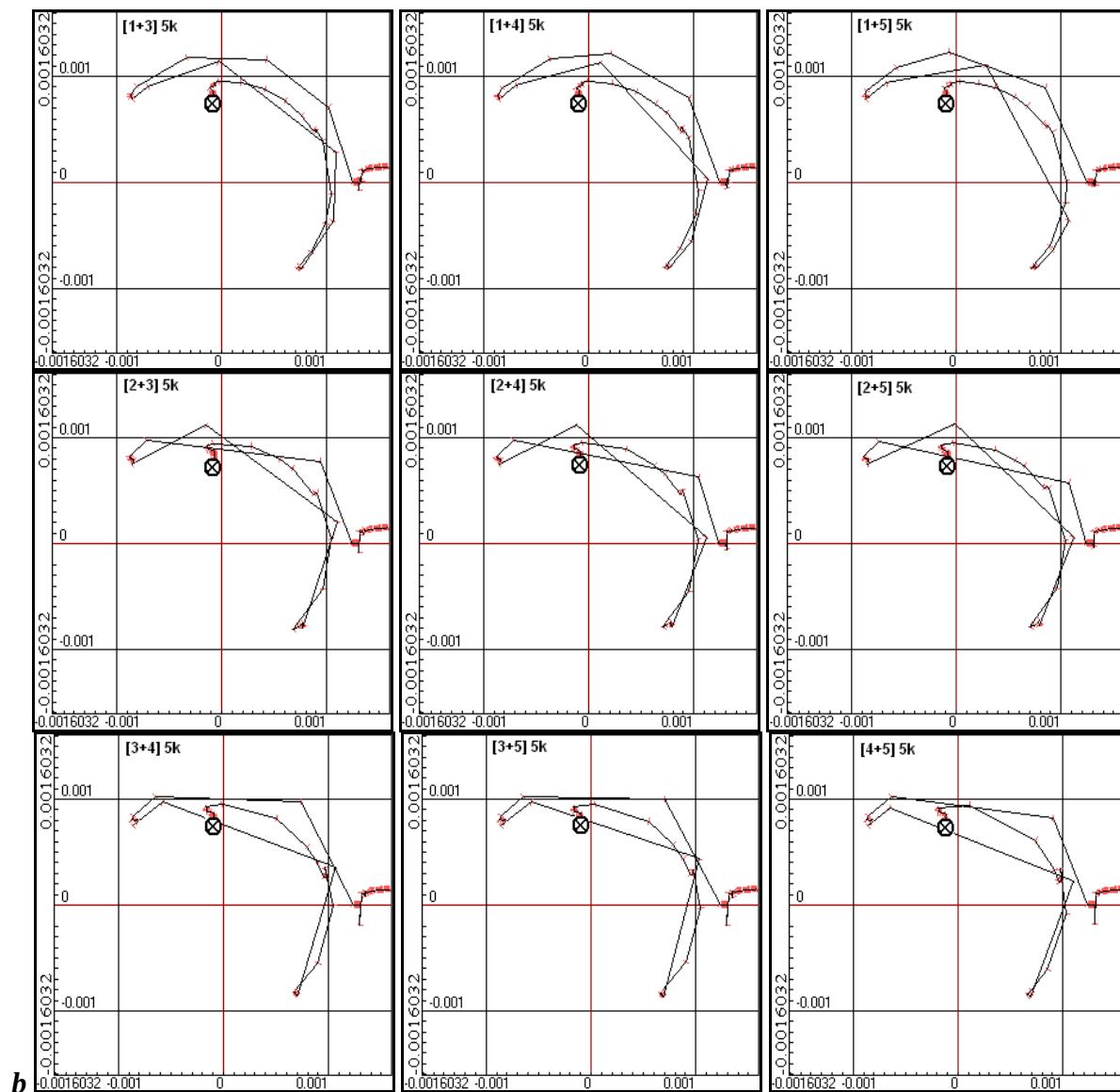
Рис. 13. Представления границ окружения в эпизоде $\{0.0033 \uparrow CW:94,100,[90],0.00366 \uparrow CCW:112,100\}$ ортогональными группами клеток. Ортогональные группы клеток в схеме пространственной организации сети представляют границы пространственного окружения эпизода в двух системах референтности и инвариантны к поворотам в обоих направлениях (a). Однако, эти группы включены в состав дирекционально чувствительных кластеров клеток обоих направлений, что позволяет определять обе границы коридора навигации. Представления граничных клеток в ипсилатеральной и контралатеральной референтных системах определяют верхнюю (северную) и нижнюю (южную) границы, соответственно (b, c). Эксперимент 5k242dexp-2013-60.0100.nex.

Отметим, что, как и прежде, в этом эксперименте фазовые представления рассчитаны в ипсилатеральной системе. Точный численный анализ показывает небольшую асимметрию представления границ ипси- и контралатеральной системами референтности. Как и прежде, исходя из соображений симметрии, можно заключить, что тот же самый эпизод, фазовые представления которого были бы рассчитаны в левой системе референтности, дал бы сходные представления границ.

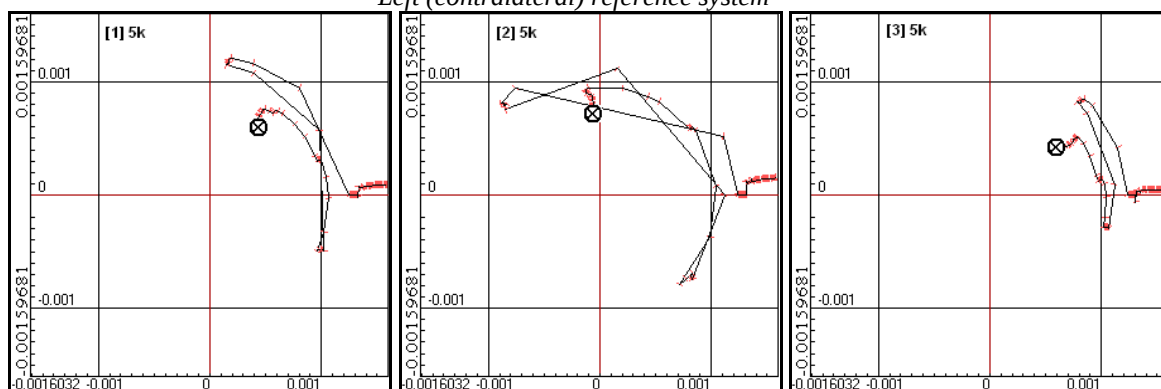
4.3. Пространственные представления эпизода ансамблями клеток и их сочетаниями

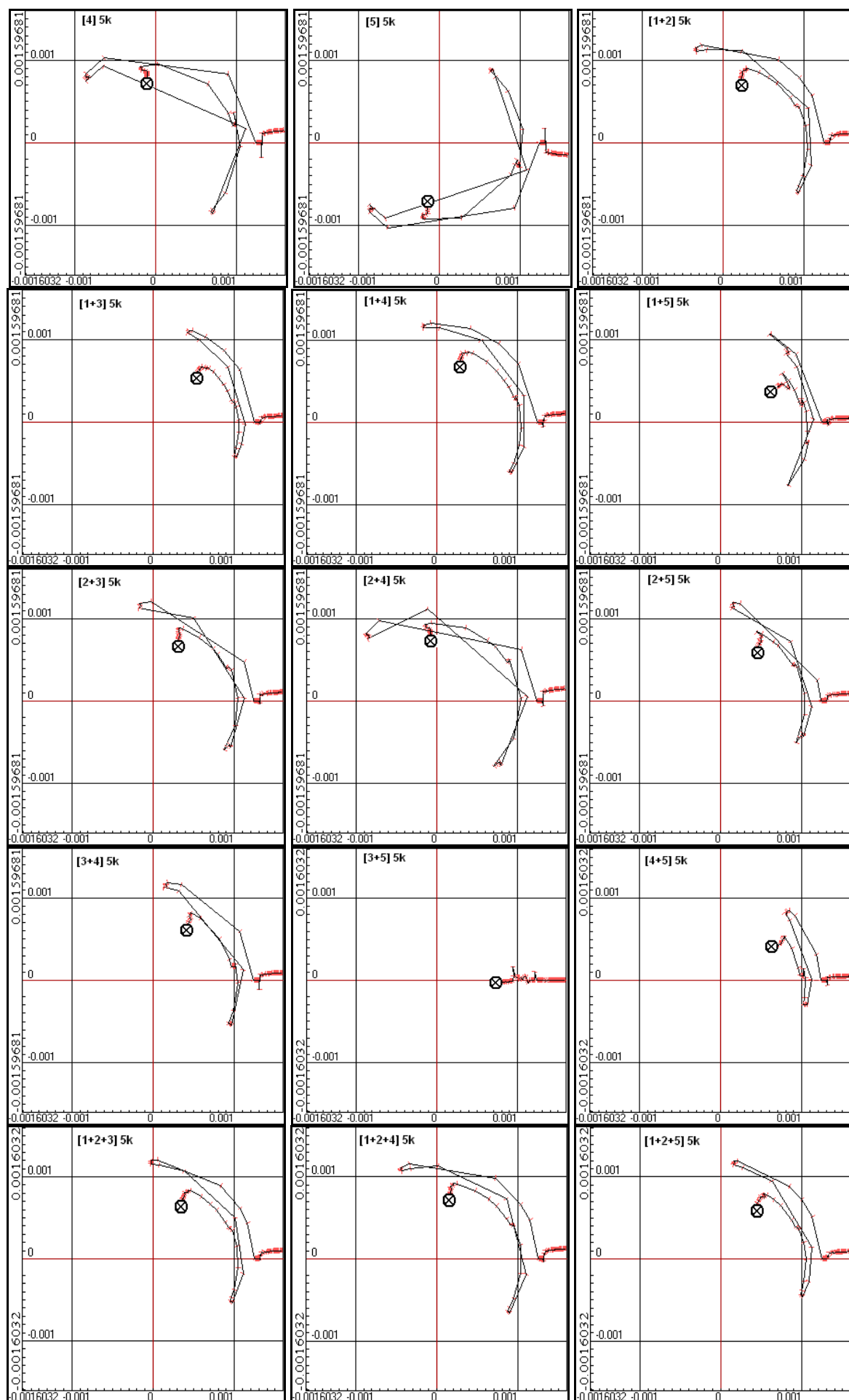
В связи с установленной ранее диспаратностью эпизодических пространственных представлений в ипси- и контралатеральной референтных системах, возникает вопрос о природе этого феномена на более низком уровне организации клеток сети, чем дирекционально чувствительные кластеры решетчатых клеток или даже всей сети. Очевидным шагом в этом направлении является изучение ансамблей клеток, топологически принадлежащих отдельным контурам осцилляторной решетки сети и пронумерованных с первого по пятый на рис. 12,а. При этом мы будем рассматривать ансамблевые представления эпизода $\{0.0033 \uparrow CW:94,100,[90], 0.00366 \uparrow CCW:112,100\}$, как и ранее на рис. 11.





Left (contralateral) reference system





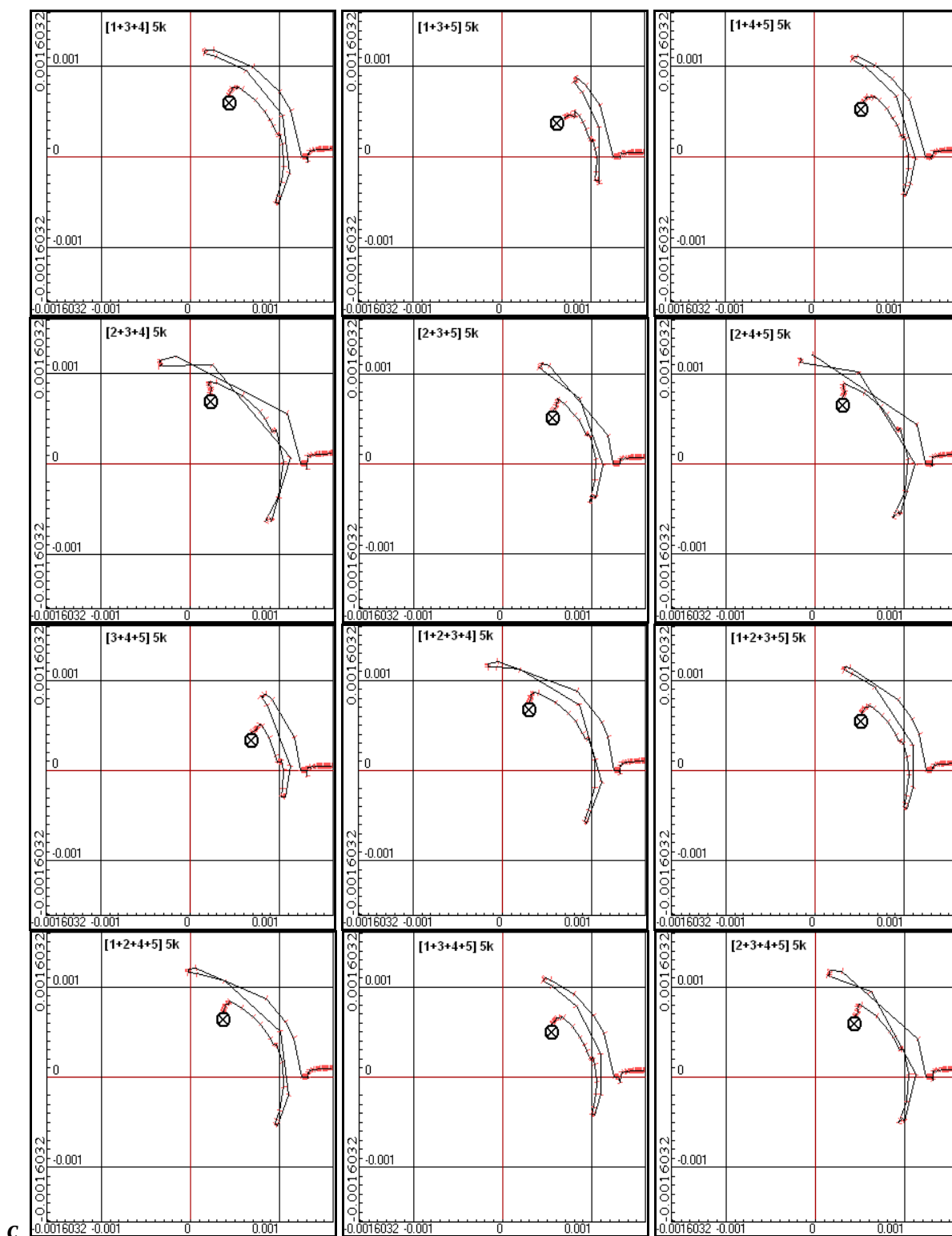


Рис. 14. Ансамблевые представления эпизода $\{0.0033 \uparrow CW:94,100,[90],0.00366 \uparrow CCW:112,100\}$ в ипси- и контралатеральной референтных системах *ECI*-сети. *a)* Выделенные цветом ансамбли клеток отдельных контуров сети с 1-го по 5-ый. *b)* Пространственные представления ансамблями клеток и их комбинациями в ипсилатеральной системе. Не все возможные сочетания в ипсилатеральной системе здесь представлены. Их представления не отличаются направлением на конечном участке траекторий. *с)* Пространственные представления ансамблей клеток и их сочетания в контралатеральной системе референтности имеют заметные отличия. У них различные стартовые позиции, амплитуды заметаний траектории и конечные участки траекторий с различными уровнями смещения от горизонтальной оси. Эксперимент 5k242dexp-2013-60.0100.лех.

Всего комбинаторных сочетаний в сети из пяти контуров равно $\sum C_n^k$, где $n = 5$, $k = 1, 2, 3, 4, 5$. Таким образом, $C_5^1 + C_5^2 + C_5^3 + C_5^4 + C_5^5 = 5 + 10 + 10 + 5 + 1 = 31$. В ипсилатеральной (правой) референтной системе среди многочисленных пространственных представлений различных контуров (ансамблей) и их комбинаций не видно заметных изменений масштаба и, особо подчеркнем, стартовых позиций и конечных участков траектории. Поэтому пунктирной чертой мы ограничили дальнейшие пространственные представления эпизода в ипсилатеральной референтной системе. Напротив, в контралатеральной (левой) системе референтности ансамбли различных контуров сети и их комбинации представляют многочисленные траектории из разнообразных стартовых позиций и заканчиваются также в различных азимутальных направлениях (смещениях) относительно восточной пространственной оси. Интересно, что среди них имеется практически прямолинейная траектория, начинающаяся из стартового положения на основной горизонтальной оси и продолжающаяся прямо вдоль этого же направления. Эта траектория получена комбинацией ансамблей нейронов нечетных 3-го и 5-го контуров (см. надпись в верхней части рис. 14 [3 + 5]5k, где 5k – обозначает пятиконтурную нейронную сеть). В то же время наибольшую амплитуду заметаний траектории и смещение ее конечного участка демонстрирует комбинация (выборка) ансамблей нейронов четных 2-го и 4-го контуров сети (см. соответствующую надпись внутри рисунка).

Показанный на рис. 14 широкий выбор траекторий, определяемый нейронами – участниками процесса формирования траектории, т.е. полученный в результате суммации выходов отдельных контуров и их комбинациями, есть реализация алгоритма трансформации энторинальных решеток в гиппокампальные клетки места посредством семейства сетей прямого распространения (*feedforward networks*). Такой подход к структуре сетей, преобразующих активность решетчатых клеток в активность гиппокампальных клеток места, ранее уже применялся, в частности, в работе [58], и основан на известных данных о проекциях нейронов медиальной энторинальной коры в области гиппокампа.

В заключение отметим, что выбор рассмотренных выше траекторий может определяться непространственными переменными (условиями задачи), в частности, наличием препятствий, целеуказаний, поощрений и т. д., и связан с принятием решения навигатором, которое базируется, в свою очередь, и на извлечении вариантов траектории из памяти у обученного субъекта. Вместе с тем, в рассматриваемом здесь контексте, для определения собственной пространственной позиции такое многообразие представлений в мозге навигатора чрезвычайно важно и делает вышеупомянутую проблему самолокализации вполне разрешимой. В самом деле, все клетки одного ансамбля имеют идентичный масштаб решетки и ориентацию, и отличаются лишь пространственной фазой, т.е. задают только одно направление. Отсюда следует, что активность одиночного модуля (ансамбля) не может сообщить о глобальном местоположении животного. Чтобы сделать это, необходимо взять *многочисленные нейронные модули с различным масштабом или ориентацией* решеток [59].

5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

5.1. Параллельное формирование и взаимодействие эгоцентрических и аллоцентрических пространственных представлений

Один из наиболее сложных вопросов организации навигационного поведения заключается в формировании и взаимодействии эгоцентрических и аллоцентрических представлений в мозге навигатора. Эгоцентрические и аллоцентрические представления существуют параллельно, комбинируясь для решения поведенческих

задач. Современные исследования указывают на дополняющие роли этих представлений в навигационном опыте организмов [60–62]. Но как формируются и взаимодействуют в вышеперечисленных структурах мозга аллоцентрические и эгоцентрические представления? Этот фундаментальный вопрос имеет прямое отношение к механизмам популяционного кодирования и обработки таких важнейших физических переменных как линейная и угловая скорости движения, направление и местоположение в окружающей среде, в результате которых рождаются карты пространственного окружения различного масштаба. Текущая ориентация организма во внешней среде осуществляется благодаря использованию сигналов различных источников. Наш жизненный опыт говорит о том, что во время движения в окружающем пространстве локальные виды дистальных ориентиров изменяются незначительно. Поэтому внешние ориентиры, расположенные на значительном расстоянии, не могут обеспечить точной информацией об окружении и местоположении организма в среде. Вместе с тем, имеются основания говорить о том, что геометрические границы ближайшего окружения, локальные ориентиры и идиотетические (проприоцептивные и вестибулярные) сигналы являются наиболее точными источниками информации [63, 64] для пространственной ориентации.

Такое очевидное отличие влияний дистальных (зрительных, обонятельных, звуковых) от локальных и идиотетических источников сигналов привело к предположению, что дистальные источники могут использоваться для определения ориентации в окружении безотносительно текущего местоположения [65, 66]. С физической точки зрения такое предположение вполне разумно, поскольку место и направление движения являются независимыми переменными. В развитие этой идеи Knierim и Rao [67] высказали гипотезу, что посредством гиппокампальных клеток места создаются представления окружения, используя преимущественно идиотетические источники и ближайшие ориентиры (например, углы), а представления ориентации относительно дистальных ориентиров – клеточной системой направления головы. Подобная интерпретация функциональной специализации клеточной системы места (клетками места) и клеточной системы направления головы в дальнейшем получила прямое подтверждение в условиях регистрации клеток в свободном поведении крыс [68]. В этих экспериментах было установлено, что клетки места получают свою главную пространственную информацию из локальных источников экспериментальной установки и проприоцептивных источников собственного движения, а роль дистальных комнатных ориентиров заключается в том, чтобы ориентировать пространственное представление относительно внешнего мира. Такую ориентацию могла бы производить клеточная система направления головы [68].

Клетки места, клетки направления головы и решетчатые клетки принято считать нейронной основой «интегрирования траектории» – способности животных совершать навигацию интегрированием смещений (скоростных сигналов) в текущую аллоцентрическую позицию. Эти клетки, таким образом, можно рассматривать как самосогласованную внутреннюю координатную систему, которая должна быть ассоциирована и *закреплена с системой координат внешнего мира*, для того, чтобы эта внутренняя система могла служить в качестве полезных средств навигации и обучения связям между внешними объектами и событиями [69].

Однако, во-первых, до сих пор неизвестно, какая микросхемная нейронная организация (понятие нейронной микросхемы теперь широко принято в специальной литературе) лежит в основе формирования энторинальных решеток, а во-вторых, как эта микросхема может быть связана со «схемой тела» и, соответственно, с эгоцентрической системой координат? Здесь нами предложена вычислительная модель, использующая обе системы координат, в соответствии с известными экспериментальными данными. Модель связывает эгоцентрическую систему координат с координатами внешнего мира известными аффинными трансформациями, во-первых,

трансляциями, в которых решетки могут смещаться относительно внешних ориентиров [70]. Во-вторых, вращениями, в которых решетки поворачиваются относительно внешних ориентиров [1,70], и, наконец, растяжениями, в которых решетки могут масштабироваться [71]. Последний феномен масштабных преобразований в *ECI*-сетях нами уже был показан и опубликован ранее [52]. Что же касается первых двух, то здесь необходимы следующие пояснения.

Кластеры «конъюнктивных» клеток *ECI*-сети представляют собой решетчатые клетки, обладающие специфической дирекциональной чувствительностью. Эти кластеры клеток в результате интегрирования во времени угловых скоростей в обоих направлениях приводят к независимым фазовым смещениям, которые могут перекрываться в референтном тета-цикле. Как показано на рис. 6–8, конъюнктивные клетки демонстрируют кооперативно-конкурентные взаимодействия в различных диапазонах контекстного входа. Динамическое балансирование фазовых смещений в обоих направлениях, в свою очередь, определяет текущие направления (углы) ориентации гексагональных решеток пространственной активности клеток. Ясно, что решетка может либо поворачиваться, либо смещаться плоскопараллельно в том или ином направлении, либо совмещать оба пространственных движения. Это мы показали на примере правой оси симметрии осцилляторной решетки *ECI*-сети, которая одновременно являлась ипсилатеральной осью эгоцентрической системы координат среди всех перечисленных выше манипуляций решетчатой системы. На рис. 7,а и 7,с и 8,а и 8,с хорошо видны и повороты оси решетки «по» и «против» часовой стрелки, и её плоскопараллельные смещения относительно аллоцентрической горизонтальной оси координат.

Нами представлена вычислительная модель, как дирекционально чувствительные решетчатые клетки *ECI*-сети контролируются дистальными ориентирами, чтобы установить в конечном итоге ориентацию координатной системы решетчатых клеток. Действительно, стартовые условия начальной ориентации решеток определяются разницей энергий входных паттернов сигналов обоих направлений. Далее в процессе интегрирования траектории движения происходят динамические смещения вышеупомянутой оси в соответствии с балансом энергий паттернов *SW*- и *CCW*-сигналов, что приводит к отмеченным ранее форвардным замечаниям пространственной траектории. Результирующие фазы решетчатых клеток затем определяют местоположение клеток места посредством вычислительных механизмов, которые мы исследовали в данных экспериментах. Таким образом, *ECI*-сеть + специализированная обработка ее выходов в соответствии с представленным алгоритмом сети прямого распространения продуцируют трансформации решеток в места, что, по-видимому, происходит во взаимодействии медиальной энторинальной коры и гиппокампа. В чем принципиальное функциональное отличие этих двух структур в пространственной обработке сигналов?

Система решетчатых клеток энторинальной коры однотипно активна в виде гексагональных решетчатых паттернов, накрывающих все ближайшее пространственное окружение животных, независимо от его вида, рельефа, освещенности и т. д. Другая система клеток направления головы проявляет свою дирекциональную чувствительность, когда головы животного повернута в каком-либо частном аллоцентрическом направлении также независимо от каких-либо иных факторов окружения. Иными словами, эти две системы клеток сильно координированы и однообразно реагируют относительно друг друга на любые окружения *однотипными паттернами активности* [72, 73]. Напротив, гиппокампальные представления пространства очень многообразны, крайне изменчивы и легко адаптируются к решению различных пространственных задач [74–76]. Это связано, прежде всего, с механизмами памяти, свойственной системе гиппокампальных клеток места. Естественно, что свой вклад в эту изменчивость дают также зрительные и другие сенсорные входы. В

последние годы многоклеточные крупномасштабные регистрации говорят о нейрофизиологических коррелятах гиппокампальных клеток места с навигационным *планированием* и последующем действии. Показано, что пространственные последовательности сохраняются и активируются способами, которые могут поддержать навигационные стратегии, благодаря механизмам пластичности, которые позволяют гиппокампу сохранять выученные последовательности местоположений и даже предсказывать будущие местоположения, основываясь на опыте прошлого [77, 78].

5.2. Генерация предиктивных маршрутов – ментальное планирование достижения целей?

Выполнение целенаправленной навигации организмами происходит посредством ментального планирования разнообразных маршрутов к запомненным ранее местам пространственного расположения цели. Гиппокампальная формация играет решающую роль в запоминании пространственных событий [75, 79], а в условиях, где требуется адаптивное поведение, например, в случае различного рода препятствий, заграждений, отсутствия прямой видимости цели и т.д., предполагается, что гиппокамп играет роль основного вычислителя маршрутов к целям [77, 80, 81]. Между тем, наиболее сложная проблема заключается в том, чтобы объяснить, как ответы отдельных клеток места, привязанные к текущему местоположению, могут *сообщать о других местоположениях*, таких, например, как ранее запомненная цель [82] или набор местоположений, определяющих навигационный маршрут в данном пространственном окружении [75, 83].

Клетки места систематически представляют позиции, несколько отличающиеся от текущего местоположения животного в эксперименте. Открытие известного феномена *фазовой прецессии* спайков клеток места относительно тета-частотных осцилляций локального полевого потенциала [84] привело к гипотезе, что клетки места занимают последовательные места внутри тета-цикла, т.е. упорядочены во времени и, таким образом, представляют *места позади или перед* животным при пересечении *поля места* данной клетки. Более того, эти последовательности представляют собой сжатые временные последовательности событий реального поведения. Нейроны активны в последовательностях, отражая поведенческий порядок гиппокампальных полей места [85, 86]. Наши вычислительные эксперименты с мультисобытийными последовательностями паттернов входных сигналов не только продемонстрировали этот нейродинамический феномен (рис. 7, 8), но также показали форвардные «заметания» пространственных траекторий, иными словами, *развертки сегментов траекторий значительно большего масштаба*, чем при фазовой прецессии. Такие заметания являются производными фазовой прецессии в больших масштабах, но, главное, были экспериментально обнаружены при регистрации нейронных ансамблей в гиппокампальной области СА3 крыс, выполняющих основанные на выборе решения в Т-лабиринтных задачах [87]. Проецирование этих активностей на пространственное местоположение показало, что во время эпизодов принятия решения местоположения, реконструированные из активности нервного ансамбля, *заметали путь впереди животного, сначала в одну сторону, затем в другую*. Примечательно, что реконструированные представления были когерентными и предпочтительно заметали перед животным, а не позади животного, предполагая, тем самым, что такая активность может поддерживать выбор альтернатив во время принятия решения о выборе дальнейшего пути [87].

Таким образом, рассмотренный *локальный феномен предвидения (look-ahead)* пути следования непосредственно перед животным основывается на сжатых тета-последовательностях и фазовой прецессии. Высказывалось мнение, что

кратковременные упорядоченные вперед последовательности могли бы поддерживать механизмы предвидения не только местоположений непосредственно перед животным, но и в более длинных повторяющихся последовательностях, которые могли бы поддерживать обучение и планирование во время офлайн-периодов [77]. Но как получить доступ к более длинным последовательностям?

Наши вычислительные эксперименты, основанные на представленной выше организации паттернов входных сигналов, и алгоритмы построения фазовых и пространственных представлений позволили показать протяженные траектории в пространственном окружении, конкретным доказательством которых могут служить следующие соображения. Пусть на входы сети поступают последовательные паттерны *CW*- и *CCW*-сигналов, соответствующие движению вдоль траектории. Полная развертка паттерна сигналов данного эпизода в различных экспериментах составляла 7–10 тета-циклов. Исходя из длительности одного тета-цикла, равного ~ 97 у.е. времени, и приняв его условно равным реальному тета-циклу в пределах 50–100 мсек, получим, что длительность отдельного сегмента эпизода составляет около одной секунды. Такое время приблизительно равно переходу через одно поле места клетки. На кривых фазовых ответов сети это соответствует прямолинейному сегменту траектории, заключенному между двумя последовательными вертикальными линиями. В этих интервалах трансляционная скорость движения постоянна (см. рис. 3; 5,а и 5,б; 6,б–д; а также на всех последующих семействах фазовых кривых) и имеет шаг приращения амплитуды в различных экспериментах 1×10^{-5} или 2×10^{-6} . Далее. Весь диапазон амплитуд контекстного входа содержит в себе 80 и более (в зависимости от шага) таких сегментов. Следовательно, длина всего эпизода пространственной траектории содержит столько же, а именно, 80 и более последовательных клеточных полей места, которые при движении вдоль всей траектории можно пройти за 80 сек. Можно сосчитать также общую длину траектории. Если навигатор пересекает поле места клетки за 1 секунду, протяженность которого равна, скажем, 30–50 см, то длина всей траектории составит 24–40 м.

По мнению ряда авторов, фазовая прецессия – это фактически побочное явление, т.е. эпифеномен внутри тета-циклической последовательности [88], когда импульсная активность клеток места смещается все больше к началу тета-цикла локального полевого потенциала, и этот феномен проявляется все более сильно при движении животного в направлении к цели [89]. Последнее означает, что фазовая прецессия и форвардные заметания траектории, полученные экспериментально Johnson и Redish [87], могут отражать *единый процесс предвидения пути к цели*. В этой связи необходимо отметить хорошо изученное и описанное в литературе явление, названное событиями «островолновой ряби» (*sharp-wave-ripple, SWR*) в гиппокампальном локальном полевого потенциала, первоначально обнаруженное во время сна [90] и в неисследовательских периодах бодрствования животных [91]. Эти *SWR*-события в локальном полевого потенциала ассоциировались с повторными проигрываниями траекторных эпизодов не только в прямом, но и реверсном временном порядке [92]. Важно, что траекторные эпизоды функционально сходны с *SWR*-ассоциированными событиями, ранее обнаруженными в записях экспериментов на линейных треках, и являются *повторяющимися проигрываниями эпизодов (replay)* [93–96]. Одновременно зарегистрированные популяции клеток места в этих повторях показывают реактивацию временных последовательностей, отражая предшествующие поведенческие траектории большой длины, достигающей десяти метров [94]. Реактивация таких длинных повторяющихся последовательностей событий эпизода, могла бы служить целям обучения и ментальному планированию будущих траекторий движения к цели.

5.3. Два гиппокампа – две стратегии навигационного поведения

В пространственной памяти можно сделать разделение между «аллоцентрическим», т. е. миро-центрированным, и тело-центрированным («эгоцентрическим») представлениями. Аллоцентрические представления формируются в памяти с применением механизмов обучения различным местам окружающего пространства. В то же время простые последовательные эгоцентрические представления, подобно фразе «повернуть вначале налево, затем направо», зависят у грызунов от гиппокампа и дорзального стриатума [97]. Igloi с сотр. показали, что гиппокамп предсказывает и поддерживает навигацию через последовательные представления в левом гиппокампе, а аллоцентрические представления в правом гиппокампе. Такие дополняющие *латерализованные представления*, по их мнению, объясняют многочисленные гиппокампальные вклады в разные аспекты пространственной и эпизодической памяти [98].

Мы уже отмечали, что использованные нами в качестве базовой структуры моделирования нейронные сети с четным циклическим торможением (*ECI*-сети) не являются моделью ни сенсорных, ни моторных сетей. Это означает, что организация этих сетей должна отражать высокий уровень интеграции и обработки пространственной информации. А поскольку это так, то резонно предположить наличие у таких сетей неких нейродинамических коррелятов когнитивных механизмов взаимодействия, т.е. не просто рефлекторных, а ментальных механизмов. Следуя этому предположению, необходимо сделать следующий шаг, а именно, допустить генерацию не одного, а многочисленных представлений пространственного окружения и возможных путей выбора (принятия решения) конкретного маршрута целенаправленного поведения. Попутно заметим, что не менее важной задачей является формирование экологически релевантных эпизодов пространственного поведения, а конкретнее, пространственно-временных паттернов входных сигналов, позволяющих кодировать 2-D траектории движения в окружении.

Что представляют собой паттерны временных последовательностей *CW*- и *CCW*-сигналов навигационного эпизода? Это временные кодированные последовательности, которые при считывании медиальной энторинальной корой в различных контекстах трансляционной скорости создают ментальные представления пространственного окружения в различных гиппокампальных ансамблях клеток места. Такие гиппокампальные ансамбли могут быть сформированы простой комбинаторикой (различными участниками процесса) конъюнктивных энторинальных решетчатых клеток, проецирующихся на «клетки места» гиппокампа. При этом, как показано нашими экспериментами, генерируются многочисленные пространственные траектории, из которых и происходит выбор частного маршрута движения в процессе принятия решения.

Мы показали, что фазовая нейродинамика решетчатых клеток и пространственные представления клеток места являются коррелятами внутренних «ментальных» представлений пространственного окружения в условиях существования двух координатных систем нейронной сети. С одной стороны, это фазовые нейросетевые представления конъюнктивными решетчатыми клетками *в эгоцентрической системе координат навигатора*, а с другой – пространственные представления клетками места и граничными клетками *в аллоцентрической системе координат*. Мы полагаем, что эгоцентрические представления формируются в ипсилатеральной системе референтности, а аллоцентрические – в контралатеральной системе. В поддержку такого предположения говорит то, что именно аллоцентрические представления создают необходимые карты пространственного окружения, позволяющие реализовать многочисленные маршруты движения из произвольных стартовых позиций к различным целевым местоположениям (рис. 12).

Нейродинамические пространственные представления, формирующиеся в *ECI*-сети, указывают на существование сложного процесса, развертывающегося во времени в виде последовательных этапов. На первом этапе выполняются «ментальные» сканирующие (заметающие) развертки амплитуд в обоих направлениях (*CW* и *CCW*), которые отражают внутрисетевые процессы считывания (декодирования) паттернов входных сигналов эпизода. Далее происходит накопление (интегрирование) и взвешивание последовательностей *CW*- и *CCW*-сигналов. Отметим, что все это происходит в движении. И, наконец, в результате этих процессов принимается решение о следующем шаге – выбранном фронтальном направлении движения вдоль горизонтальной оси или некотором смещении от нее. Наличие двух систем референтности позволяет генерировать не одну конечную траекторию, а многочисленные траектории, отражающие множество направлений движения, из которых в результате дальнейшего обучения и потребностей целевой задачи должен произойти выбор.

Следуя соображениям симметрии, можно полагать, что такие же процессы должны происходить и в другом полушарии мозга, в итоге, процесс принятия решений теперь уже будет происходить на более высоком уровне в конкурентной борьбе с участием обоих полушарий. Описанный многостадийный процесс имеет своей целью решение, по крайней мере, двух жизненно важных задач: это точная самолокализация организма в пространственном окружении, о чем говорилось ранее, и возможность предиктивного выбора (принятия решения) из многочисленных предложений дальнейших траекторий к цели пространственного поведения.

Возвращаясь к экспериментам Igloi с сотр. [98], отметим, что они проводились в звездообразном лабиринте с одновременным использованием ипси- и контралатеральной стимуляции входов, поэтому функциональная асимметрия, наблюдавшаяся ими, отражает уже заверченный результат конкурентного противоборства двух гиппокампов обоих полушариев мозга. Мы же в своих экспериментах использовали унилатеральную стимуляцию ипсилатерального входа сети, а пространственные представления наблюдали в обеих системах референтности. Несмотря на полученное сходство наших результатов, мы, тем не менее, полагаем, что гиппокампальная формация каждого полушария предсказывает и поддерживает навигацию посредством последовательных представлений в ипсилатеральной системе референтности, и аллоцентрических представлений в контралатеральной системе референтности.

6. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

В результате исследований нейронной организации гиппокампально-энторинальной системы мозга, выполняющей функции эпизодической и пространственной памяти у млекопитающих, в настоящей статье представлен очередной этап разработки и исследования концептуальной модели микросхемной нейронной организации этой системы мозга. Модель основана на микросхемной организации свободно масштабируемых сетей с четным циклическим торможением (*ECI-networks*) и комбинаториальной сети прямого распространения проекций этой сети на гиппокампальные «клетки места». В проведенных вычислительных модельных экспериментах получены нейродинамические корреляты: а) интегрирования пространственной траектории эпизода с использованием рабочей (краткосрочной) памяти, б) формирования многочисленных ментальных представлений пространственного окружения, в) феноменов фазовой прецессии и форвардных «заметаний» будущих траекторий движения. В результате проведенных исследований представлены гипотезы о многоуровневых процессах принятия решений в эпизодах пространственного поведения и о параллельном формировании эгоцентрических

пространственных представлений в ипсилатеральной системе референтности, а аллоцентрических – в контралатеральной системе в каждом полушарии мозга.

1. На основе проведенных экспериментов показано, что событийные паттерны сигналов различной направленности в эпизодах пространственного поведения занимают отдельные временные окна в тета-цикле, т. е. имеют независимые фазовые нейронные представления, что позволяет сделать вывод *о возможности использования их для параллельных представлений проксимальных и дистальных источников сигналов в задачах пространственной ориентации навигатора.*

2. В работе показано, что текущий выбор вектора направляющих движений эгоцентрической системы координат происходит в результате внутренних конкурентно-кооперативных взаимодействий на разных уровнях организации сети: от отдельных клеток до ансамблей и кластеров клеток. Определяющими факторами фазовых и пространственных представлений данного эпизода являются также контекстные условия трансляционной скорости движения, стартовые условия интегрирования траектории и межсобытийных временных интервалов, с решающей ролью последнего временного интервала в траекторном эпизоде. Наблюдаемая популяционная нейродинамика свидетельствует о том, что она проходит многочисленные стадии фазовых и пространственных представлений эпизода в сети, прежде чем выходит на окончательный выбор пространственной траектории, а не мгновенно отрабатывает внешнюю последовательность событий. Отсюда следует вывод *о том, что «ментальные» стадии в нейродинамике сети характерны для сложных мультисобытийных последовательностей навигационного эпизода и свидетельствуют о предварительной подготовке предстоящих маршрутов движения, т.е. планировании.*

3. Важнейший результат данного исследования связан с билатеральной микросхемной организацией ECI-сетей. Экспериментально обнаружен феномен диспаратности пространственных представлений одного и того же эпизода в ипси- и контралатеральной системах референтности сети. Показано, что именно в контралатеральной системе референтности возможна генерация многочисленных «ментальных» траекторий с различными стартовыми и конечными положениями, в то время как в ипсилатеральной системе – они уникальны. Это позволяет высказать гипотезу о том, что *эгоцентрические представления формируются в ипсилатеральной системе референтности, а аллоцентрические – в контралатеральной системе референтности каждого полушария мозга.*

4. Нейродинамическим коррелятом генерации ментальных маршрутов движения являются многочисленные траектории эпизода, из которых в результате предыдущего опыта (обучения), сенсорного контекста и потребностей решения текущей целевой задачи происходит выбор траектории, удовлетворяющей потребностям организма. Отсюда вывод: *целенаправленное навигационное поведение основывается на решении, по крайней мере, двух жизненно важных задач: а) точной самолокализации организма в пространственном окружении и б) предиктивного выбора (принятия решения) из многочисленных ментальных предложений дальнейших маршрутов движения в данном окружении.*

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ. Рег. № 4.5239.2011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M.B., Moser E.I. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*. 2005. V. 436. P. 801–806.
2. McNaughton B.L., Battaglia F.P., Jensen O., Moser E.I., Moser M.B. Path integration and the neural basis of the «cognitive map». *Nat. Rev. Neurosci.* 2006. V.7. P. 663–678.

3. Barry C., Hayman R., Burgess N., Jeffery K.J. Experience-dependent rescaling of entorhinal grids. *Nat. Neurosci.* 2007. V. 10. P. 682–684.
4. Derdikman D., Moser E.I. A manifold of spatial maps in the brain. *Trends Cogn. Sci.* 2010. V. 14. P. 561–569.
5. Doeller C.F., Barry C., Burgess N. Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature.* 2010. V. 463. P. 657–661.
6. Navratilova J., Giocomo L.M., Fellous J.-M., Hasselmo M.E., McNaughton B.L. Phase precession and variable spatial scaling in a periodic attractor map model of medial entorhinal grid cells with realistic after-spike dynamics. *Hippocampus.* 2012. V. 22. P. 772–789.
7. Giocomo L.M., Roudi Y. The neural encoding of space in parahippocampal cortices. *Front. Neural Circuits.* 2012. V. 6. P. 53.
8. O'Keefe J., Dostrovsky J. The hippocampus as a spatial map: preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat. *Brain Res.* 1971. V. 34. P. 171–175.
9. O'Keefe J., Burgess N. Dual phase and rate coding in hippocampal place cells: theoretical significance and relationship to entorhinal grid cells. *Hippocampus.* 2005. V. 15. P. 853–866.
10. O'Keefe J., Burgess N. Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature.* 1996. V. 381. P. 425–428.
11. Ekstrom A.D., Kahana M.J., Caplan J.B., Fields T.A., Isham E.A., Newman E.L., Fried I. Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature.* 2003. V. 425. P. 184–187.
12. Geisler C., Robbe D., Zugaro M., Sirota A., Buzsaki G. Hippocampal place cell assemblies are speed controlled oscillators. *PNAS USA.* 2007. V. 104. P. 8149–8154.
13. Diba K., Buzsaki G. Forward and reverse hippocampal place-cell sequences during ripples. *Nat. Neurosci.* 2007. V. 10. P. 1241–1242.
14. Moser E.I., Kropff E., Moser M.B. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Ann. Rev. Neurosci.* 2008. V. 31. P. 69–89.
15. Taube J.S., Muller R.U., Ranck J.B.Jr. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *J. Neurosci.* 1990. V. 10. P. 420–435.
16. Taube J.S., Muller R.U., Ranck Jr.J.B. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations. *J. Neurosci.* 1990. V. 10. P. 436–447.
17. Blair H.T., Sharp P.E. Anticipatory head direction signals in anterior thalamus: evidence for a thalamocortical circuit that integrates angular head motion to compute head direction. *J. Neurosci.* 1995. V. 15. P. 6260–6270.
18. Zhang K. Representation of spatial orientation by the intrinsic dynamics of the head direction cell ensemble: a theory. *J. Neurosci.* 1996. V. 16. P. 2112–2126.
19. Taube J.S. Head direction cells and the neurophysiological basis for a sense of direction. *Progr. Neurobiol.* 1998. V. 55. P. 225–256.
20. Sharp P.E., Blair H.T., Cho J. The anatomical and computational basis of the rat head-direction cell signal. *Trends Neurosci.* 2001. V. 24. P. 289–294.
21. Zugaro M.B., Arleo A., Berthoz A., Wiener S.I. Rapid spatial reorientation and head direction cells. *J. Neurosci.* 2003. V. 23. P. 3478–3482.
22. Taube J.S., Bassett J.P. Persistent neural activity in head direction cells. *Cereb. Cortex.* 2003. V. 13. P. 1162–1172.
23. Taube J.S. The head direction signal: origins and sensory-motor integration. *Annu. Rev. Neurosci.* 2007. V. 30. P. 181–207.
24. Sargolini F., Fyhn M., Hafting T., McNaughton B.L., Witter M.P., Moser M.B., Moser E.I. Conjunctive representation of position, direction, and velocity in entorhinal cortex. *Science.* 2006. V. 312. P. 758–762.

25. Doeller C.F., King J.A., Burgess N. Parallel striatal and hippocampal systems for landmarks and boundaries in spatial memory. *PNAS USA*. 2008. V. 105. P. 5915–5920.
26. Solstad T., Boccara C.N., Kropff E., Moser M.B., Moser E.I. Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science*. 2008. V. 322. P. 1865–1868.
27. Savelli F., Yoganarasimha D., Knierim J.J. Influence of boundary removal on the spatial representations of the medial entorhinal cortex. *Hippocampus*. 2008. V. 18. P. 1270–1282.
28. Lever C., Burton S., Jeewajee A., O'Keefe J., Burgess N. Boundary vector cells in the subiculum of the hippocampal formation. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 9771–9777.
29. Bird C.M., Capponi C., King J.A., Doeller C.F., Burgess N. Establishing the boundaries: the hippocampal contribution to imagining scenes. *J. Neurosci.* 2010. V. 30. P. 11688–11695.
30. Itskov V., Curto C., Pastalkova E., Buzsaki G. Cell assembly sequences arising from spike threshold adaptation keep track of time in the hippocampus. *J. Neurosci.* 2011. V. 31. P. 2828–2834.
31. MacDonald C.J., Lepage K.Q., Eden U.T., Eichenbaum H. Hippocampal «time cells» bridge the gap in memory for discontinuous events. *Neuron*. 2011. V. 71. P. 737–749.
32. Kraus B.J., Robinson R.J., White J.A., Eichenbaum H., Hasselmo M.E. Hippocampal «time cells»: time versus path integration. *Neuron*. 2013. V. 78. P. 1–12.
33. Eichenbaum H. Memory on time. *Trends Cogn. Sciences*. 2013. V. 17. P. 81–88.
34. Цукерман В.Д., Харыбина З.С., Кулаков С.В. Когнитивная фрагментация пространственного поведения нейронными микросхемами мозга. В: тр. III Всероссийской конф. «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях-2013». Н.Новгород: ИПФ РАН, 2013. С. 183–186. URL: www.nd-ogsci.iapras.ru/2013/img/ND-2013.pdf (дата обращения: 24.11.2013).
35. Burgess N., Barry C., O'Keefe J. An oscillatory interference model of grid cell firing. *Hippocampus*. 2007. V. 17. P. 801–812.
36. Burgess N. Grid cells and theta as oscillatory interference: theory and predictions. *Hippocampus*. 2008. V. 18. P. 1157–1174.
37. Jeewajee A., Barry C., O'Keefe J., Burgess N. Grid cells and theta as oscillatory interference: electrophysiological data from freely moving rats. *Hippocampus*. 2008. V. 18. P. 1175–1185.
38. Samsonovich A., McNaughton B.L. Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model. *J. Neurosci.* 1997. V. 17. P. 5900–5920.
39. Battaglia F.P., Treves A. Attractor neural networks storing multiple space representations: a model for hippocampal place fields. *Physical Rev. E*. 1998. V. 58. P. 7738–7753.
40. Fuhs M.C., Touretzky D.S. A spin glass model of path integration in rat medial entorhinal cortex. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. P. 4266–4276.
41. McNaughton B.L., Battaglia F.P., Jensen O., Moser E.I., Moser M.-B. Path integration and the neural basis of the «cognitive map». *Nat. Rev. Neurosci.* 2006. V. 7. P. 663–678.
42. Guanella A., Kiper D., Verschure P. A model of grid cells based on a twisted torus topology. *Int. J. Neural Syst.* 2007. V. 17. P. 231–240.
43. Burak Y., Fiete I.R. Accurate path integration in continuous attractor network models of grid cells. *PLoS Comput. Biol.* 2009. V. 5. № 2. P. e1000291.
44. Hasselmo M.E., Brandon M.P. A model combining oscillations and attractor dynamics for generation of grid cell firing. *Front. Neur. Circuits*. 2012. V. 6. P. 30.
45. Pastoll H., Solanka L., van Rossum M.C.W., Nolan M.F. Feedback inhibition enables theta-nested gamma oscillations and grid firing fields. *Neuron*. 2013. V. 77. P. 141–154.
46. Цукерман В.Д., Чешков Г.Н. Основы нелинейной динамики сенсорного восприятия. I. Фазовое кодирование в осцилляторных сетях с четным

- циклическим торможением. *Нейрокомпьютеры: разработка, применение*. 2002. № 7–8. С. 65–72.
47. Цукерман В.Д., Кулаков С.В. Биологические алгоритмы кодирования сенсорных событий. *Нейрокомпьютеры: разработка, применение*. 2004. № 11. С. 15–25.
 48. Цукерман В.Д. Математическая модель фазового кодирования событий в мозге. *Математическая биология и биоинформатика*. 2006. Т. 1. № 1 С. 97–107. URL: http://www.matbio.org/downloads/Tsukerman2006%281_97%29.pdf (дата обращения: 02.12.2013).
 49. Цукерман В.Д., Кулаков С.В., Каримова О.В. Пульсирующие коды событийных последовательностей. *Математическая биология и биоинформатика*. 2006. Т. 1. № 1. С. 108–122. URL: http://www.matbio.org/downloads/Tsukerman2006%281_108%29.pdf (дата обращения: 02.12.2013).
 50. Цукерман В.Д., Каримова О.В., Кулаков С.В., Сазыкин А.А. Современные нейробиологические данные и новое в нейродинамике навигационного поведения. *Нейрокомпьютеры: разработка, применение*. 2010. № 2. С. 17–27. URL: <http://www.radiotec.ru/catalog.php?cat=jr7&art=7306> (дата обращения: 28.11.2013).
 51. Цукерман В.Д. Нейродинамические основы навигационного поведения. В: *Нелинейные волны-2010*. Под ред. Гапонова-Грехова А.В., Некоркина В.И. Нижний Новгород: ИПФ РАН, 2011. С. 396–411.
 52. Цукерман В.Д., Еременко З.С., Каримова О.В., Сазыкин А.А., Кулаков С.В. Математическая модель пространственного кодирования в гиппокампальной формации. I. Нейродинамика решетчатых клеток. *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 87–124. URL: http://www.matbio.org/2012/Tsukerman2012%287_206%29.pdf (дата обращения: 02.12.2013).
 53. Stensola H., Stensola T., Solstad T., Froland K., Moser M.-B., Moser E.I. The entorhinal grid map is discretized. *Nature*. 2012. V. 492. P. 72–78.
 54. Kim S., Lee J., Lee I. The hippocampus is required for visually cued contextual response selection, but not for visual discrimination of contexts. *Front. Behav. Neurosci.* 2012. V. 6. P. 66.
 55. Brun V.H., Solstad T., Kjelstrup K.B., Fyhn M., Witter M.P., Moser E.I., Moser M.-B. Progressive increase in grid scale from dorsal to ventral medial entorhinal cortex. *Hippocampus*. 2008. V. 18. P. 1200–1212.
 56. Maurer A.P., McNaughton B.L. Network and intrinsic cellular mechanisms underlying theta phase precession of hippocampal neurons. *Trends Neurosci.* 2007. V. 30. P. 325–333.
 57. van der Meer M.A.A., Redish A.D. Theta phase precession in rat ventral striatum links place and reward information. *J. Neurosci.* 2011. V.31. P. 2843–2854.
 58. Cheng S., Frank L.M. New experiences enhance coordinated neural activity in the hippocampus. *Neuron*. 2008. V. 57. P. 303–313.
 59. Kubie J.L., Fenton A.A. Linear look-ahead in conjunctive cells an entorhinal mechanism for vector-based navigation. *Front. Neur. Circuits*. 2012. V. 6. P. 20.
 60. Burgess N., Becker S., King J.A., O'Keefe J. Memory for events and their spatial context: models and experiments. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2001. V. 356. P. 1493–1503.
 61. Burgess N. Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Tren. Cog. Sci.* 2006. V. 10. P. 551–557.
 62. Waller D., Hodgson E. Transient and enduring spatial representations under disorientation and self-rotation. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* 2006. V. 32. P. 867–882.
 63. Burgess N., Jackson A., Hartley T., O'Keefe J. Predictions derived from modelling the hippocampal role in navigation. *Biol. Cybern.* 2000. V. 83. P. 301–312.

64. Hartley T., Burgess N., Lever C., Cacucci F., O'Keefe J. Modeling place fields in terms of the cortical inputs to the hippocampus. *Hippocampus*. 2000. V. 10. P. 369–379.
65. Save E., Poucet B. Involvement of the hippocampus and associative parietal cortex in the use of proximal and distal landmarks for navigation. *Behav. Brain Res.* 2000. V. 109. P. 195–206.
66. Zugaro M.B., Berthoz A., Wiener S.I. Background, but not foreground, spatial cues are taken as references for head direction responses by rat anterodorsal thalamus neurons. *J. Neurosci.* 2001. V. 21. № 14. P. RC154.
67. Knierim J.J., Rao G. Distal landmarks and hippocampal place cells: effects of relative translation versus rotation. *Hippocampus*. 2003. V. 13. P. 604–617.
68. Yoganarasimha D., Knierim J.J. Coupling between place cells and head direction cells during relative translations and rotations of distal landmarks. *Exp. Brain Res.* 2005. V. 160. P. 344–359.
69. Knierim J.J., Hamilton D.A. Framing spatial cognition: neural representations of proximal and distal frames of reference and their roles in navigation. *Physiol. Rev.* 2011. V. 91. P. 1245–1279.
70. Fuhs M.C., Touretzky D.S. A spin glass model of path integration in rat medial entorhinal cortex. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. P. 4266–4276.
71. Barry C., Hayman R., Burgess N., Jeffery K.J. Experience-dependent rescaling of entorhinal grids. *Nat. Neurosci.* 2007. V. 10. P. 682–684.
72. Yoganarasimha D., Yu X., Knierim J.J. Head direction cell representations maintain internal coherence during conflicting proximal and distal cue rotations: comparison with hippocampal place cells. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. P. 622–631.
73. Fyhn M., Hafting T., Treves A., Moser M.B., Moser E.I. Hippocampal remapping and grid realignment in entorhinal cortex. *Nature*. 2007. V. 446. P. 190–194.
74. Markus E.J., Qin Y.L., Leonard B., Skaggs W.E., McNaughton B.L., Barnes C.A. Interactions between location and task affect the spatial and directional firing of hippocampal neurons. *J. Neurosci.* 1995. V. 15. P. 7079–7094.
75. Wood E.R., Dudchenko P.A., Robitsek R.J., Eichenbaum H. Hippocampal neurons encode information about different types of memory episodes occurring in the same location. *Neuron*. 2000. V. 27. P. 623–633.
76. Griffin A.L., Eichenbaum H., Hasselmo M.E. Spatial representations of hippocampal CA1 neurons are modulated by behavioral context in a hippocampus-dependent memory task. *J. Neurosci.* 2007. V. 27. P. 2416–2423.
77. Foster D.J., Knierim J.J. Sequence learning and the role of the hippocampus in rodent navigation. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2012. V. 22. P. 294–300.
78. Pfeiffer B.E., Foster D.J. Hippocampal place-cell sequences depict future paths to remembered goals. *Nature*. 2013. V. 497. P. 74–80.
79. Morris R.G., Garrud P., Rawlins J.N., O'Keefe J. Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*. 1982. V. 297. P. 681–683.
80. Redish A.D., Touretzky D.S. The role of the hippocampus in solving the Morris water maze. *Neural Comput.* 1998. V. 10. P. 73–111.
81. Koene R.A., Gorchetnikov A., Cannon R.C., Hasselmo M.E. Modeling goal directed spatial navigation in the rat based on physiological data from the hippocampal formation. *Neural Netw.* 2003. V. 16. P. 577–584.
82. Hok V., Lenck-Santini P.-P., Roux S., Save E., Muller R.U., Poucet B. Goal-related activity in hippocampal place cells. *J. Neurosci.* 2007. V. 27. P. 472–482.
83. Ferbinteanu J., Shapiro M.L. Prospective and retrospective memory coding in the hippocampus. *Neuron*. 2003. V. 40. P. 1227–1239.
84. O'Keefe J., Recce M.L. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus*. 1993. V. 3. P. 317–330.

85. Skaggs W.E., McNaughton B.L. Wilson M.A., Barnes C.A. Theta phase precession in hippocampal neuronal populations and the compression of temporal sequences. *Hippocampus*. 1996. V. 6. P.149–172.
86. Foster D.J., Wilson M.A. Hippocampal theta sequences. *Hippocampus*. 2007. V. 17. P. 1093–1099.
87. Johnson A., Redish A.D. Neural ensembles in CA3 transiently encode paths forward of the animal at a decision point. *J. Neurosci*. 2007. V. 27. P. 12176–12189.
88. Dragoi G., Buzsaki G. Temporal encoding of place sequences by hippocampal cell assemblies. *Neuron*. 2006. V. 50. P. 145–157.
89. Lisman J., Redish A.D. Prediction, sequences and the hippocampus. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009. V. 364. P. 1193–1201.
90. Lee A.K., Wilson M.A. Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep. *Neuron*. 2002. V. 36. P. 1183–1194.
91. Foster DJ, Wilson MA. Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state. *Nature*. 2006. V. 440. P. 680–683.
92. Csicsvari J., O'Neill J., Allen K., Senior T. Place-selective firing contributes to the reverse-order reactivation of CA1 pyramidal cells during sharp waves in open-field exploration. *Eur. J. Neurosci*. 2007. V. 26. P. 704–716.
93. Diba K., Buzsaki G. Forward and reverse hippocampal place-cell sequences during ripples. *Nat. Neurosci*. 2007. V. 10. P. 1241–1242.
94. Davidson T.J., Kloosterman F., Wilson M.A. Hippocampal replay of extended experience. *Neuron*. 2009. V. 63. P. 497–507.
95. Karlsson M.P., Frank L.M. Awake replay of remote experiences in the hippocampus. *Nat. Neurosci*. 2009. V. 12. P. 913–918.
96. Gupta A.S., van der Meer M.A., Touretzky D.S., Redish A.D. Hippocampal replay is not a simple function of experience. *Neuron*. 2010. V. 65. P. 695–705.
97. Packard M.G., Knowlton B.J. Learning and memory functions of the basal ganglia. *Annu. Rev. Neurosci*. 2002. V. 25. P. 563–593.
98. Igloi K., Doeller C.F., Berthoz A., Rondi-Reig L., Burgess N. Lateralized human hippocampal activity predicts navigation based on sequence or place memory. *PNAS USA*. 2010. V. 107. P. 14466–14471.

Материал поступил в редакцию 05.12.2013, опубликован 14.05.2014.