

УДК: 57.024

## Математическая модель пространственного кодирования в гиппокампальной формации.

### I. Нейродинамика решетчатых клеток

©2012 Цукерман В.Д., Еременко З.С., Каримова О.В.,  
Сазыкин А.А., Кулаков С.В.

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

**Аннотация.** На основе фазо-частотной модели кодирования нейронных сообщений в мозге представлена модель решетчатых клеток в системе гиппокампального пространственного кодирования. Показано, что специфическая рекуррентная нейронная организация модели является определяющим фактором формирования нейронных объединений различных уровней, кодирования основных пространственных переменных – места, направления, линейной и угловой скорости движения, координации активности нейронных ансамблей в навигационном поведении.

**Ключевые слова:** навигация, гиппокамп, энторинальная кора, нейронные сети, ансамбль, фаза, карта, клетки места, клетки направления головы, решетчатые клетки, интегрирование траектории.

## 1. ВВЕДЕНИЕ

Последнее десятилетие оказалось весьма плодотворным в исследовании фундаментальных механизмов кодирования нейронных сообщений в мозге. Идея фазового кодирования, основанного на нелинейном взаимодействии подпороговых осцилляций нейронов в диапазоне тета и гамма частот, активно исследованная и реализованная в нашей вычислительной модели [1–7] получила многочисленные прямые и косвенные подтверждения [8–17]. Более того, полученные данные свидетельствуют о том, что пространственное познание, как одна из важнейших для выживания организмов гиппокампальных функций мозга [18] основана на частотно-фазовом механизме кодирования. В настоящей статье мы остановимся вначале на некоторых общих представлениях пространственной информации в гиппокампальной формации, соответствующих современному пониманию как ее роли в целом, так и свойственной этой системе специализации клеток. Это связано с тем, что главной целью наших исследований является построение концептуальной нейродинамической модели пространственной обработки сигналов окружения и целенаправленного поведения в мозге млекопитающих. Такая модель должна объяснить, как в различных отделах гиппокампальной формации могут одновременно возникать специализированные клетки, получившие названия клеток места, решетчатых клеток, дирекциональных клеток и т. д. Здесь мы рассмотрим нейродинамическую модель формирования решетчатых клеток в медиальной части энторинальной коры (в латеральной коре их нет). В следующей статье будет представлена модель формирования клеток места в гиппокампе, тесно связанная с решетчатыми клетками.

Гиппокампальная формация состоит из нескольких частей, в том числе: *гиппокампа* (cornu Ammonis – аммонов рог); *зубчатой извилины* (gyrus dentatus); основания гиппокампа *субикулума* (subiculum); энторинальной коры, расположенной в *парагиппокампальной извилине* мозга. Это известные анатомические данные. С открытием в 2005 году решетчатых клеток в дорзо-каудальном медиальном участке энторинальной коры (см. далее по тексту) стало ясно, что пространственные представления в мозге начинают формироваться уже на входе в гиппокамп, что позволяет рассматривать единую с функциональной точки зрения систему пространственной обработки сигналов окружения в гиппокампальной формации мозга млекопитающих.

В последние годы с помощью современных технологий проведения нейрофизиологических экспериментов в условиях свободного поведения животных получены многочисленные данные о специализированных клетках гиппокампальной формации, энторинальной и париетальной коры и других структур мозга, определяющих пространственное восприятие, память и поведение. Широко известен феномен «клеток места» (*place cells*). Первоначально клетки места были определены как нейроны гиппокампа крысы, которые максимально активны, когда животное занимало определенное место в своем окружении [19,20]. Вместе с тем, популяция клеток места отвечала по-разному в различных местах окружения, отражая, по-видимому, различие пространственных входов в них. Помимо клеток места в гиппокампе многие нейроны постсубикулума и глубоких слоев медиальной энторинальной коры проявляют активность, сильно коррелированную с ориентацией головы животного [21,22]. Эти клетки «направления головы» могут служить в качестве внутреннего компаса навигации организмов.

Исследования показывают, что ответы клеток места и клеток направления головы связаны в основном со зрительными ориентирами окружения [23–26]. Экспериментально установлено, что дистальные (фоновые) зрительные источники имеют тенденцию доминировать над проксимальными (передний план) зрительными источниками в контроле клеток места [27] и клеток направления головы [28,29]. Доминирование фоновых источников происходит, возможно, благодаря тому факту, что они обеспечивают более стабильные референты, чем проксимальные ориентиры при движении животного в окружении. Согласно этой гипотезе, чем более стабильно воспринимает животное аллотетический источник, тем более высоко влияние источника на динамику клеток места и клеток направления головы [30,31]. Несмотря на их зависимость от аллотетических сигналов и клетки места, и клетки направления головы могут сохранять стабильную настройку места и направления в течение нескольких минут в отсутствие окружающих ориентиров [22,32,33]. Оба типа клеток продолжают разряжаться, когда животное движется в полной темноте, что предполагает участие внутренних, связанных с движением источников информации [34].

С последним открытием решетчатых клеток у крыс – энторинальных нейронов, активность которых образует гексагональные пространственные периодические решетки, покрывающие все окружение животных [35], открылись большие перспективы проникновения в механизмы пространственного познания у млекопитающих. Такой мозаичный набор полей активности сохраняется даже, несмотря на текущие изменения скорости перемещения животного и направления, что говорит об этих клетках, как части собственной мозговой *метрики представления пространства*. Решетчатые поля возникают независимо от специфических наземных ориентиров и конфигураций окружений. Они наблюдаются немедленно, как только животное начинает исследовать новое окружение, и решетки сохраняются, когда удаляются внешние сенсорные входы, например, когда все лампы в экспериментальной установке выключены [35].

В то время как конфигурация окружения может быть не существенна для самого продуцирования решетчатого паттерна, пространственная фаза и ориентация решетки, вероятно, определяются наземными ориентирами и геометрическими границами. Некоторые наблюдения предполагают, что эти свойства зависят от таких ассоциаций с окружением. В частности, когда знакомое животному квадратное или прямоугольное ограждение деформируется растяжением окружения в одном направлении, решетка растягивается параметрически в том же направлении, в то время как шаг решетки остается практически неизменным в ортогональном направлении [36]. Перемасштабирование, вероятно, может также возникать в окружениях, вблизи границ, так как шаг и ориентация решетки иногда менее регулярны вдоль периферии, чем в остальных местах экспериментальной площадки [35].

Эти данные предполагают, что узлы решетки жестко закреплены с геометрическими границами и служат навигационными знаками окружения. Жесткая пространственная связь совместно локализованных решетчатых клеток говорит о том, что сеть вряд ли может предоставить информацию об окружении животного или контексте (вероятно, эта функция остается за сенсорными системами). Однако, подобное сообщество клеток дает возможность обеспечить животное точной метрической информацией о его позиции относительно референтных точек в окружении. Интересно, что такие же жесткие ансамблевые свойства наблюдались в системе направления головы, где клетки сохраняют различия в дирекциональной настройке в различных окружениях [37]. Между тем, необходимость постоянных представлений в мозге пространственных отношений между отдельными позициями крайне важна и может быть реализована только с учетом изменений в скорости и направления движения животного в течение всего времени пребывания в данном окружении [38–41].

Как же разрешается это противоречие? Иными словами, с одной стороны, благодаря пространственно регулярной активности решетчатые клетки поддерживают метрику и, таким образом, обеспечивают базу информации о собственном движении или «интегрирования траектории». Несмотря на то, что эта идея, по-видимому, справедлива, результаты экспериментов Баргу с сотр. (2007), о том, что решетчатая активность клетки может следовать деформации (искажению) знакомого окружения [36], привносят новый аспект в понимание функции решетчатых клеток. Наши модельные эксперименты четко указывают на *топологическое описание* (в математическом смысле) решетчатыми клетками пространственного окружения. Пространственно-временные преобразования при деформациях, образно говоря, можно сравнить с растяжением резинового листа. Таким образом, решетчатые клетки, вполне вероятно, могут поддерживать как метрическое, так и топологическое представление пространственного окружения.

«Клетки пространственного обзора» (*spatial view cells*), обнаруженные у приматов, характеризуются тем, что их активация происходит только в том случае, когда животное смотрит в определенное место пространства [42–46]. Клетки пространственного обзора приматов отличаются от клеток места, найденных у грызунов [47,48]. Высокоразвитое зрение и глазодвигательная система приматов позволяют им исследовать и запоминать извне то, что находится в том или ином месте окружения, при этом, даже не посещая этих мест. Такие клетки пространственного обзора могут быть полезны как часть системы пространственной памяти, в которой они должны обеспечить представление части пространства, независимо от того, где точно находилась обезьяна или человек, и что может ассоциироваться с событиями, происходящими в этих местах. Пространственные представления приматов должны быть также полезны в запоминании траекторий при осуществлении навигационных задач и т.д.

Представление пространства в гиппокампе крысы, которое ограничивается местоположением самого животного, может быть связано с тем фактом, что зрительная

система грызунов развита значительно слабее, чем у приматов. С другой стороны представление пространства у грызунов в большей степени может определяться обонятельной и тактильной системами и, таким образом, отражает биологическую функцию самолокализации этих животных в окружении. Существует интересная гипотеза по поводу этого различия, возникающая из принципиально одного и того же вычислительного процесса у крыс и обезьян [49]. Авторы исследовали гипотезу о том, что у обоих типов животных гиппокампальные клетки отвечают на комбинацию зрительных источников в корректной пространственной связи друг с другом. У крыс, имеющих широкое зрительное поле, такая комбинация может определить место. Зато у приматов, включая людей, которые имеют значительно более узкое зрительное поле и *fovea*, направленное только к части окружения, тот же самый гиппокампальный механизм мог привести к появлению клеток пространственного обзора. Вычислительная модель, в которой нейроны организовывались с помощью обучения отвечать на комбинацию небольшого числа зрительных источников в поле зрения с  $30^{\circ}$  рецептивным полем, приходила к клеткам со зрительными свойствами, подобными клеткам пространственного обзора приматов. Та же самая модель, но с широким  $270^{\circ}$  рецептивным полем напоминала клетки со зрительными свойствами, подобными клеткам места крысы [49]. Таким образом, общий гиппокампальный механизм, функционирующий с разными размерами зрительных рецептивных полей, может объяснить определенные зрительные свойства клеток места грызунов и клеток пространственного обзора приматов.

В задаче запоминания «объект-место» у обезьян Rolls с сотр. [50] обнаружили, что некоторые гиппокампальные нейроны (10%) отвечали по-разному на разные объекты независимо от места. Другие нейроны (13%) отвечали на пространственный вид независимо от того, какой объект был представлен в этом месте, а некоторые нейроны (12%) отвечали на комбинацию конкретного объекта и место, где он был показан в комнате. Эти результаты свидетельствуют о том, что существуют как отдельные, так и комбинированные представления объектов и их местоположений в гиппокампе приматов. Данное свойство требуется системе эпизодической памяти, для которой ассоциации между объектами и местами, где они наблюдаются, являются базисными. Этот результат является важным аргументом, показывающим, что требования системы эпизодической памяти человека, отдельные и комбинированные нейрональные представления объектов и где они видны в окружении, представлены в гиппокампе приматов [50]. Пространственные паттерны, которые подразумевают непрерывные продолжительные представления пространства в гиппокампе, привели к гипотезе о непрерывных аттракторных моделях в целом ряде работ [51–54]. Гипотеза была обоснована тем, что, во-первых, пространство в своей основе непрерывно, именно поэтому активность клеток места и пространственного обзора является приблизительно Гауссовой функцией расстояния от предпочтительного пространственного положения. Во-вторых, эти клетки имеют широкие пространственно перекрывающиеся поля. В-третьих, область СА3 гиппокампа имеет многочисленные рекуррентные связи.

Непрерывная аттракторная нейросетевая модель может поддерживать активность нейронов для представления любого местоположения вдоль непрерывного физического измерения, в частности, пространственного обзора, пространственной позиции, направления головы и т. д. Она использует возбуждающие рекуррентные коллатеральные связи между нейронами для отражения расстояния между нейронами в пространстве состояний животного (т. е. места или направления головы). Эти сети могут сохранять пакет «выброса» нейронной активности постоянным, в течение долгих периодов, где бы она ни стартовала для представления текущего состояния (направления головы, позиции и т. д.) животного. Наша непрерывная аттракторная модель использует альтернативный вариант сетей с четным циклическим торможением

и позволяет поддерживать фазовое постоянство пакета активности ансамблем нейронов в пространственной обработке [6].

Непрерывные аттракторные сети похожи на автоассоциативные или дискретные аттракторные сети. Главное их отличие состоит в том, что паттерны, сохраняемые в непрерывных аттракторных сетях, являются продолжительными паттернами, с широко настроенной активностью нейронов, которая уменьшается, например, по типу Гауссовой функции, когда расстояние от местоположения оптимальной активности клетки изменяется. Кроме того, нейроны в таких сетях имеют настройки, которые перекрываются в пространстве. Для сравнения автоассоциативные сети обычно имеют дискретные (различные) паттерны (каждый паттерн исполняется активностью частной субсети нейронов), но без непрерывного распределения в пространстве. Следующее различие состоит в том, что непрерывные сети могут поддерживать свою активность в любом местоположении непрерывного пространства, в то время как дискретная аттракторная или автоассоциативная нейронная сеть смещает активность нейронов в направлении предварительно обученных аттракторных состояний, и таким образом, выполняет вызов частного предварительно обученного состояния.

Пространство непрерывно, а объектные представления дискретны. Если эти представления должны быть скомбинированы, например, в запоминании «объект-место», то необходимо понять действие сетей, которые комбинируют эти представления. Уже экспериментально показано, что аттракторные сети могут сохранять и непрерывные паттерны, и дискретные паттерны одновременно [55,56] и могут, таким образом, использоваться для запоминания, например, местоположения в непрерывном физическом пространстве, установив и выучив в результате его обследования связи между объектами и границами тестового окружения [57].

Проведенный выше анализ литературных данных предполагает, что решетчатые клетки, клетки места, клетки направления головы (грызунов) или клетки пространственного обзора (приматов) являются частью единого когерентного представления пространства, которое однотипно действует в разных окружениях, безотносительно содержания этих окружений. Такое возможно только в случае особой организации внешних (в частности, зрительных) и внутренних (проприоцептивной и вестибулярно-кинестетической обратной связи) входов, сообщающих о параметрах собственного пространственного движения животного. Открытие решетчатой активности клеток энторинальной коры вызвало появление многочисленных и разнообразных моделей (см. в разделе «Обсуждение»). Внимание исследователей сконцентрировано на двух аспектах: 1) механизмах генерации таких регулярных пространственных структур активности энторинальными клетками и 2) функциональном взаимодействии между решетчатыми клетками и клетками места. Вместе с тем, даже краткий обзор современных данных, рассмотренных выше, свидетельствует о сложности нейронной организации и необходимости построения концептуальной модели всей системы пространственных представлений в мозге.

Другой важный фактор, вероятно, связан с самой *нейросетевой архитектурой*. Как показано нами в вычислительных экспериментах коррелированная активность отдельных нейронных ансамблей и небольших группировок (квартетов) ЕСИ-сетей, непосредственно связана с *организацией схемы связей* этих сетей и может иметь целый ряд функциональных преимуществ в поведенческом смысле [7]. Наконец, сведениям о нейронной организации, выполняющей пространственное кодирование и обработку сигналов окружения, недостает на наш взгляд, понимания нейросетевой динамики, как следствия нейросетевой архитектуры, выполняющей определенные функции пространственного познания. В частности, неясно, как пространственная информация о *направлении и месте* представлены на *нейросетевом уровне* и как обрабатываются эти базовые переменные навигации в гиппокампальной формации. Здесь на модели мы покажем, как в одной и той же непрерывной аттракторной ЕСИ-сети (even cyclic

inhibitory network) происходит функциональная дифференциация и кластеризация нейронных ансамблей решающих задачи пространственной обработки.

Предложенная в настоящей статье модель принципиально отличается от существующих моделей (обзор моделей см. в разделе «Обсуждение»). Во-первых, она основана на тормозных интернейронных сетях с особой четной циклической организацией и, тем не менее, является непрерывной аттракторной сетью. Во-вторых, эта сеть содержит принципиально важные элементы: внутренние нейросетевые маркеры – диагональные осцилляторы и две осцилляторные подсистемы – кодирующую и референтную не кодирующую, значение которых станет ясно в последующем изложении. В-третьих, наша модель впервые предсказывает нейродинамический феномен функциональной специализации решетчатых клеток и их ограниченный «жизненный цикл», в течение которого ансамбли этих клеток могут осуществлять пропорциональное (линейное) кодирование пространственных переменных в энторинальной коре.

## 2. НЕЙРОСЕТЕВАЯ МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОБРАБОТКИ СИГНАЛОВ

### 2.1. Нейробиологические основы модели

В многочисленных работах последних двух десятилетий показано, что ключевая роль в нейросетевой обработке принадлежит тормозным интернейронам. Тормозные интернейроны контролируют количество активных пирамидных клеток и их частоты активности с помощью прямого и возвратного торможения [58–60]. В частности, индивидуальные ГАМК-эргические интернейроны гиппокампа могут сильно тормозить более тысячи возбуждающих пирамидных нейронов. Следовательно, контроль возбудимости интернейронов обеспечивает контроль над гиппокампальными сетями [61]. Интернейроны контролируют также тайминг разрядов основных пирамидных клеток [58,59,62] и играют главную роль в генерации сетевых осцилляций [63,64]. Установлено, что в нейронных сетях *in vivo* при разнообразных поведенческих состояниях интернейроны генерируют потенциалы действия точно фазо-запертые с циклами тета-, гамма-, и высокочастотными осцилляциями [65,66]. Это означает, что тормозные интернейроны принимают широкое участие в генерации и координации ритмической активности в гиппокампальных сетях мозга.

Многие из перечисленных функций интернейронов, в конечном итоге, зависят от скорости и точности преобразования возбуждающих синаптических входов в тормозный синаптический выход. Полная последовательность интернейронной активации от синаптического возбуждения через дендритную интеграцию к инициации потенциала действия и выделения ГАМК, может возникать в пределах всего 1–2 мсек [67]. Быстрые тормозные сигналы, генерируемые с определенной задержкой, являются очень эффективным синхронизирующим средством в гиппокампальных нейронных сетях. Напротив, медленный тормозный сигнал без задержки не является столь эффективным для синхронизации высокочастотных осцилляций гамма активности [64]. Наши экспериментальные модельные исследования ЕСИ-сетей, как будет показано далее, полностью подтверждают вывод о синхронизации осцилляторной активности как высокочастотной, так и в диапазоне мелких тета-частот, и являющейся фундаментальным нейродинамическим феноменом в реализации пространственной обработки сигналов.

Интересно отметить, что систематические и детальные исследования синаптической и нейронной организации стриарной коры мозга кошки [68,69] показали, что, например, во II – IV слоях в каждом из четырех из пяти исследованных интернейронных пар синаптические соединения оказались не просто тормозными, но и реципрокными, т. е. взаимными. Существование электрических (щелевых) синапсов исключительно

между ГАМК-эргическими интернейронами, но не пирамидными клетками [70], также свидетельствует об их синхронизирующей роли в кортикальных операциях. Кроме того, электронно-микроскопические исследования области Y1 зрительной коры обезьян макак показывают, что тормозное синаптическое покрытие сомы различных наборов пирамидных клеток 5-го и 6-го слоев значительно отличаются друг от друга как внутри слоев, так и между слоями [71]. Замечательные обзоры по тормозным интернейронам можно найти в нескольких работах серии «Interneuron diversity series» в журнале *Trends in Neurosciences* [66,72,73].

Подобное широкое представительство в гиппокампальных и кортикальных структурах мозга и разнообразие тормозных интернейронных сетей, включая реципрокность их связей, дают основания предполагать, что главную функциональную роль в этих структурах играют не основные пирамидные клетки, а тормозные сети интернейронов. Выделение основных пирамидных нейронов (в том числе в медиальной энторинальной коре) в функциональные группы решетчатых клеток и их координация, с высокой степенью вероятности производятся многочисленными специализированными конstellляциями тормозных интернейронов, о которых говорилось выше. Добавим также, что подобно области СА3 гиппокампа и в медиальной энторинальной коре присутствуют рекуррентные сети. Все вышеизложенное послужило основанием для принятия в качестве основы нейросетевой обработки пространственных сигналов в медиальной энторинальной коре модель рекуррентной сети с тормозными взаимодействиями, т. е. ECI-сети.

## 2.2. Микросхемная нейронная организация гиперколонки на основе сетей с чётным циклическим торможением

Архитектура нейронной сети с четным циклическим торможением (ECI-сети) представляет собой активную среду слабосвязанных нелинейных осцилляторов (рис. 1), генерирующих при определенных параметрах и постоянном притоке энергии извне, широкополосный диапазон низкочастотных тета-ритмов, низкоамплитудные высокочастотные пульсации и гамма-пачки осцилляций мембранного потенциала нейронов. Это полностью соответствует нейрофизиологическим данным о том, что гамма-осцилляции часто встраиваются внутрь более медленных осцилляций (4–12Hz) диапазона тета-частот [74,75].

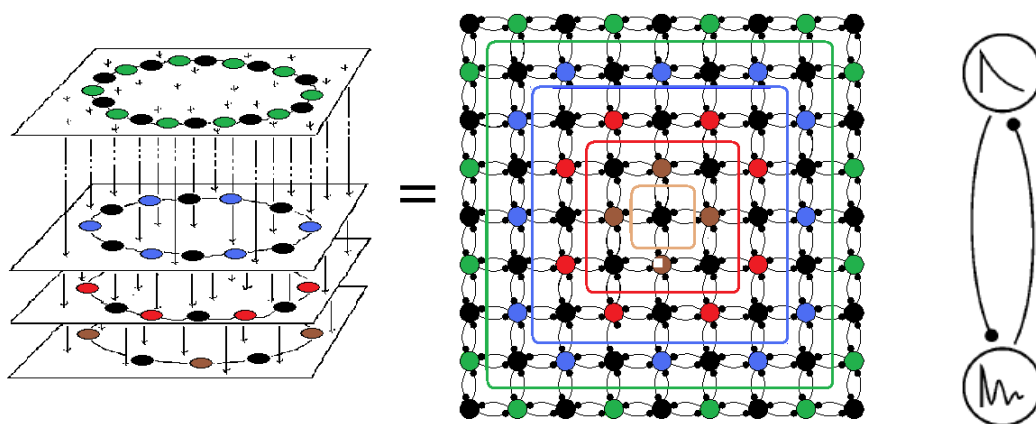
В схеме пространственной организации многослойных сетей с четным циклическим торможением, принципиальной особенностью является наличие в ней двух подсистем референтной (большие черные кружки) и информационной (цветные кружки), чередующиеся между собой в определенном порядке. Референтные и информационные модули, отличаются тем, что последние имеют внешние переменные информационные входы, а референтные – только постоянные смещения мембранного потенциала. Рекуррентные связи между осцилляторами, входящими в эти подсистемы, обеспечиваются тормозными синапсами (малые черные кружки на рис. 1). Математическая модель свободно масштабируемой ECI-сети выглядит следующим образом:

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

здесь  $x_i$  – мембранный потенциал  $i$ -го нейрона;  $z_i$  – глубина или степень адаптации  $i$ -го нейрона к постоянному уровню входного воздействия;  $\tau_i$  – постоянная времени входа нейрона;  $T_i, b_i$  – параметры, определяющие постоянные времени и уровень адаптации нейронов;  $p_i$  – порог нейронов;  $a_{ij}$  – веса тормозных связей;  $S_{0i}$  и  $S_i(t)$  – постоянный и переменный входы нейронов, соответственно;  $y_i$  – выходная активность  $i$ -го нейрона;  $\kappa$  – коэффициент усиления;  $n$  – число осцилляторных узлов сети.

В частности, ее отдельный модуль – осцилляторный узел ЕСИ-сети можно записать в виде следующей системы уравнений (2):

$$\begin{cases} \tau_1 \frac{dx_1}{dt} = -x_1 - b_1 z_1 - a_{21} y_2 + S_{01}, \\ T_1 \frac{dz_1}{dt} = -z_1 + y_1, \\ \tau_2 \frac{dx_2}{dt} = -x_2 - b_2 z_2 - a_{12} y_1 + S_{02}, \\ T_2 \frac{dz_2}{dt} = -z_2 + y_2, \\ y_{1,2} = \begin{cases} \kappa(x_{1,2} - p_{1,2}) & \text{для } x_{1,2} > p_{1,2}, \\ 0 & \text{для } x_{1,2} \leq p_{1,2}. \end{cases} \end{cases}$$



**Рис. 1.** Пространственная организация многослойных сетей нелинейных осцилляторов с четным циклическим торможением (эквивалентные схемы слева). В любом слое (контуре) сети содержится четное число тормозных связей, отсюда название *even cyclic inhibitory networks* (ЕСИ-сети). Черными кружками обозначены осцилляторные модули, образующие референтные системы в каждом контуре, цветными – информационные, на которые поступают внешние возбуждающие входы. В каждом слое сверху-вниз количество нейронов прогрессивно уменьшается. Справа на рисунке показан базовый элемент, расположенный в узлах решетки ЕСИ-сети – осцилляторный модуль, состоящий из двух нейронов. Вверху: аналоговый адаптивный нейрон с реакцией, показанной внутри нейрона на ступенчатый вход; Внизу: условный осцилляторный нейрон с затухающими осцилляциями. Горизонтальные связи с соседними узлами осцилляторной решетки осуществляются между аналоговыми адаптивными нейронами.

При определенных параметрах и соотношениях амплитуд внешних входов нейронов такой модуль способен к автономной генерации двух ритмов - высокочастотного (гамма-подобного) и медленноволнового (тета-подобного). Генерация этих ритмов запускается постоянным уровнем возбуждения обоих нейронов. Короткий возбуждающий импульс, поданный на нейрон с малой постоянной времени входа, приводит к смещению всего тета-ритма. Все параметры и входные сигналы подробно



указаны в подписях под рисунками. Особенностью ритмогенеза в таком модуле является наличие различных режимов генерации колебаний и существование фазовых переходов между ними. В частности, можно наблюдать режим высокочастотных непрерывных осцилляций с переходом к двухчастотному режиму, т. е. медленноволновому, перемежающемуся высокочастотными пачками осцилляций [3]. В такой сети энергия паттернов входных импульсных сигналов приводит к фазовым смещениям высокочастотных гамма-пачек. Вычислительные эксперименты показывают, что 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 адаптации нейронов.

Ритмогенез отдельного модуля определяется несколькими различными факторами: а) разностью потенциалов покоя обоих нейронов модуля –  $S_{0i}$ ; б) величиной адаптационного параметра нейрона –  $b_a$ , смысл которого заключается в депрессивном характере синаптического входа этого нейрона и в) соотношением постоянных времени входов обоих нейронов. Кроме того, осцилляторные модули обладают динамической «памятью», т. е. подобны «клеткам с сохраняющейся активностью», обнаруженным экспериментально в энторинальной коре [76,77]. Более полное описание математической модели и динамики этих сетей можно найти в работах [3–5].

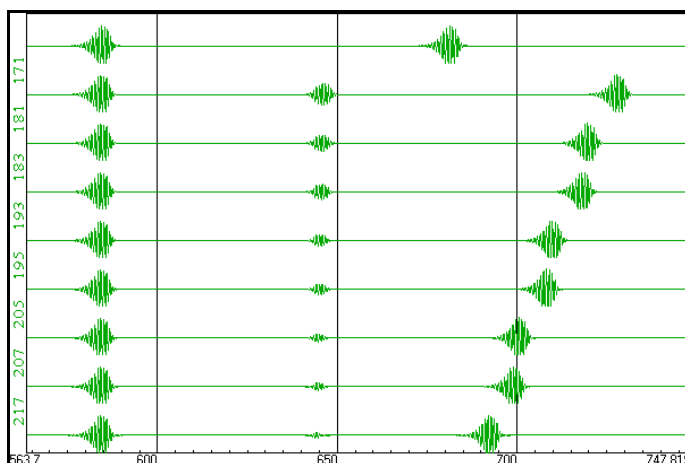
Состояние ЕСИ-сети определяется общим уровнем мембранного потенциала покоя всех осцилляторных модулей (референтных и информационных). При активации возбуждающих входов информационных единиц происходит их деполяризация, т. е. возрастание мембранного потенциала, что, в свою очередь, ведет к увеличению тета-частоты соответствующих модулей до определенных пределов. Отсюда следует, что частота осцилляций информационных единиц сети в условиях свободного поведения должна превысить частоту осцилляций референтных осцилляторных единиц, и, следовательно, привести к относительным фазовым сдвигам первых относительно референтов. Отметим также, что в связи с различием уровней торможения и внешнего возбуждения осцилляторов внешних и внутренних слоев сети, частота генерации тета-ритма прогрессивно убывает от поверхностного к внутренним слоям. Благодаря динамической памяти (способности сохранять уровень накопленного мембранного потенциала нейронов и, соответственно, их тета-частоты), фазовый сдвиг каждого информационного модуля относительно фиксированной частоты референтных модулей может быть измерен. Эти частные фазовые сдвиги образуют популяционный фазовый код входного паттерна сигналов. Результатом таких измерений является семейство фазовых кривых. В качестве примера на рис. 2 показана реакция угловых информационных единиц поверхностного слоя на входной градиентный сигнал с постоянным шагом приращения амплитуды.

Получив энергию сенсорного события в виде одновременного импульсного воздействия на входы информационных модулей, сеть производит временную развертку этого события, в результате которой каждый информационный модуль «занимает» соответствующее фазовое место в следующем за воздействием тета-цикле.

Подобные преобразования амплитуд в популяционный фазовый код являются многозначными и зависят от контекстного или неспецифического воздействия, определяющего состояние сети в момент прихода внешнего информационного сигнала.

Будем разделять все входные воздействия на две категории: неспецифические, т. е. общие для всех информационных единиц сети (одновременно поступающие на все входы), и специфические, поступающие исключительно на тот или иной информационный модуль. И пусть неспецифический вход отражает линейную (трансляционную) скорость перемещения объекта в пространстве, а специфический вход соответствует частным локальным угловым скоростям поворотов головы в том или ином направлении при его движении вдоль траектории. И линейная, и угловая скорости поворотов головы модулируют уровень мембранного потенциала

информационных единиц, что соответствует современным нейрофизиологическим данным [78].



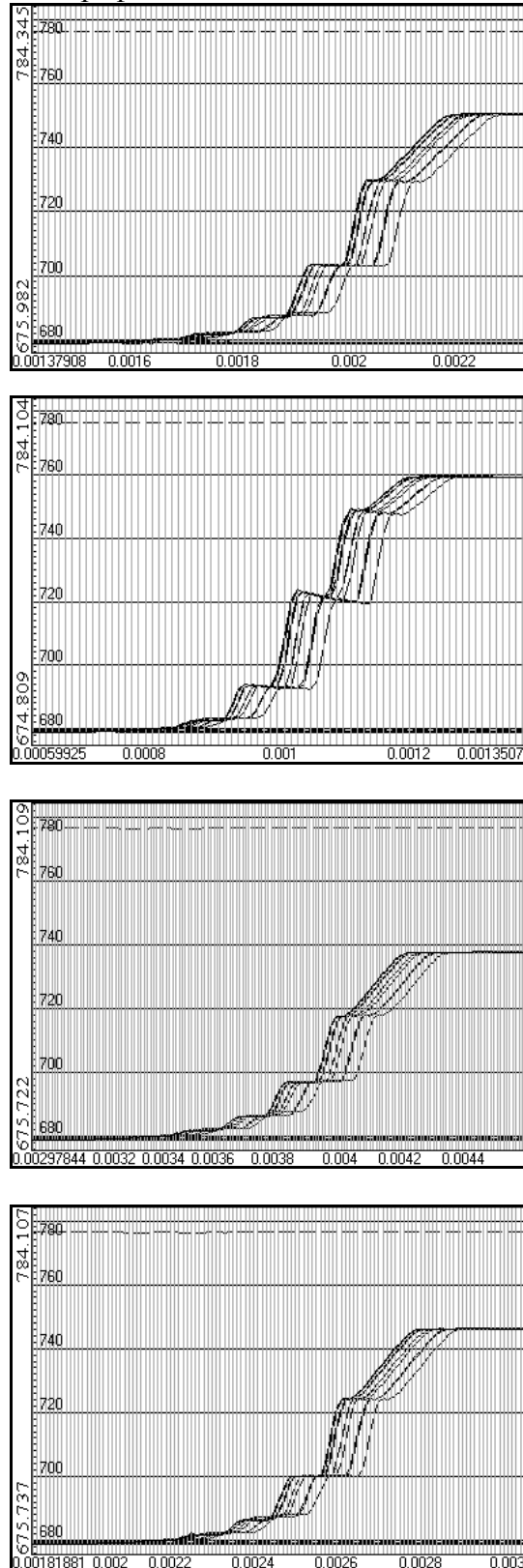
**Рис. 2.** Фрагмент осцилляторной активности информационных единиц поверхностного слоя 6-слойной ЕСИ-сети, демонстрирующий фазовые смещения этих единиц под действием паттерна градиентного входного сигнала с постоянным шагом приращения амплитуды. Верхний тренд – генерация тета-гамма осцилляторной активности референтного модуля. Фазовые смещения опосредованы высокочастотной низкоамплитудной рябью (ripples) в центре рисунка. Хорошо видно, что, несмотря на постоянный шаг приращения градиентного входного паттерна, распределенного среди осцилляторов поверхностного слоя, наблюдается перекрытие (относительное фазовое смещение) двух осцилляторных квартетов (показаны через один снизу–вверх). По оси абсцисс: временной интервал, соответствующий примерно двум тета-циклам; по оси ординат: осцилляции мембранного потенциала осцилляторных нейронов. Самый верхний тренд: генерация ритмической активности выделенного референтного осциллятора, относительно которого определяются смещения фаз информационных осцилляторов.

Всюду на представленных ниже графиках кривых фазовых ответов происходит подача одного и того же импульсного сигнала (амплитуда  $1 \times 10^{-5}$  и длительность 5 усл. ед. врем.), соответствующего неспецифическому сигналу постоянной скорости движения. Определяется текущее значение мембранного потенциала  $x_i(t)$  в тета-цикле. Постоянный шаг входного воздействия (сигналов скорости) отмечен на графике вертикальными линиями (рис. 3). В соответствии с текущими значениями мембранного потенциала информационных осцилляторных нейронов меняются их тета-частоты. Алгоритмом определяется временной интервал (фазовое смещение) между *высокочастотной пачкой референтного осциллятора и соответствующей пачкой информационного осциллятора*. В следующем тета-цикле все повторяется. В результате получаем фазовые смещения каждого информационного осциллятора на постоянные приращения сигналов скорости, т. е. интегральную кривую.

На рис. 3 представлены кривые фазовых ответов 6-слойной ЕСИ-сети в различных диапазонах величин неспецифического входа информационных осцилляторов, приведенных к отдельному тета-циклу. Приведение к определенному референтному тета-циклу, в данном случае – восьмому (длительность тета-цикла в экспериментах составляла около 95 условных единиц времени) позволяет корректно сравнивать влияние различных входов информационных единиц на их фазовые смещения. Такое приведение к единому тета-циклу оправдано тем, что в динамике, как будет показано в дальнейшем, из-за диффузионного процесса происходит «разбегание» фазовых кривых.

Таким образом, фазовые смещения информационных единиц пропорциональны амплитудам и длительностям входных воздействий на эти единицы. В случае нулевых входных воздействий и равных величин контекстных входов (рис. 3) относительное

положение фазовых ступенек (относительно вертикальной оси) зависит от масштабных преобразований (см. на всех графиках численные значения на осях абсцисс).



**Рис. 3.** Интегральная фазовая зависимость информационных единиц 6-слойной ЕСИ-сети в различных диапазонах величин неспецифического входа (скоростей). В результате интегрирования импульсных входных сигналов скорости навигатора происходит повышение уровня мембранного потенциала и слабое повышение частоты тета-ритма осцилляторов. Интегральные фазовые кривые отдельных слоев (всего их шесть, ввиду когерентности информационных осцилляторов слоя), свидетельствуют о смещении тета-циклов отдельных слоев

сети вправо, т. е. появлению информационных гамма-пачек позже по времени в референтном тета-цикле. Сверху вниз показаны мультимасштабные преобразования, о чем свидетельствует частота вертикальных линий (каждой вертикальной линии соответствует постоянная величина приращения входного сигнала, соответствующего постоянной скорости движения). Относительное положение фазовых ступенек (фазовая синхронизация) определяется общим уровнем неспецифического входа скорости (сравните на графиках сверху вниз численные значения на осях абсцисс). Обозначения: по вертикали – фазы информационных осцилляторов, приведенные к отдельному восьмому тета-циклу, где жирной сплошной линией внизу и пунктирной линией вверху показаны, соответственно, начало и конец этого тета-цикла. По горизонтали: диапазон постоянных приращений неспецифического входа (скорости) информационных единиц сети. Все величины – безразмерные. Параметры сети:  $\tau_A=0.01$ ;  $T_A=30$ ;  $b_A=10$ ;  $S_0(A)=0.083$ ;  $a_v=2.27$ ;  $\tau_O=0.5$ ;  $T_O=0.8$ ;  $b_O=27$ ;  $S_0(O)=1$ ;  $a_{ij}=0.001$ . Длительность импульсного входного воздействия 5 усл. ед., шаг приращения амплитуды –  $1 \times 10^{-5}$ . Индексы  $A$  и  $O$  в параметрах относятся соответственно к аналоговому адаптивному нейрону и условному осцилляторному нейрону модуля (узла) ЕСИ-сети.

В ЕСИ-сетях относительные фазы информационных единиц устанавливаются и стабилизируются аттракторной динамикой, которая приводит к формированию паттерна. Пространственные фазовые отношения между парами клеток остаются стабильными в пределах длительных временных шкал. Каждый слой сети имеет уникальную область фазовых представлений высокочастотных гамма-пачек в тета-цикле, т. е. смещен относительно соседних слоев в связи с тем, что существует, как отмечено ранее, градиент тета-частот: внешнее кольцо имеет наиболее высокую частоту, внутреннее – наименьшую частоту. Формирование многообразия установившихся ответов, благодаря рекуррентным взаимодействиям, и смещающий механизм, ведомый скоростными входами для переходов между установившимися состояниями, образуют основу механизма интегрирования траектории в сети. Важно подчеркнуть, групповой (ансамблевый) способ кодирования траекторий условного пространственного движения.

Одной из заметных особенностей нейродинамики информационных единиц сети является локальная фазовая когерентность (ступеньки фазовых кривых). Учитывая, как уже упоминалось выше, что фаза активности нейронов гиппокампальной формации лучше коррелирует с пространственным местоположением животного, чем их частота, в нашей нейросетевой модели принято следующее допущение: ступеньки фазовых кривых соответствуют *периодическим пространственным полям активности решетчатых клеток* (подробности далее). Это тем более представляется разумным, что, несмотря на непрерывный характер движения виртуального навигатора, его внутренние нейросетевые представления окружения основываются на дискретной последовательности малого числа (шести) областей (рис. 3). В заключении подчеркнем топологический (в математическом смысле) характер, полученных в сети пространственных отношений между отдельными позициями в условиях масштабных преобразований, осуществляемых в сети в различных диапазонах амплитуд неспецифического входа (рис. 3).

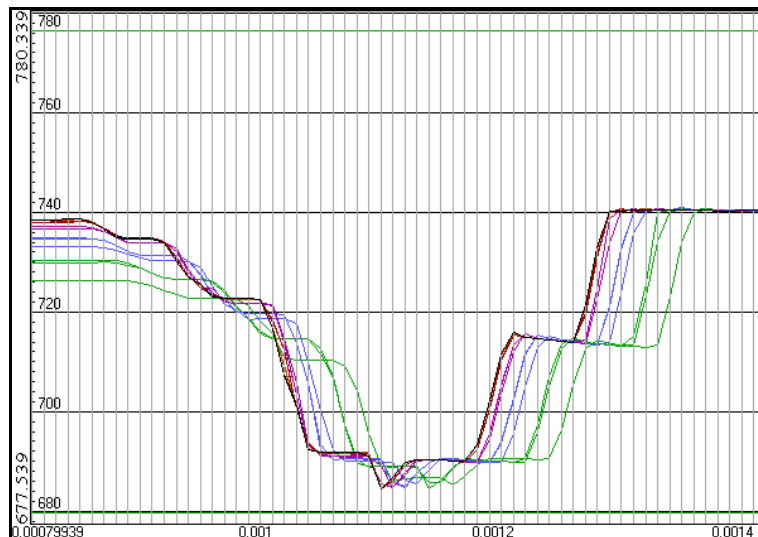
### АНСАМБЛЕВЫЙ ПРИНЦИП ПЕРИОДИЧЕСКОГО ПОЗИЦИОННОГО И ДИРЕКЦИОНАЛЬНОГО КОДИРОВАНИЯ

Специфическое место (позиция) информационных единиц в контурах ЕСИ-сети определяет их принадлежность к той или иной группировке (фазовому квартету) и имеет характерный для каждого контура пространственный период, зависящий от размерности сети. Фазовые квартеты, принадлежащие одному и тому же ансамблю сети, как мы убедимся далее, имеют одинаковый период генерации тета-ритма. Относительные фазы информационных единиц устанавливаются и стабилизируются аттракторной динамикой, которая приводит к формированию паттерна, вследствие чего

пространственные фазовые отношения между клетками остаются стабильными в больших временных пределах.

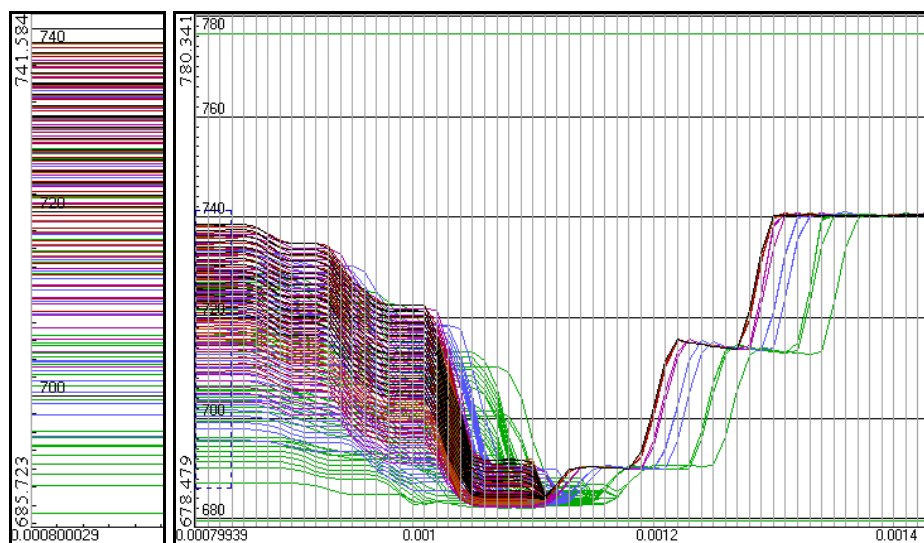
### 3.1 Билатеральная симметрия и пространственно-временной порядок информационных единиц ЕСИ-сети

Каждая из двух диагоналей ЕСИ-сети определяет ее билатеральную симметрию. В качестве основного референтного направления, можно выбрать одну из них и связать её со схемой тела гипотетического объекта. Эта диагональ проходит через референтные модули всех колец сети. Импульсные воздействия равной амплитуды (в нормированном диапазоне значений), тем не менее, приводят к неоднородности фазовых представлений, а именно, к появлению различных групп информационных единиц в каждом слое, имеющих одинаковую фазу высокочастотных гамма-осцилляций в тета-цикле. Это говорит о наличии многочисленных ансамблей информационных осцилляторов, занимающих разные фазовые позиции в тета-цикле (рис. 4). Здесь и далее кривые фазовых ответов имеют характерный вид с асимметричными ступенчатыми ветвями – структурированными левыми ветвями (каждая фазовая кривая здесь принадлежит отдельному информационному осциллятору) и локальной фазовой когерентностью ансамблей, явно выраженной в правых ветвях.



**Рис. 4.** Семейство фазовых кривых 9-слойной ЕСИ-сети при одновременной активации всех ее входов возбуждающими сигналами одинаковой амплитуды и длительности в двух последовательных тета-циклах. Каждому цвету на рисунке соответствуют фазовые кривые информационных осцилляторов отдельных слоев сети. В отличие от рис. 3, одновременная активация всех входов сети приводит к тому, что смещение полноразмерных гамма-пачек вправо вдоль временной оси подавляет слабые пульсации мембранного потенциала, вызванные вторым воздействием. Это, в свою очередь, вызывает смещение информационных тета-циклов вначале влево (снижение фазовых кривых слева на рисунке), и появление гамма-пачек раньше в референтном тета-цикле. После полного подавления слабых осцилляций и некоторого равновесного состояния происходит постепенное смещение гамма-пачек вправо (ход фазовых кривых вверх). Кроме того, хорошо заметен временной порядок последовательности информационных единиц (слева): первыми в тета-цикле появляются осцилляции внешнего поверхностного слоя (зеленые фазовые кривые), затем последовательно второго (синий цвет), третьего и т. д. слоев. Последние в тета-цикле – информационные единицы внутреннего девятого кольца. Амплитуды и длительности, информационных входных сигналов соответственно равны 0.00386 безр. ед. и 3 усл. ед. времени. Длительность импульсных неспецифических входных воздействий составляет 5 усл. ед., шаг приращения амплитуды –  $1 \times 10^{-5}$ . Границы референтного тета-цикла выделены зелеными горизонтальными линиями в верхней и нижней частях графика.

Отметим, что небольшое число видимых фазовых полос на рис. 4 связано с полной фазовой синхронизацией (когерентностью) высокочастотных гамма-пачек информационных модулей, входящих в определенные группировки, занимающие «предпочтительное» место в схеме ЕСИ-сети. Так, самое раннее в тета-цикле фазовое положение занимает группа из восьми угловых осцилляторов внешнего 1-го кольца, а самое позднее фазовое положение принадлежит квартету осцилляторов внутреннего 9-го кольца. Иными словами, сеть устанавливает *временной порядок активации информационных единиц* различных слоев. Более того, возникает определенный временной порядок и в отдельном слое, где заметна временная (фазовая) последовательность – от угловых к боковым ансамблям, занимающим центральные позиции в кольце (подробнее см. в следующем разделе). Таким образом, несмотря на общую симметрию, ее фазовое нарушение происходит из-за различных уровней торможения угловых элементов поверхностных единиц, что, в свою очередь и приводит к временной упорядоченности высокочастотных гамма-пачек в тета-цикле. Подчеркнем, что этот феномен реализуется даже в условиях равных входных воздействий на все информационные единицы сети и, следовательно, не связан с асимметрией входов. Далее мы покажем, что подобное нарушение симметрии наблюдается и в отдельном слое, что позволяет рассматривать функциональную специализацию осцилляторных группировок и слоев сети. Вместе с тем, симметрия тормозных взаимодействий во внутренних глубоких слоях сети восстанавливается, что, как будет показано далее, приводит к универсальному характеру кодирования соответствующих ансамблей.



**Рис. 5.** Интегральное фазовое представление (правая часть рисунка) паттерна распределенного градиентного сигнала на входе той же сети, что и на предыдущем рисунке 4. Слева в увеличенном масштабе видно неоднородное фазовое кодирование в сети. Общая размерность сети составляет  $19 \times 19$  нейронных модулей. Каждая вертикальная линия обозначает шаг изменения амплитуды мембранного потенциала в результате контекстного входа, в отдельном тета-цикле. Параметры сети:  $\tau_A=0.01$ ;  $T_A=30$ ;  $b_A=10$ ;  $S_0(A)=0.083$ ;  $a_v=2.27$ ;  $\tau_o=0.5$ ;  $T_o=0.8$ ;  $b_o=27$ ;  $S_0(O)=1$ ;  $a_{ij}=0.001$ . Время действия контекстного входа [558–563], диапазон изменения амплитуды контекстного входа [0.0008–0.00142]. Время действия паттерна входных сигналов [641–644], постоянный шаг изменения амплитуды градиентного входного сигнала  $1.5 \times 10^{-4}$ . Максимальное значение амплитуды входного сигнала составляет, как и прежде 0.00386 у.е. Увеличенный масштаб фазовых кривых (слева) соответствует участку, обозначенному синим пунктиром на основном графике. Каждый осцилляторный слой имеет собственную цветовую маркировку. Различными цветами обозначены фазовые кривые информационных единиц отдельного слоя. Зеленым цветом показаны ансамбли внешнего слоя, черным цветом - внутреннего слоя сети.

Один из важных элементов фазового кодирования в ЕСИ-сетях заключается в использовании принципа пропорционального кодирования. Смысл такого кодирования заключается в том, что паттерны входных сигналов отображаются в виде пропорциональных относительных фазовых смещений определенных групп информационных единиц сети. В качестве конкретного примера ЕСИ-сети здесь и далее рассмотрим 9-слойную сеть. Сравним два случая, когда в одном случае в качестве входных воздействий применялись импульсные входные сигналы одинаковой амплитуды и длительности, а во втором – градиентный пространственный сигнал с одинаковым шагом приращения при обходе «по» или «против» часовой стрелке», начиная с одной из главных осей симметрии. В результате, в первом случае имеем семейство фазовых кривых, имеющее вид, показанный на рис. 4, а во втором – на рис. 5. Даже при первом взгляде на этот рисунок заметно отклонение от пропорциональности фазового кодирования между слоями и внутри отдельного слоя. Это связано с двумя причинами.

Во-первых, в осцилляторном контуре из-за его квадратной формы происходит нарушение симметрии тормозных весов связей. В частности, суммарное торможение угловых осцилляторов меньше, чем центральных боковых единиц. По этой причине латентность высокочастотных пачек угловых осцилляторов меньше, поэтому они лидируют во временной последовательности информационных единиц кольца в тета-цикле. Именно по этой причине, даже в случае равных импульсных входных воздействий (рис. 4) наблюдаются фазовые различия осцилляторных единиц внутри отдельного поверхностного слоя. Во-вторых, когда амплитуды входных импульсных воздействий, поступающих на входы информационных осцилляторов, различны, их вклад в мембранный потенциал единиц также различен. Это, в свою очередь, приводит к *слабым частотным различиям*, т. е. формированию целой полосы тета-частот, и соответственно к временным фазовым смещениям осцилляторных единиц, приведенным к референтному тета-циклу. Строго говоря, все диагональные референтные осцилляторы ЕСИ-сети, относящиеся к различным слоям, также имеют разные тета-периоды генерации. Таким образом, мембранный потенциал клеток, изначально имеющий одинаковый уровень покоя, в динамике в результате сетевых тормозных взаимодействий, демонстрирует градиент частот, в соответствии с позицией клетки внутри сети. Эта парадигма надежно продемонстрирована нами в модельных исследованиях ЕСИ-сетей.

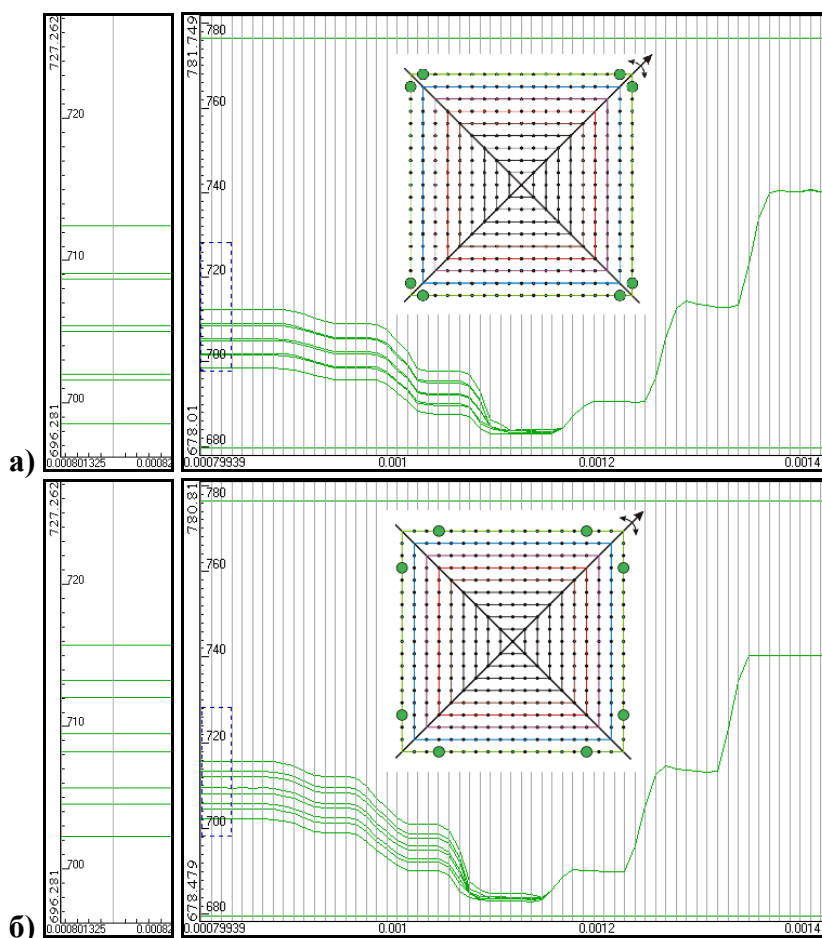
### 3.2 Периодические ансамбли дирекционального кодирования

Далее мы проанализируем подробнее нейродинамические характеристики различных группировок осцилляторных модулей, занимающих периодические позиции в структуре нейронного слоя (квадратного контура) ЕСИ-сети. Фазовые различия группировок в референтном тета-цикле можно сразу заметить при их выборочном отображении. На каждом из рисунков ба – бз отдельно представлены кривые фазовых ответов и соответствующие им восемь информационных единиц (крупные цветные кружки), выбранные из полного семейства фазовых кривых на рис. 5. Здесь и далее фазовые смещения были вызваны входным градиентным пространственным сигналом с одинаковым шагом приращения *по* или *против часовой стрелки*, в зависимости от направления обхода контура, начиная с одной из главных осей симметрии. Всюду на рисунках эта ось обозначена стрелками в правом верхнем углу рисунка, вставленного в фазовые графики.

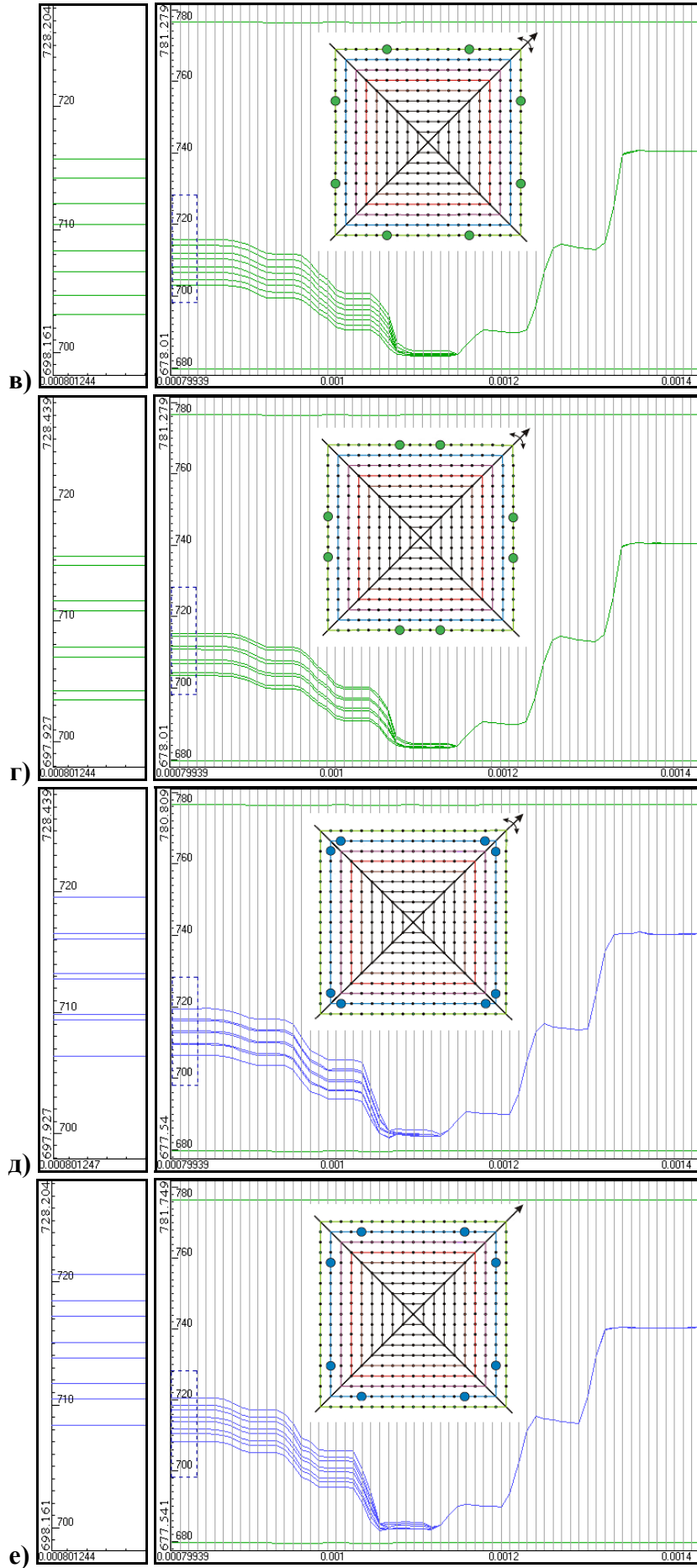
Каждый, из рассмотренных ниже дирекциональных ансамблей, состоит из *двух квартетов информационных единиц*, каждый из которых, в свою очередь, занимает специфическое временное окно в тета-цикле. В частности, при заданном градиенте входного сигнала «против часовой стрелки», квартет с тем же направлением обхода

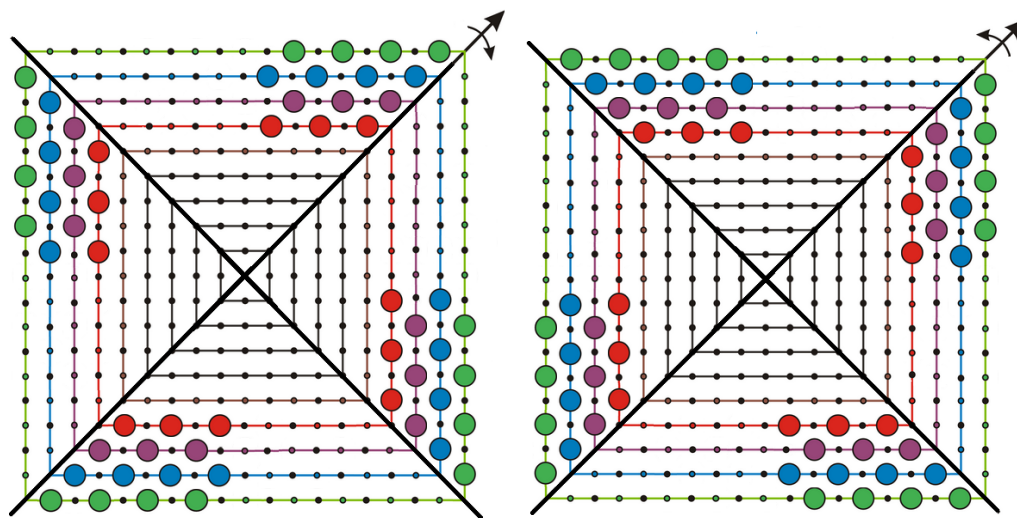
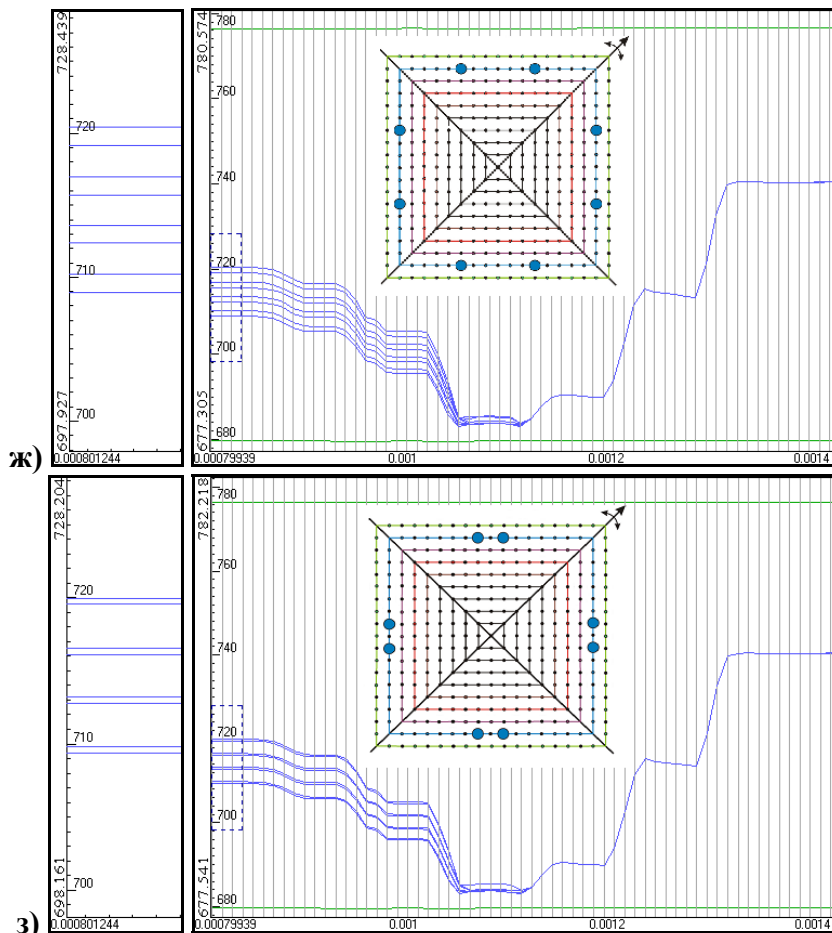
занимает более ранние позиции (временное окно) в тета-цикле, чем конкурентный квартет. Отметим, что если бы все кодирующие единицы ансамбля были инвариантны к обходам «по» и «против часовой стрелки», то *фазовые кривые* *обоих квартетов просто совпали*, демонстрируя инвариантность к обходам в обоих направлениях. Однако, как можно увидеть в данных примерах, это не соответствует действительности: квартеты каждого из представленных ниже ансамблей имеют взаимное фазовое перекрытие временных окон в тета-цикле.

Поскольку временные последовательности информационных единиц квартетов перекрываются, важно определить *очередности их активации*. Считывание фазового кода от минимального значения в направлении возрастания градиента, даст лидирующий в тета-цикле квартет с упорядоченной активацией единиц в направлении против часовой стрелки. В то же время считывание кода в противоположном направлении, т. е. в направлении убывания (против градиента), определяет «отстающий» квартет с порядком активации единиц в направлении по часовой стрелке.









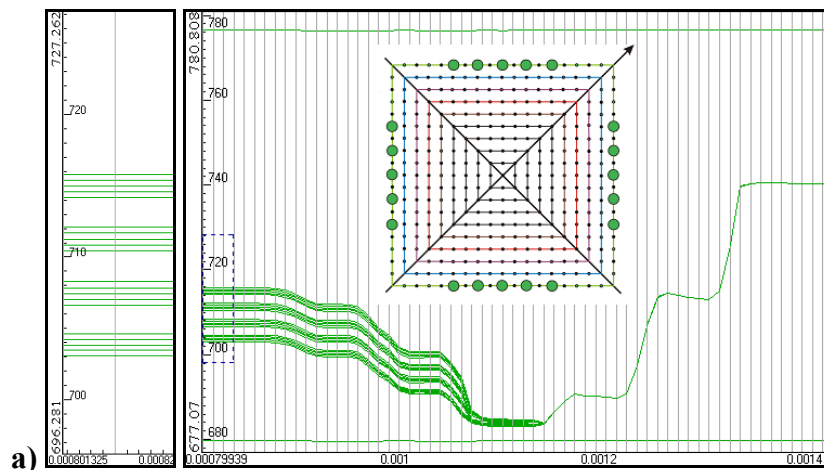
**Рис. 6.** Кластеры нейронов дирекциональных ансамблей первых 4-ех слоев ЕСИ-сети, компактно располагающихся вблизи её главных осей симметрии. Сверху вниз на отдельных рисунках показаны выделенные ансамбли первого и второго слоев сети. Все значения параметров и переменных как на рис. 4. Поворот вправо (рисунок слева, внизу) вызывает активацию единиц против часовой стрелки, т. е. в направлении градиента. Тогда как поворот влево (рисунок справа, внизу) активирует единицы по часовой стрелке, т. е. против градиента с тем же шагом. В первом случае единицы занимают лидирующие позиции в тета-цикле, а во втором дирекциональные единицы несколько отстают по фазе, следуя с некоторым перекрытием с первым квартетом, как это хорошо видно на верхних рисунках.

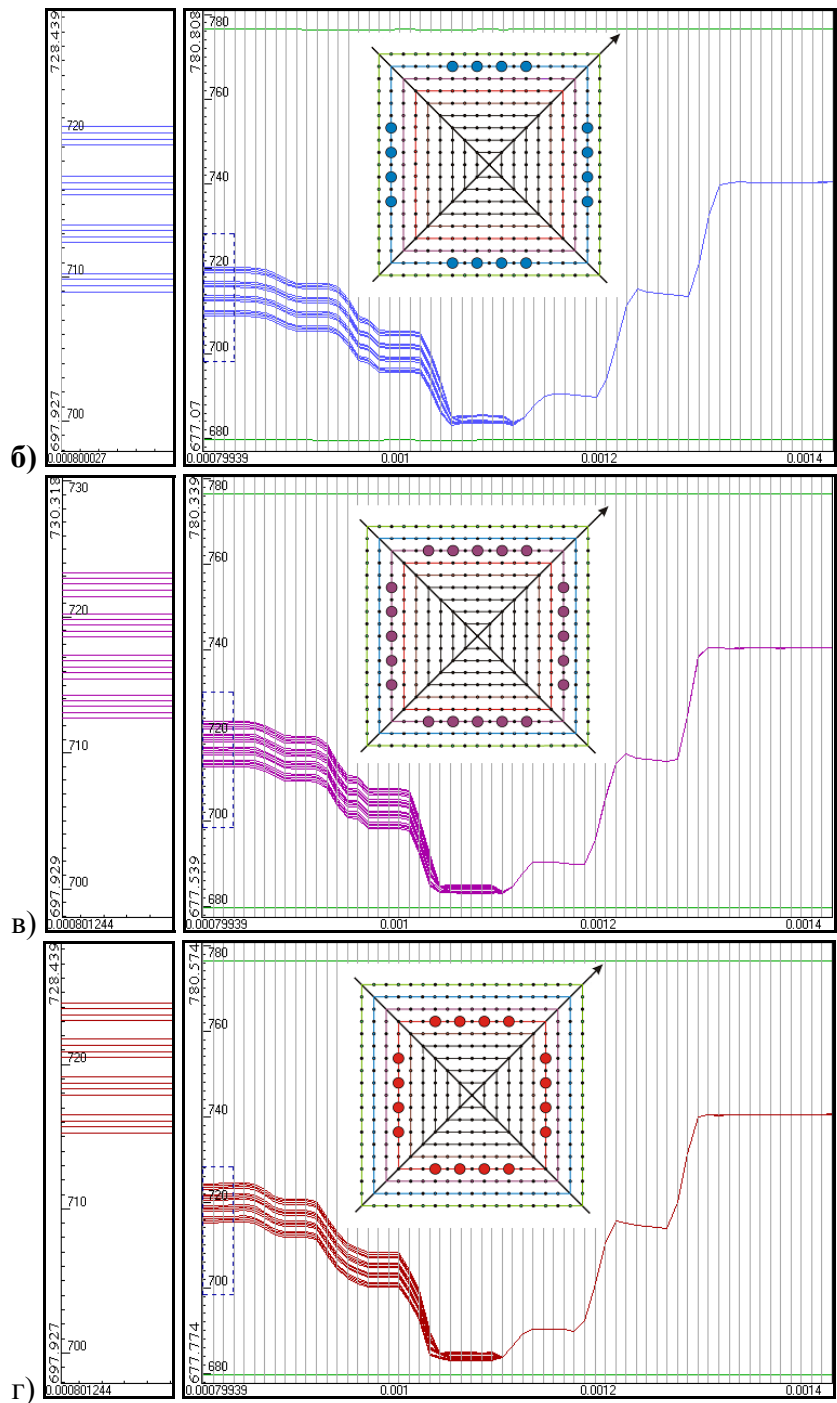
Каждая пара квартетов, кроме того, всегда входит в один и тот же ансамбль. Это подтверждается их фазовой когерентностью, видимой в правых ветвях графиков. Таким

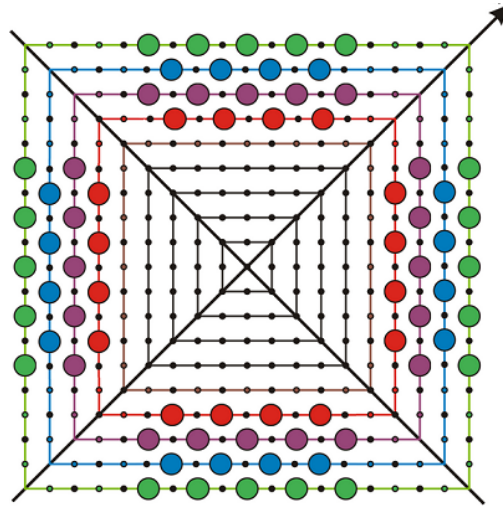
образом, общим признаком формирования многочисленных дирекционных ансамблей является набор участников – информационных единиц квартетов, занимающих симметричные периодические позиции квадратного контура в каждом слое ЕСИ-сети. Когерентность информационных единиц ансамблей, как различных слоев сети, так и внутри одного и того же слоя, видима на правых ветвях всех графиков, имеет важную особенность – все ступеньки локальной фазовой когерентности располагаются *на трех равноудаленных уровнях* в пределах тета-цикла (см. рис. 6). В дальнейшем мы покажем, что этот нейродинамический феномен сохраняется не только в поверхностных, но и внутренних слоях сети. Более того, его можно наблюдать в процессе интегрирования в весьма продолжительных временных интервалах, пока сохраняется пропорциональное кодирование (см. раздел 4).

### 3.3 Периодические ансамбли топологического кодирования

В отличие от рассмотренных выше многочисленных ансамблей дирекционного кодирования, в каждом слое представлен единственный ансамбль топологического кодирования. В выборочных представлениях четырех поверхностных топологических ансамблей (рис. 7), видно, что информационные единицы *инвариантны к обходам в обоих направлениях*, т. е. «по» или «против часовой стрелки». Это важное условие выполняется в каждом слое сети, независимо от количественного состава соответствующей выборки информационных единиц. Между тем, в отличие от предыдущих случаев характерной особенностью топологических ансамблей являются фазовые разрывы между синхронизированными кластерами единиц, занимающих боковые позиции нейронного контура. На рисунке эти кластеры выделены крупными цветными кружками. Независимо от количества единиц (см. рис. 7), *фазовых разрывов всегда три*. Объяснению этого феномена можно придать простой геометрический смысл. Информационные единицы занимают периодические позиции при обходе вдоль контуров сети, имеющих квадратную форму. Именно поэтому фазовые представления градиентного сигнала с постоянным шагом приращения всегда будут иметь три фазовых разрыва, по числу углов между четырьмя боковыми кластерами информационных единиц.







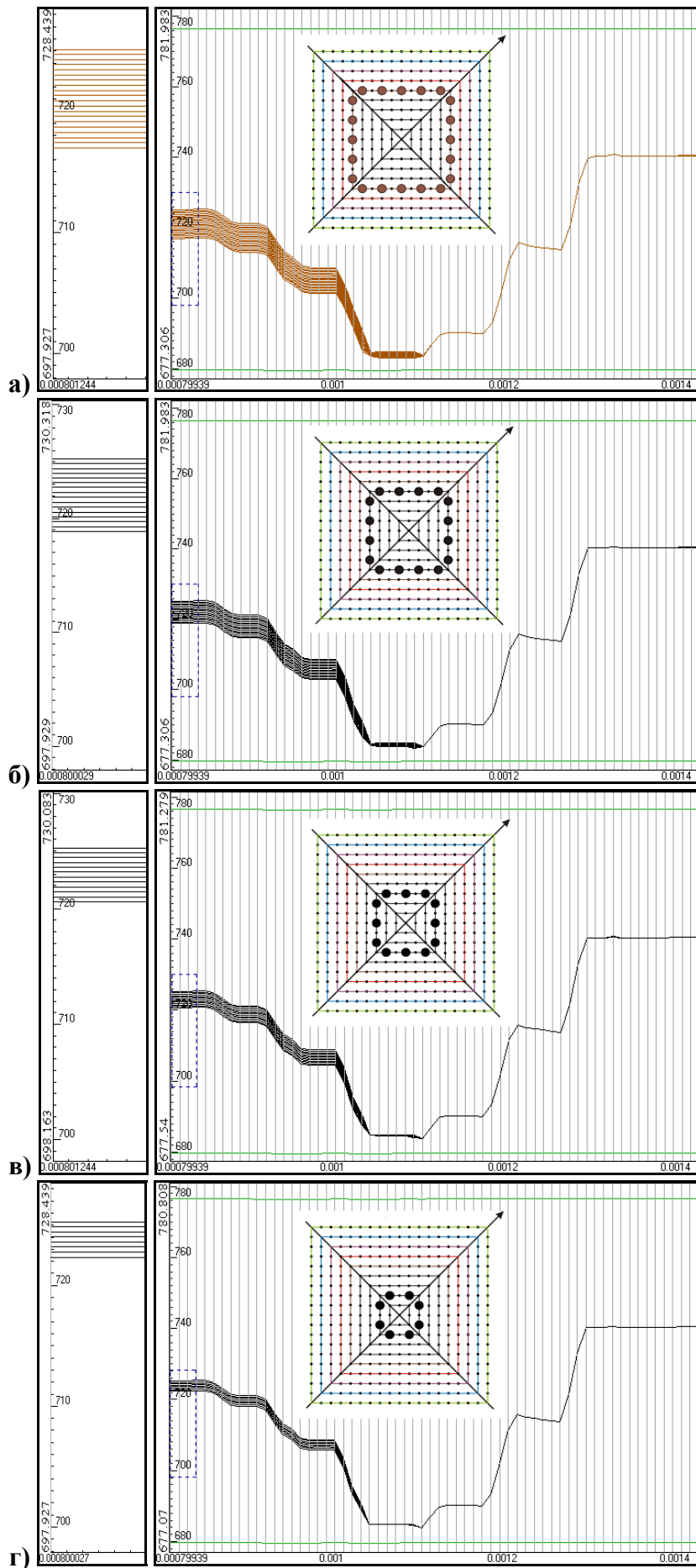
**Рис. 7.** Семейства фазовых кривых ансамблей топологического кодирования (сверху-вниз) в первых четырех поверхностных слоях той же, что и ранее ЕСИ-сети. Видна фазовая кластеризация информационных единиц, занимающих центральные периодические позиции в четырех сторонах сети. Все единицы одного слоя образуют единственный топологический ансамбль в отличие от многочисленных дирекциональных ансамблей. Все значения параметров и переменных как на рис. 4.

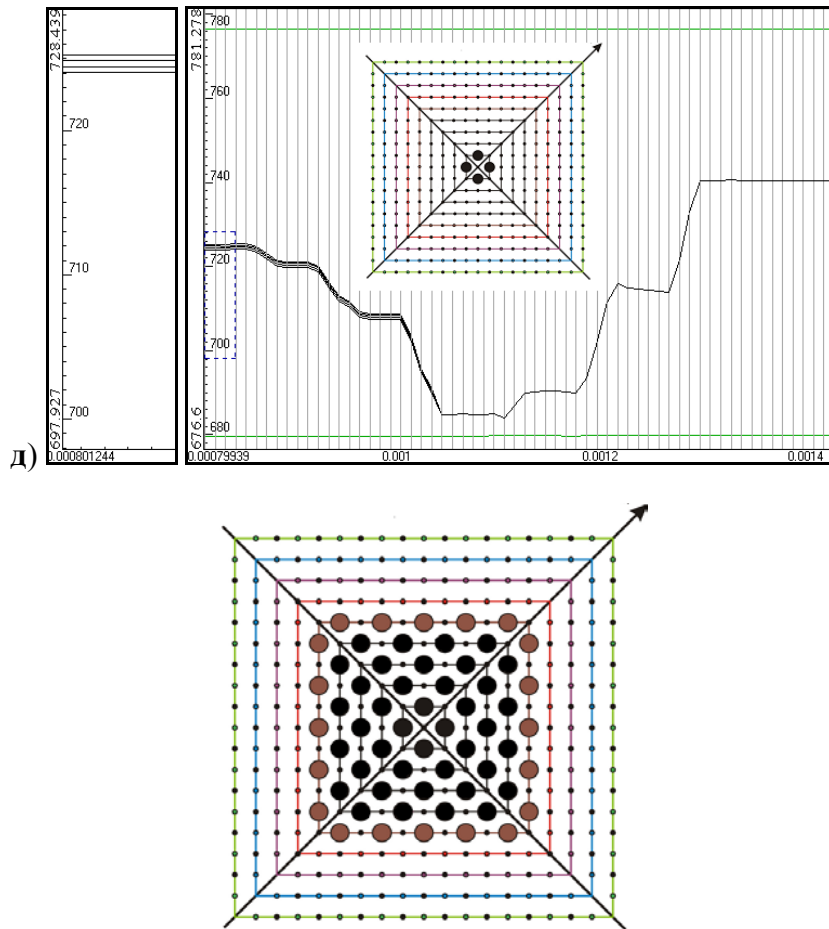
Причем эти разрывы имеют одинаковую величину. Четвертый нетипичный разрыв в окрестности одной из главных осей симметрии, показанных стрелкой на рис. 7 (внизу) определяется большой разностью между начальным и конечным значением входного градиентного сигнала и равен длине периода тета-цикла.

В заключении подчеркнем условное отнесение четырех рассмотренных здесь слоев к поверхностным слоям. Это связано исключительно с нейродинамическим состоянием сети в восьмом референтном тета-цикле. Далее мы покажем, что при рассмотрении динамики сети в широком диапазоне референтных тета-циклов, количество информационных единиц в дирекциональных ансамблях будет возрастать, а в топологических уменьшаться. В конечном итоге, при продолжительном процессе интегрирования, в топологических ансамблях останутся по четыре единицы в нечетных контурах (1, 3, 5 и т. д.) и по восемь единиц в четных (2, 4, 6 и т. д.). Все остальные становятся дирекционально специфическими.

### 3.4 Универсальные информационные единицы внутренних слоев сети

Перейдем теперь к рассмотрению активности внутренних слоев ЕСИ-сети, где наблюдается несколько иная картина формирования ансамблей пропорционального кодирования. Прежде всего, отметим восстановление симметрии взаимных тормозных связей в глубоких слоях сети, следствием чего становится очевидным пропорциональное позиционное кодирование входного паттерна сигналов. На рис. 8 представлены послойно все топологические ансамбли информационных единиц и их фазовые кривые, начиная с пятого слоя. Таким образом, фазовые представления входных паттернов сигналов поддерживаются условно разделенными на два типа топологическими ансамблями – поверхностными и внутренними. Функционально эти ансамбли имеют два основных различия: во-первых, поверхностные ансамбли имеют более высокое пространственное разрешение по сравнению с внутренними ансамблями, а во-вторых, их отличает характер пространственного кодирования: первые – дискретный (рис. 7), второй – непрерывный (рис. 8). Это связано с тем, что в данном случае и угловые элементы входят в топологические ансамбли внутренних слоев.





**Рис. 8.** Все информационные единицы внутренних наиболее глубоких слоев ЕСИ-сети, начиная с пятого слоя, входят в каждом слое, как в топологический ансамбль, так и дирекционный ансамбль пропорционального кодирования. Сверху вниз последовательно показаны выделенные ансамбли (5-го, 6-го, 7-го, 8-го и 9-ого) колец. Заметно отличие позиционного кодирования внутренних слоев от поверхностных. На верхних рисунках для каждого слоя показана соответствующая область тета-цикла, выделенная пунктиром. Внизу схема нейронной сети с выделенными крупными темными кружками информационными единицами, фазовые кривые которых представлены на верхних рисунках. Все значения параметров и переменных как на рис. 5.

Применяя тот же принцип периодического позиционного обхода в противоположных направлениях вдоль квадратных контуров, как и прежде, получим многочисленные ансамбли дирекционного кодирования. Таким образом, если в поверхностных слоях сети можно дифференцировать информационные единицы, относя их либо к топологическим, либо дирекционным ансамблям, то в глубоких слоях все единицы одновременно входят в ансамбли обоих типов, т.е. являются универсальными (конъюнктивными).

Подводя итог, отметим, что функция дирекционного кодирования ЕСИ-сети отличается высоким ресурсом реализующих её информационных единиц. Последнее, с одной стороны, означает высокую точность углового разрешения, а с другой – мультимасштабное представление пространственного азимутального окружения. В самом деле, из кругового распределения дирекционных единиц следует, что чем больше последних участвует в распределении, тем выше угловое разрешение. С другой стороны, наличие многочисленных ансамблей дирекционного кодирования (в примере, показанном на рис. 8, таких ансамблей по числу слоев с различным числом информационных единиц – пять), распределенных в разных слоях, означает многообразие масштабов дирекционного и позиционного кодирования в нейронной сети.

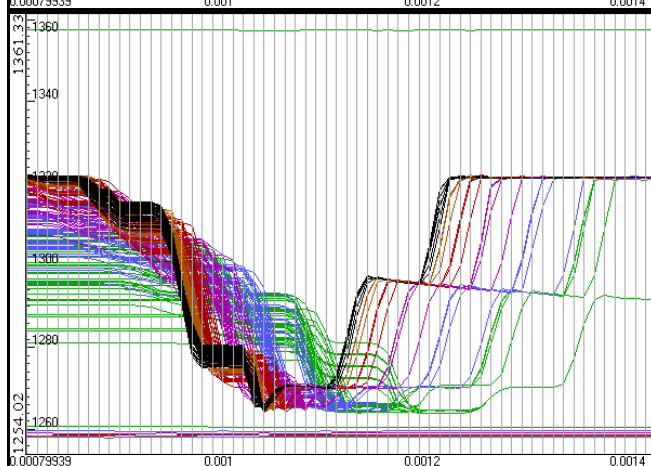
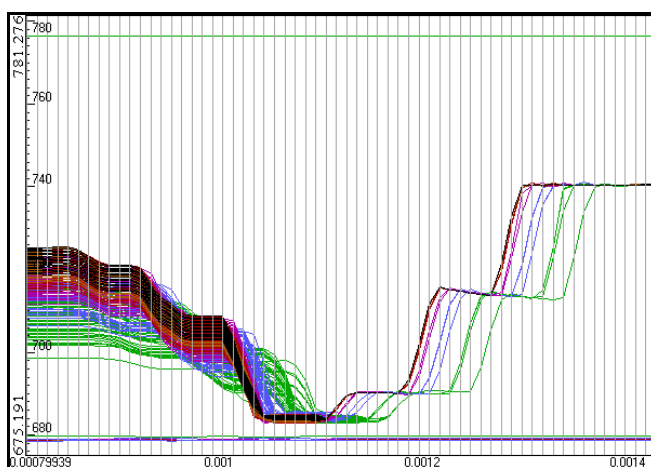
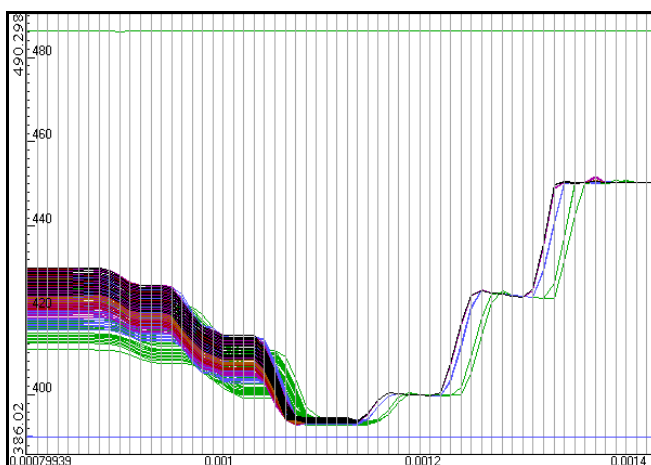
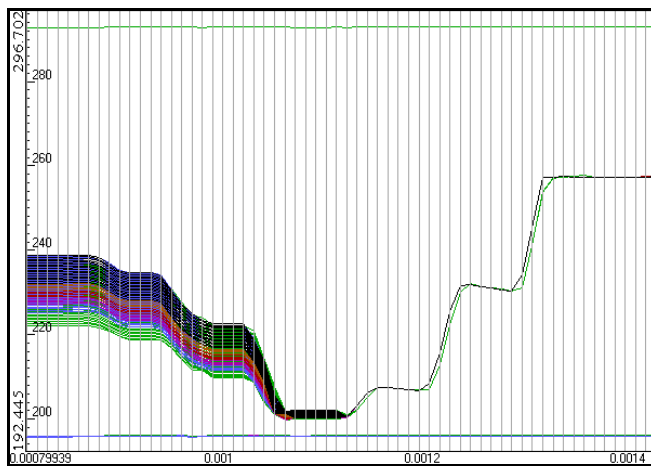
Подчеркнем, еще раз универсальность информационных единиц, означающую, что одни и те же единицы могут входить как в дирекциональные, так и топологические ансамбли пропорционального кодирования в зависимости от правила выборки участников кодирования. В частности, поверхностные информационные единицы дирекционального кодирования, наиболее удаленные от осей симметрии сети, входят и в ансамбли топологического кодирования. Важно подчеркнуть, что количественный состав участников обеих популяций зависит от *текущего времени интегрирования*, т. е. переходного процесса, как это будет показано в следующем параграфе. С этой точки зрения деление топологических и дирекциональных ансамблей на поверхностные и глубокие определяется текущим временем непрерывного нейродинамического процесса интегрирования и, соответственно, референтным тета-циклом его наблюдения.

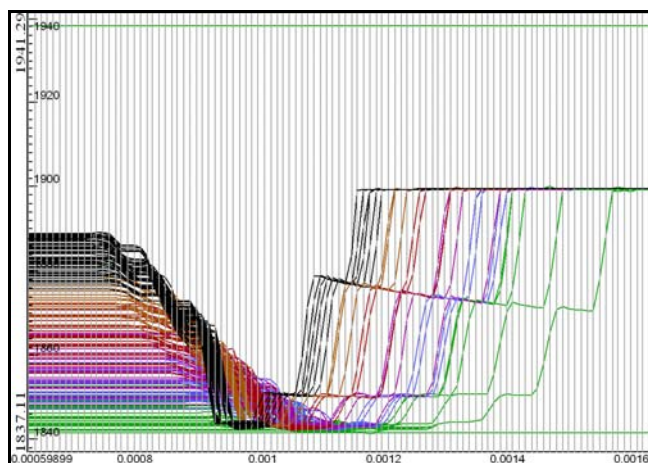
До сих пор мы рассматривали все специализированные ансамбли, приведенные к определенному референтному тета-циклу, в данном случае – восьмому (длительность отдельного тета-цикла в данных экспериментах составляла около 95 условных единиц времени). Отсюда следует, что использование подобного типа ансамблей пропорционального кодирования следующим уровнем пространственной обработки должно не только определяться *выбором информационных единиц*, т. е. их рекрутированием в ансамбли более высокого уровня того или иного функционального назначения, но и *временным окном* в переходном процессе, соответствующим определенному тета-циклу. В заключении отметим, что универсальные в нашей терминологии информационные единицы ЕСИ-сети одновременно участвующие и в дирекциональном, и в позиционном кодировании соответствуют «конъюнктивным» решетчатым клеткам, отвечающим и на направление головы и на пространственное положение крысы в свободном поведении [22].

#### 4. НЕЙРОДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ АНСАМБЛЕЙ ИЗ НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ СЕТИ

Здесь мы рассмотрим нейродинамический самоорганизующийся процесс формирования специализированных единиц кодирования основных пространственных переменных при продолжительном наблюдении процесса интегрирования в рассматриваемой модели гиперколонки. На начальных стадиях развития динамики сети, т. е. в начале процесса интегрирования, все информационные единицы являются универсальными (т. е. неспецифическими или «конъюнктивными»), кроме восьми угловых единиц внешнего слоя. Из этих угловых единиц формируется единственный дирекциональный ансамбль внешнего слоя. Все остальные единицы внутренних слоев являются конъюнктивными, участвующими в обоих типах ансамблей. В процессе длительного наблюдения можно увидеть последовательный переход информационных осцилляторов из категории универсальных в специализированные единицы дирекционального кодирования, в результате которого они приобретают специфичность. К чему приводит длительный временной интервал интегрирования траектории движения? Наблюдается своеобразный феномен «разбегания» или фазового отрыва ансамблей гиперколонки. Вначале это приводит к значительному возрастанию числа специализированных единиц дирекционального кодирования в отдельных слоях, о чем мы уже упоминали ранее, а в последующем к нарушению пропорциональности кодирования (рис. 9).



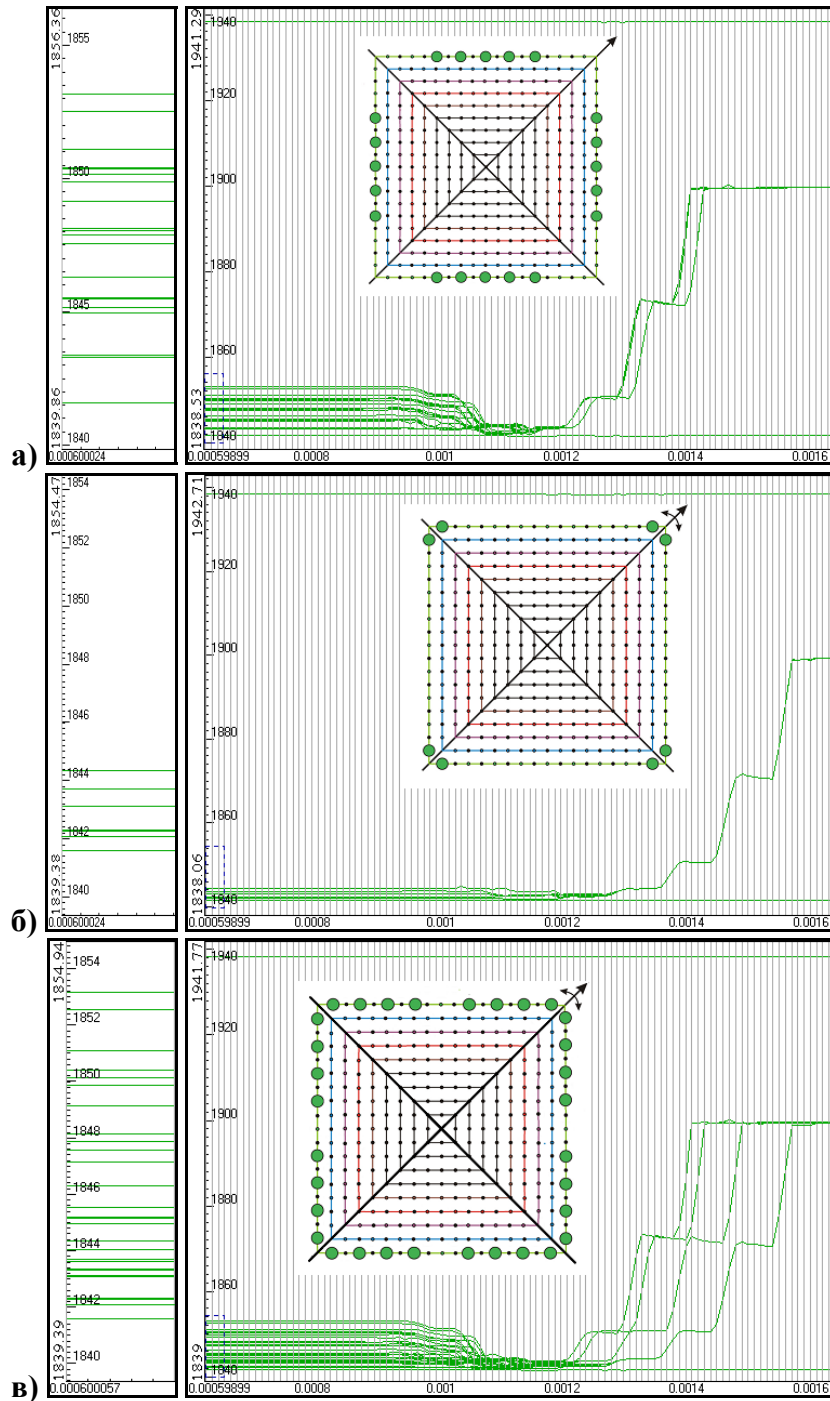




**Рис. 9.** Временное «разбегание» ансамблей информационных единиц ЕСИ-сети с сохранением упорядоченной последовательности их активации при продолжительном окне наблюдения (в 20-ом референтном тета-цикле, см. временной интервал вертикальной оси). Упорядоченная последовательность активации информационных единиц сохраняется в последовательных референтных тета-циклах, в том числе при большой продолжительности процесса интегрирования (слева на всех графиках). Вместе с тем, наблюдается характерная особенность такого разбегания фазовых кривых – локальная фазовая когерентность в трех последовательных моментах времени. Отметьте, что фазовые ступеньки в правых ветвях фазовых кривых всех слоев сети следуют на одном и том же уровне, т. е. пространственно смещены в одном и том же направлении. Заметно нарушение принципа пропорциональности кодирования в поздних тета-циклах.

Перечислим теперь основные результаты, полученные при моделировании в различных тета-циклах, в том числе достаточно удаленных от начала интегрирования. Таких результатов несколько. Во-первых, это известный нейродинамический феномен фазового запирания осцилляторной активности (*phase locking*) в трех последовательных фазах тета-цикла, четко выраженных регулярными фазовыми ступеньками в каждом из представленных на рис. 9 различных референтных тета-циклов. Присутствие среди фазовых кривых трёх ступенек *локальной фазовой когерентности* говорит об устойчивости этого нейродинамического феномена в широком диапазоне процессов интегрирования траектории.

Как известно, замечательный признак энторинальной карты состоит в ее исключительно регулярной организации решеток соседних клеток, имеющих общий шаг (расстояние между полями активности клеток) и общую ориентацию. Эти решетки пространственно смещены, но не повернуты [35]. Полученные в наших экспериментах результаты подтверждают вывод о трех направлениях пространственной симметрии, обнаруженных как на животных, так и на человеке [79]. Это означает, что наша энторинальная кора, в целом, должна быть более активной, когда мы движемся вдоль осей симметрии наших решеток (подробнее см. в разделе «Обсуждение»).



**Рис. 10.** Нарушение пропорциональности фазового кодирования а) топологическим и б) дирекциональным ансамблями поверхностного слоя сети в поздних тета-циклах. На нижнем рисунке 10в показаны четыре дирекциональных ансамбля с сильным нарушением пропорционального кодирования. Такие нарушения наблюдаются в динамике при длительных временных интервалах интегрирования (в поздних тета циклах). Слева показаны увеличенные масштабы временного окна фазовых кривых в тета-цикле, выделенные синим пунктиром на основных рисунках (слева внизу). Обратите внимание на численные значения вертикальной временной оси тета-цикла, свидетельствующие о поздних тета-циклах наблюдения.

Таким образом, в целом, по результатам проведенных экспериментов, можно классифицировать три типа информационных единиц сети. Во-первых, это топологические единицы, занимающие центральные симметричные позиции во всех четырех сторонах нейронного контура данного слоя и инвариантные к обходам в обоих направлениях. Эти единицы образуют единственный ансамбль в каждом слое сети. Численность этого ансамбля, в частности, нечетного первого слоя, зависит от

динамики, т. е. текущего времени процесса и при достаточно продолжительном временном интервале в нем может сохраниться единственный квартет единиц, занимающих центральные симметричные позиции в каждой стороне контура. В четном слое таких симметричных позиций будет две в каждой стороне контура и, соответственно, ансамбль будет состоять из двух квартетов. Остальные перейдут в категорию единиц дирекциональных ансамблей.

Во-вторых, это дирекциональные единицы, занимающие позиции в окрестности обеих осей симметрии нейронной сети. Эти единицы специфичны к направлению обхода «по» и «против часовой стрелки» или к направлению градиента. В начальных тета-циклах это может быть единственный ансамбль, содержащий ближайшие к осям симметрии единицы. С каждым прошедшим тета-циклом количество единиц, специфических к направлению обхода, возрастает и, соответственно, возрастет число дирекциональных ансамблей. Такие ансамбли всегда состоят из двух квартетов единиц кодирования. И, наконец, универсальные (конъюнктивные) информационные единицы, участвующие в обоих типах ансамблей, в особенности на начальных этапах процесса интегрирования. Занимают они при этом ядерные, наиболее глубокие слои нейронной сети. Еще раз подчеркнем, что рассмотренная выше классификация информационных единиц кодирования и их вхождение в тот или иной ансамбль пропорционального кодирования зависит от временного фактора, т. е. динамического процесса интегрирования. Более того, в конечном итоге, при больших временных интервалах интегрирования за счет накопления ошибок произойдет нарушение пропорционального кодирования и переход к хаотической динамике.

Описанные выше клеточные механизмы могут быть включены в функцию интегрирования траектории. Интегрирование траектории основывается на использовании животным источников собственного движения для поддержания точного представления текущего угла и дистанции от его стартовой позиции, даже во время выполнения сложных траекторий в окружении. Многие виды животных демонстрируют поведенческую способность запоминать дистанцию, а также азимутальный угол для возвращения к стартовой позиции [32–35].

## 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ МОДЕЛИРОВАНИЯ

### 5.1 Сравнительный анализ современных моделей генерации решетчатой активности

Что кодируют решетчатые клетки энторинальной коры и как объяснить этот удивительный феномен пространственной регулярной активности? Уже в первых экспериментальных исследованиях стало ясно, что пространственные представления энторинальных клеток сильно отличаются от гиппокампальных клеток места. Энторинальные ансамбли сохраняют свою внутреннюю структуру активности в *разных окружениях*, демонстрируя тем самым универсальную карту во всех пространственных окружениях [35]. В гиппокампе, напротив, различные наборы клеток рекрутируются в разных окружениях, вероятно, в связи с необходимостью запоминания многочисленных признаков объектов окружения, ассоциируемых с каждым исследованным животным пространством [47].

За последние годы предложено большое количество моделей, которые можно разделить принципиально на два класса: рекуррентные сетевые модели, основанные на непрерывной аттракторной динамике [38,39,41,52], и клеточные независимые *feed-forward* модели, основанные на интерферирующих во времени волнах [80–84]. Оба класса моделей основаны на точно установленных паттернах входов к сети, *модулированных скоростью*, и продуцируют позиционно-кодированные ответы. Таким образом, они построены на предпосылке, что решетчатая клеточная сеть является идиотетическим *интегратором траектории*, который конвертирует различные

сенсорные источники движения животного в позиционные оценки. Однако, во всех остальных деталях эти классы моделей существенно различаются.

Непрерывные аттракторные модели включают в себя в качестве важного признака клетки, которые получают прямой модулируемый скоростью вход направления головы [38,39,41,52,85]. Ответы этих клеток с одной стороны решеткоподобны, а с другой – дирекционально избирательны, подобно «конъюнктивным» клеткам, обнаруженным в III и более глубоких слоях дорзальной медиальной энторинальной коры [22]. Напротив, временные интерференционные модели не требуют существования таких интегративных клеток для продуцирования решетчатых ответов, используя идеализированные условия одночастотных когерентных синусоидальных волн [82–84]. Осцилляторные интерференционные модели, используют интерференционные паттерны, генерируемые многочисленными осцилляциями мембранного потенциала клеток для объяснения формирования решетки. Мгновенные частоты осцилляторов определяются скоростью побежки и направлением бега животного, так что при этом генерируется скорее пространственный паттерн активности, чем временной [20,86].

В целом можно отметить, что в непрерывных аттракторных моделях относительная пространственная фаза клеток устанавливается и стабилизируется *аттракторной динамикой*, которая приводит к формированию паттерна. Отсюда следует, что пространственные фазовые отношения между парами клеток должны быть стабильны в пределах длительных временных шкал, независимо от того, движется ли животное или нет, несмотря на неизбежную стохастичность во входах и в ответах одиночных нейронов. Напротив, во временных интерференционных моделях, в которых интерференция имеет место раздельно в каждой клетке внутри медиальной энторинальной коры, нет механизмов стабилизации относительных фазовых отношений между нейронами. Непрерывные аттракторные модели предсказывают рекуррентную связанность энторинальных клеток, а временные интерференционные модели прогнозируют, что эти клетки не должны быть связаны друг с другом.

Такие, порой прямо противоположные требования и ограничения высказываются сторонниками обоих классов моделей на продуцирование решетчатого паттерна активности энторинальных клеток. Между тем, сейчас в экспериментальных исследованиях ясно определены основные требования, которым должны удовлетворять модели решетчатых клеток (см., например, обзор [85]). Это следующие критерии: 1) генерация периодического пространственного сигнала и сохранность такой периодичности отдельных клеток при изменяющейся скорости и направления побежки животного; 2) вариабельность пространственной периодичности клеток, т. е. различие пространственного шага решеток в различных слоях медиальной энторинальной коры, и, наконец, 3) наличие нейродинамического феномена фазовой прецессии.

Именно из таких требований мы исходили при анализе результатов исследования модели ЕСІ-сети. Отметим также, что наша модель включает в себя элементы обоих классов моделей. Как показано в наших вычислительных экспериментах с ЕСІ-сетями, решетчатый паттерн возникает на уровне отдельных осцилляторных модулей в силу генерируемых ими тета-гамма-частотных нелинейных взаимодействий. Вместе с тем, решением проблем стабилизации решетчатых полей активности и предотвращению их зависимости от шума и других факторов, влияющих на стабильность сети, служит рекуррентная сеть с четным циклическим торможением.

Остановимся теперь на некоторых результатах, полученных при исследовании нашей модели. В соответствии с первым критерием, генерация периодического пространственного сигнала и сохранность такой периодичности у отдельных клеток показаны нами как при интегрировании сигналов в различных диапазонах скоростей (неспецифического входа) (рис. 3), так и в специфических условиях градиентных входов сети, представленных на рисунках 5–9. Выполнение требования второго критерия о дискретном возрастании пространственного шага решеток при

сравнительном анализе поверхностных и внутренних слоев сети, отражено на рисунках 7–8.

В недавно опубликованной работе Yoshida с коллегами [87] показали, что клетки энторинальной коры, которые важны для пространственной навигации, осциллируют с индивидуальными частотами. В их экспериментах эти частоты зависели от позиции клеток внутри энторинальной коры. В состоянии покоя осцилляции мембранного потенциала клеток были слабы и наблюдались в широком диапазоне частот. Однако, когда мембранный потенциал смещался к более позитивным значениям, его осцилляции зависели от позиции клетки внутри энторинальной коры. Клетки в дорзальной части этого региона мозга показали осцилляции с более высокими частотами, чем клетки в вентральных слоях коры. Количественные данные, свидетельствующие о градиенте тета-частот ЕСИ-сети, ранее уже получены нами в модельных экспериментах [6].

Наконец, о нейродинамическом феномене фазовой прецессии. Тета-фазовая прецессия в гиппокампальных клетках места является одной из хорошо изученных парадигм временного кодирования в мозге [88] и заключается в том, что активность клетки места прогрессивно смещается к ранним фазам тета-ритма, по мере того, как крыса пересекает пространственно ограниченное поле активности данной клетки. Нейронная схема, ответственная за фазовую прецессию гиппокампальных клеток места, до сих пор не установлена. Вместе с тем, теперь стало ясно, что фазовая прецессия возникает независимо от гиппокампа в пространственно модулированных решетчатых клетках уже во II и III слоях медиальной энторинальной коры [35,89], что на один синапс ранее гиппокампа. В нашей модели фазовая прецессия информационных единиц ЕСИ-сети показана в многочисленных экспериментах [4–7] и хорошо выражена спадающими ветвями фазовых кривых на рисунках 4–9.

## 5.2 Функциональные аспекты моделирования решетчатых клеток в ЕСИ-сети

Рассмотрим теперь ряд новых результатов, полученных в нашей модели, которые ранее не были описаны в модельных исследованиях. Важность этих результатов подчеркивается тем фактом, что они *прогнозируют возможность существования* соответствующих нейродинамических феноменов в живом организме. Одной из наиболее заметных особенностей фазовых представлений топологических и дирекциональных единиц кодирования являются фазовые сдвиги между ансамблями, наиболее сильно выраженные в правых ветвях фазовых кривых соответствующих ансамблей. Независимо от количества единиц в ансамбле различного функционального назначения между ансамблями *всегда наблюдаются три фазовых разрыва*. Объяснение имеет простой геометрический смысл и заключается в том, что каждый контур ЕСИ-сети имеет квадратную форму. Базовый механизм перехода в ансамбли дирекционального кодирования это *баланс возбуждения и торможения*, получаемый каждой информационной единицей сети. Вследствие этого, каждая пара угловых единиц сети, получая меньшее торможение, чем окружающие единицы, при постоянном шаге градиентного возбуждающего входа, должна разделяться большим фазовым разрывом с единицами, занимающими позиции в боковых кластерах. В динамике, при продолжительном процессе интегрирования происходит фазовой «разрыв» с образованием новых ансамблей (рис. 9). При этом, однако, в достаточно длительном временном интервале пропорционального кодирования, упомянутые выше три фазовых разрыва, разделяющие ступеньки фазовой когерентности сохраняются. Следовательно, ансамбли информационных единиц независимо от скорости и направления пространственного движения виртуального навигатора в среде могут иметь один и тот же пространственный период (шаг), одинаковую ориентацию, но различные пространственные фазы. Поскольку таких фаз три, и они сохраняются в

процессе движения, то это приводит к формированию пространственных гексагональных решеток с тремя осями симметрии, различающихся 60 Град.

Интересно сравнить полученный результат с опубликованной недавно работой Doeller с сотр. [79]. Если мозг человека также включает в себя решетчатые клетки, как у крысы, то наша энторинальная кора в целом должна быть более активной, когда мы движемся «вперед» либо «назад» вдоль трех главных осей симметрии наших решеток, и менее активной при пересечении этих осей в движении. Так рассуждали авторы статьи, когда использовали виртуальную реальность и fMRI для изучения интегральной нейронной активности во время «ходьбы» 42 испытуемых по генерированному компьютером ландшафту и наблюдали на мониторе области, где активность имела паттерн, как было сказано выше. Оказалось, что энторинальная кора действительно показывает этот решетчатый паттерн и соответствующие три оси симметрии у большинства испытуемых.

В экспериментах на животных, как отмечено выше, ориентация решеток жестко связана со зрительным стимулом, определяющим эгоцентрическое референтное направление. Ясно, что увеличение дирекционально чувствительных единиц приводит к возрастанию разрешающей способности в заданном поле зрения при имеющемся ресурсе информационных единиц кодирования. Наиболее высокий ресурс дирекционального и топологического кодирования в поверхностных слоях (как в рассмотренных примерах с 1-го по 4-ый слои сети) позволяет предписывать им функции кодирования и *динамического запоминания* пространственного окружения. Этот вывод усиливается подтвержденным нами в модельных экспериментах более высоким разрешением поверхностных слоев по сравнению с глубокими слоями сети.

Рассмотрим далее динамический процесс формирования специализированных ансамблей в нейросетевой модели. Вначале, с запуском процесса интегрирования, в первых тета-циклах формируется единственный дирекциональный ансамбль и только в первом поверхностном слое, из наиболее близко расположенных к осям симметрии информационных единиц. Все остальные информационные единицы являются неспецифическими, участвуя как в топологическом, так и в дирекциональном кодировании. Далее, в последующих тета-циклах происходит фазовое расширение, без нарушения принципа пропорционального кодирования до определенных пределов, хорошо заметное на семействах фазовых кривых (рис. 9). При этом наблюдается постепенная дифференциация с переходом информационных единиц в специализированные ансамбли дирекционального кодирования. В областях сети, прилегающих к осям симметрии, образуются многочисленные ансамбли дирекционального кодирования, т. е. наблюдается кластеризация информационных осцилляторов вокруг осей симметрии ЕСИ-сети. Такое возрастание численности дирекционных единиц кодирования, значительно увеличивает угловую разрешающую способность. В поздних тета-циклах (рис. 10), однако, процесс интегрирования неизбежно приводит к постепенному накоплению ошибок, нарушению принципа пропорционального кодирования. Фазовый сброс и обнуление процесса интегрирования с его началом в следующих тета-циклах позволяет выйти из этой ситуации. Обычно предполагается, что такие сбросы процесса интегрирования траектории навигатора должны происходить на видимых объектах, попадающих в его поле зрения. Запоминание местоположений дискретных объектов в непрерывном представлении пространственного окружения, может быть основано на непрерывном аттракторном механизме [56], и соответственно, фазовый сброс процесса интегрирования может быть произведен в этих состояниях сети. Такие эксперименты со сбросом интегрирования мы проводили в модельных экспериментах (неопубликованные данные).

Здесь уместно привести недавно опубликованные результаты экспериментов с виртуальной реальностью, проведенные на людях [90]. В экспериментальных условиях

Jacobs с сотр. наблюдали клетки места, которые указывали на присутствие пациентов в определенных виртуальных местах. Но главное, в энторинальной коре наблюдался уникальный феномен *клеток траектории*, частота активности которых менялась в зависимости от того, совершал виртуальную ходьбу пациент в направлении *по часовой или против часовой стрелки*, безотносительно его местоположения. Во время навигации, траекторные клетки кодировали дирекциональные атрибуты текущего контекста и, возможно, важный вход к недирекциональным гиппокампальным клеткам места. Было показано, что активность клеток траектории наиболее близко связана 1) с общим направлением по часовой или против часовой стрелки во время движения, чем с мгновенным направлением поворота и 2) траекторные клетки имели значительно более высокие частоты активности во время прямолинейных отрезков пути в их предпочтительном направлении, чем во время прямолинейных отрезков пути в альтернативном направлении. Траекторные клетки кодировали дирекциональную информацию, которая не прямо связана с поворотами. Дирекциональные ответы траекторных клеток были представлены немедленно при входе в окружение и, таким образом, маловероятно, чтобы они представляли память наземных ориентиров [90].

Согласно экспериментальным данным, полученным на свободно движущихся крысах [91], клетки направления головы антеро-дорзального ядра таламуса систематически смещали свое дирекциональное предпочтение активности, как функцию угловой скорости головы. Клетки таламуса всегда смещали свою дирекциональную пиковую активность налево во время поворотов головы по часовой стрелке и направо во время поворотов головы против часовой стрелки. Эти результаты предполагают, что таламические нейроны *«предчувствуют» будущее направление головы*. В то же время нейроны гиппокампальной структуры постсубикуллума, которые образуют с таламическими нейронами реципрокную схему связей [92], сохраняли одно и то же дирекциональное предпочтение активности, безотносительно угловой скорости головы, т. е. кодировали настоящее направление головы. По мнению авторов, реципрокно связанная система формирует таламокортикальную схему, вычисляющую дирекциональное положение крысы, интегрированием углового движения головы во времени [92].

Для того, чтобы пояснить этот динамический феномен рассмотрим его на модели в конкретном навигационном примере. Пусть в определенном месте пространственного окружения предполагаемого навигатора расположен источник света, к которому у навигатора есть интерес, вследствие чего он должен повернуть к свету голову. Рассмотрим вначале случай расположения источника света справа от навигатора под углом  $\varphi$ . В этом случае голова должна поворачиваться по часовой стрелке приближаясь к направлению  $\varphi$ . Квартет дирекционально чувствительных клеток должен быть последовательно активирован слева от  $\varphi$ , поскольку нахождение слева от  $\varphi$  и поворот против часовой стрелки предсказывают прибытие в  $\varphi$  в ближайшем будущем. Таким образом, последовательная активация дирекциональных единиц против часовой стрелки из-за градиентного нарастающего сигнала на их входах, позволяет реализовать функцию *«раннего оповещения»* о будущем направлении головы.

Далее. Пусть навигатор поворачивается против часовой стрелки, приближаясь к направлению  $\varphi$ . В этом случае дирекционально чувствительная клетка должна начать свою активность в то время, когда голова находится справа от  $\varphi$ . Наконец, если навигатор не поворачивает головы, то будущее и настоящее направления головы сохраняются. Следовательно, дирекционально чувствительная клетка должна вести себя идентично клетке, которая кодирует настоящее направление головы  $\varphi$ . В итоге, если клетка реагирует на будущее направление головы, то она должна смещать свое среднее направление активности налево во время поворотов головы по часовой стрелке и направо во время поворотов головы против часовой стрелки. Если клетка кодирует



настоящее направление головы, то она должна всегда показывать одно то же среднее направление активности.

Вернемся теперь к главному вопросу о том, каково назначение энторинальных решетчатых клеток, используя при этом рассмотренные выше литературные данные и полученные результаты. Представленные нами результаты моделирования свидетельствуют о принципиально новом механизме обработки пространственной информации и использования ее в пространственной навигации. Прежде всего, отметим «генетически обусловленный, зашитый» характер нейросетевой обработки пространственного окружения, реализованный в модели рекуррентной ЕСІ-сети. Здесь мы показали, что особая схемная организация этой сети в результате нейродинамического процесса интегрирования сигналов скорости *эволюционирует* от неспецифической популяции решетчатых информационных единиц к специализированным единицам, участвующим в дирекциональных и топологических ансамблях пространственного кодирования. Помимо самого факта существования «конъюнктивных», дирекциональных и позиционно чувствительных нейронов, модельные эксперименты предсказывают нейродинамический «жизненный цикл» ансамблей пропорционального кодирования от старта процесса интегрирования до их «распада» и перехода к хаотической динамике. Что дает организму такая дифференциация кодирующих единиц? Во-первых, это позволяет осуществлять в дальнейшем (вероятно, в гиппокампе) раздельную обработку места, независимо от направления. Таким примером является феномен гиппокампальных клеток места, активность которых независима от направления входа в поле клетки места.

Во-вторых, таксонные стратегии навигации широко распространены в мире животных. Дирекциональными пространственными ориентирами, которые используют организмы в навигационном поведении, и, в частности, в таксонной стратегии, могут быть не только дискретные объекты окружения, но и градиенты распределенных источников (запахи, звук, поляризованный свет, магнитные поля и т. д.). Следовательно, градуально изменяющиеся сигналы, поступающие в сеть в виде градиента, т. е. «характеристики, показывающей направление наискорейшего возрастания некоторой величины, значение которой меняется от одной точки пространства к другой» (определение градиента по Wikipedia), являются дирекциональными ориентирами, используемыми животными в навигации. Энторинальные клетки, как мы уже отмечали ранее, покрывают пространственное окружение гексагональными решетками, имеющими одну и ту же пространственную ориентацию, но смещены по фазе относительно друг друга. Отсюда следует возможность построения топографических карт в мозге животных, поскольку градиент скалярного поля есть векторное поле.

Таким образом, стратегия целенаправленного навигационного поведения может быть реализована на основе построения маршрутов с использованием векторного поля даже без участия механизмов обучения. Переходы между многочисленными, предварительно сконфигурированными состояниями сети в процессе развития организма, могут осуществляться сигналами о собственном движении от проприоцептивной и вестибулярной систем, т. е. «интегрированием траектории». Гиппокампальная популяция клеток места может быть, затем использована для обучения ассоциациям между состояниями (местами) и действиями (направлениями движения), позволяя выполнять навигацию в направлении целей, скрытых различного рода препятствиями. Кроме того, отметим, что эгоцентрическая последовательная маршрутизация реализуется векторными величинами, т. е. амплитудами и направлениями, что составляет основу базовой векторной стратегии навигации [93].

В заключении отметим, что в основе феномена «восприятия» пространства в нашей модели лежит не пассивное отражение пространственной организации внешних стимулов, а активное построение *собственного внутреннего пространственного*

представления. Специфическая организация ЕСИ-сети кодирует *относительный пространственный порядок* полей активности информационных единиц, а не зависимость информационных единиц или их группировок в сети от определенного местоположения или частного события. Важно, что этот относительный порядок в нейросетевом пространстве может быть зафиксирован, поскольку сеть обладает локальной фазовой когерентностью и референтной некодирующей системой осцилляторов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Цукерман В.Д., Кулаков С.В. Биологические алгоритмы кодирования сенсорных событий. *Нейрокомпьютеры: разработка, применение*. 2004. № 11. С. 15–25.
3. Цукерман В.Д. *Нелинейная динамика сенсорного восприятия, или Что и как кодирует мозг*. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского госуниверситета, 2005. 195 с.
4. 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\(1\\_97\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Tsukerman2006(1_97).pdf) (дата обращения 29.01.2012).
5. 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\(1\\_108\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Tsukerman2006(1_108).pdf) (дата обращения 29.01.2012).
6. 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.
7. 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.
8. Lengyel M., Kwag J., Paulsen O., Dayan P. Matching storage and recall: hippocampal spike timing dependent plasticity and phase response curves. *Nat. Neuroscience*. 2005. V. 8. P. 1677–1683.
9. Lisman J. The theta/gamma discrete phase code occurring during the hippocampal phase precession may be a more general brain coding scheme. *Hippocampus*. 2005. V. 15. P. 913–922.
10. Jacobs J., Kahana M.J., Ekstrom A.D., Fried I. Brain oscillations control timing of single-neuron activity in humans. *J. Neuroscience*. 2007. V. 27. P. 3839–3844.
11. Lisman J., Buzsáki G. A neural coding scheme formed by the combined function of gamma and theta oscillations. *Schizophr Bull*. 2008. V. 34. P. 974–980.
12. Panzeri S., Brunel N., Logothetis N.K., Kayser C. Sensory neural codes using multiplexed temporal scales. *Trends Neurosci*. 2010. V. 33. P. 111–120.
13. Wulff P., Ponomarenko A.A., Bartosa M., Korotkova T.M., Fuchs E.C., Bahner F., Both M., Tort A.B.L., Kopell N.J., Wisden W., Monyer H. Hippocampal theta rhythm and its coupling with gamma oscillations require fast inhibition onto parvalbumin-positive interneurons. *PNAS USA*. 2009. V. 106. P. 3561–3566.
14. McLelland D., Paulsen O. Neuronal oscillations and the rate-to-phase transform: mechanism, model and mutual information. *J. Physiol*. 2009. V. 587. № 4. P. 769–785.

15. Harvey C.D., Collman F., Dombeck D.A., Tank D.W. Intracellular dynamics of hippocampal place cells during virtual navigation. *Nature*. 2009. V. 461. P. 941–946.
16. Nadasdy Z. Binding by asynchrony: the neuronal phase code. *Frontiers in Neuroscience*. 2010. V. 4. P. 1–11.
17. Schyns P.G., Thut G., Gross J. Cracking the code of oscillatory activity. *PLoS Biology*. 2011. V. 9. P. 1–8.
18. Виноградова О.С. *Гиппокамп и память*. М.: Наука, 1975. 239 с.
19. O'Keefe J., Burgess N. Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature*. 1996. V. 381. P. 425–428.
20. 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.
21. 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.
22. 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.
23. Knierim J.J., Kudrimoti H.S., McNaughton B.L. Interactions between idiothetic cues and external landmarks in the control of place cells and head direction cells. *J. Neurophysiol*. 1998. V. 80. P. 425–446.
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. Wiener S.I., Berthoz A., Zugaro M.B. Multisensory processing in the elaboration of place and head direction responses by limbic system neurons. *Brain Res. Cogn. Brain Res*. 2002. V. 14. P. 75–90.
26. 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.
27. Cressant A., Muller R.U., Poucet B. Failure of centrally placed objects to control the firing fields of hippocampal place cells. *J. Neurosci*. 1997. V. 17. P. 2531–2542.
28. 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. RC154.
29. Zugaro M.B., Arleo A., Dejean C., Burguieve E., Khamassi M., Wiener S.I. Rat anterodorsal thalamic head direction neurons depend upon dynamic visual signals to select anchoring landmark cues. *Eur. J. Neurosci*. 2004. V. 20. P. 530–536.
30. Jeffery K.J. Learning of landmark stability and instability by hippocampal place cells. *Neuropharmacol*. 1998. V. 37. P. 677–687.
31. Knierim J.J., Kudrimoti H.S., McNaughton B.L. Place cells, head direction cells, and the learning of landmark stability. *J. Neurosci*. 1995. V. 15. P. 1648–1659.
32. Markus E.J., Barnes C.A., McNaughton B.L., Gladden V.L., Skaggs W.E. Spatial information content and reliability of hippocampal CA1 neurons: Effects of visual input. *Hippocampus*. 1994. V. 4. P. 410–421.
33. Quirk G.J., Muller R.U., Kubie J.L. The firing of hippocampal place cells in the dark depends on the rat's recent experience. *J. Neurosci*. 1990. V. 10. P. 2008–2017.
34. Wiener S.I., Arleo A. Persistent activity in limbic system neurons: Neurophysiological and modeling perspectives. *J. Physiol. (Paris)*. 2003. V. 97. P. 547–555.
35. 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.
36. Barry C., Hayman R., Burgess N., Jeffery K.J. Experience-dependent rescaling of entorhinal grids. *Nat. Neurosci*. 2007. V. 10. P. 682–684.

37. Taube J.S. Head direction cells and the neurophysiological basis for a sense of direction. *Progr. Neurobiol.* 1998. V. 55. P. 225–256.
38. 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.
39. 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.
40. Moser E.I., Kropff E., Moser M.-B. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annu. Rev. Neurosci.* 2008. V. 31. P. 69–89.
41. Burak Y., Fiete I.R. Accurate path integration in continuous attractor network models of grid cells. *PLoS Comput Biol.* 2009. V. 5. № 2. e1000291.
42. Rolls E.T. Spatial view cells and the representation of place in the primate hippocampus. *Hippocampus.* 1999. V. 9. P. 467–480.
43. Victor J.D., Mechler F., Ohiorhenuan I., Schmid A.M., Purpura K.P. Laminar and orientation-dependent characteristics of spatial nonlinearities: implications for the computational architecture of visual cortex. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 102. P. 3414–3432.
44. Rolls E.T., Stringer S.M. Spatial view cells in the hippocampus, and their idiothetic update based on place and head direction. *Neural Networks.* 2005. V. 8. P. 1229–1241.
45. Rolls E.T., Xiang J.-Z. Reward-spatial view representations and learning in the hippocampus. *J. Neurosci.* 2005. V. 25. P. 6167–6174.
46. Rolls E.T., Xiang J.-Z. Spatial view cells in the primate hippocampus, and memory recall. *Rev. Neurosci.* 2006. V. 17. P. 175–200.
47. Kubie J.L., Muller R.U. Multiple representations in the hippocampus. *Hippocampus.* 1991. V. 1. № 3. P. 240–242.
48. Wilson M.A., McNaughton B.L. Dynamics of the hippocampal ensemble code for space. *Science.* 1993. V. 261. P. 1055–1058.
49. de Araujo I.E.T., Rolls E.T., Stringer S.M. A view model which accounts for the spatial fields of hippocampal primate spatial view cells and rat place cells. *Hippocampus.* 2001. V. 11. P. 699–706.
50. Rolls E.T., Xiang J., Franco L. Object, space, and object-space representations in the primate hippocampus. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 94. P. 833–844.
51. 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.
52. 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.
53. Battaglia F.P., Treves A. Attractor neural networks storing multiple space representations: a model for hippocampal place fields. *Physical Review E.* 1998. V. 58. P. 7738–7753.
54. Stringer S.M., Trappenberg T.P., Rolls E.T., Araujo I.E.T. Self-organizing continuous attractor networks and path integration: one-dimensional models of head direction cells. *Network: Comp. Neur. Syst.* 2002. V. 13. P. 217–242.
55. Rolls E.T., Stringer S.M., Trappenberg T.P. A unified model of spatial and episodic memory. *Proceed. Royal Soc. London B.* 2002. V. 269. P. 1087–1093.
56. Rolls E.T. A computational theory of episodic memory formation in the hippocampus. *Behav. Brain Res.* 2010. V. 215. P. 180–196.
57. Arleo A., Rondi-Reig L. Multimodal sensory integration and concurrent navigation strategies for spatial cognition in real and artificial organisms. *J. Integrat. Neurosci.* 2007. V. 6. P. 327–366.
58. Cobb S.R., Buhl E.H., Halasy K., Paulsen O., Somogyi P. Synchronization of neuronal activity in hippocampus by individual GABAergic interneurons. *Nature.* 1995. V. 378. P. 75–78.

59. Pouille F., Scanziani M. Enforcement of temporal fidelity in pyramidal cells by somatic feed-forward inhibition. *Science*. 2001. V. 293. P. 1159–1163.
60. Farrant M., Nusser Z. Variations on an inhibitory theme: phasic and tonic activation of GABA(A) receptors. *Nature Rev. Neurosci.* 2005. V. 6. № 3. P. 215–229.
61. McMahon L.L., Kauer J.A. Hippocampal Interneurons express a novel form of synaptic plasticity. *Neuron*. 1997. V. 18. P. 295–305.
62. Miles R., Toth K., Gulyas A.I., Hajos N., Freund T.F. Differences between somatic and dendritic inhibition in the hippocampus. *Neuron*. 1996. V. 16. P. 815–823.
63. Wang X-J., Buzsaki G. Gamma oscillation by synaptic inhibition in a hippocampal interneuronal network model. *J. Neurosci.* 1996. V. 16. P. 6402–6413.
64. Bartos M., Vida I., Frotscher M., Meyer A., Monyer H., Geiger J.R.P., Jonas P. Fast synaptic inhibition promotes synchronized gamma oscillations in hippocampal interneuron networks. *PNAS USA*. 2002. V. 99. P. 13222–13227.
65. Klausberger T., Magill P.J., Marton L.F., Roberts J.D.B., Cobden P.M., Buzsaki G., Somogyi P. Brain-state- and cell-type-specific firing of hippocampal interneurons *in vivo*. *Nature*. 2003. V. 421. P. 844–848.
66. Whittington M.A., Traub R.D. Interneuron diversity series: Inhibitory interneurons and network oscillations in vitro. *Trends Neurosci.* 2003. V. 26. P. 676–682.
67. Csicsvari J., Hirase H., Czurko A., Buzsaki G. Reliability and state dependence of pyramidal cell–interneuron synapses in the hippocampus: an ensemble approach in the behaving rat. *Neuron*. 1998. V. 21. P. 179–189.
68. Somogyi P., Tamas G., Lujan R., Buhl E.H. Salient features of synaptic organisation in the cerebral cortex. *Brain Research Reviews*. 1998. V. 26. P. 113–135.
69. Tamas G., Somogyi P., Buhl E.H. Differentially interconnected networks of GABAergic interneurons in the visual cortex of the cat. *J. Neurosci.* 1998. V. 18. P. 4255–4270.
70. Hestrin S., Galarreta M. Electrical synapses define networks of neocortical GABAergic neurons. *Trends Neurosci.* 2005. V. 28. P. 304–309.
71. Lund J.S., Griffiths S., Rumberger A., Levitt J.B. Inhibitory synapse cover on the somata of excitatory neurons in macaque monkey visual cortex. *Cer. Cortex*. 2001. V. 11. P. 783–795.
72. Maccaferri G., Lacaille J.-C. Interneuron diversity series: hippocampal interneuron classifications – making things as simple as possible, not simpler. *Trends Neurosci.* 2003. V. 26. P. 564–571.
73. Jonas P., Bischofberger J., Fricker D., Miles R. Interneuron diversity series: fast in, fast out – temporal and spatial signal processing in hippocampal interneurons. *Trends Neurosci.* 2004. V. 27. P. 30–40.
74. Bragin A., Jando G., Nadasdy Z., Hetke J., Wise K., Buzsaki G. Gamma (40–100 Hz) oscillation in the hippocampus of the behaving rat. *J. Neurosci.* 1995. V. 15. P. 47–60.
75. Senior T.J., Huxter J.R., Allen K., O’Neill J., Csicsvari J. Gamma oscillatory firing reveals distinct populations of pyramidal cells in the CA1 region of the hippocampus. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 2274–2286.
76. Egorov A.V., Hamam B.N., Fransén E., Hasselmo M.E., Alonso A.A. Graded persistent activity in entorhinal cortex neurons. *Nature*. 2002. V. 420. P. 173–178.
77. Fransén E., Tahvildari B., Egorov A.V., Hasselmo M.E., Alonso A.A. Mechanism of graded persistent cellular activity of entorhinal cortex layer v neurons. *Neuron*. 2006. V. 49. P. 735–746.
78. 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.
79. Doeller C., Barry C., Burgess N. Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature*. 2010. V. 463. P. 657–661.

80. Hasselmo M.E., Brandon M.P. Linking cellular mechanisms to behavior: entorhinal persistent spiking and membrane potential oscillations may underlie path integration, grid cell firing, and episodic memory. *Hindawi Publishing Corporation, Neural Plasticity*. 2008. V. 2008. Article ID 658323.
81. Blair H.T., Gupta K., Zhang K. Conversion of a phase- to a rate-coded position signal by a three-stage model of theta cells, grid cells, and place cells. *Hippocampus*. 2008. V. 18. P. 1239–1255.
82. Burgess N., Barry C., O'Keefe J. An oscillatory interference model of grid cell firing. *Hippocampus*. 2007. V. 17. P. 801–812.
83. Burgess N. Grid cells and theta as oscillatory interference: theory and predictions. *Hippocampus*. 2008. V. 18. P. 1157–1174.
84. 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.
85. Giocomo L.M., Moser M.-B., Moser E.I. Computational models of grid cells. *Neuron*. 2011. V. 71. P. 589–603.
86. Zilli E.A., Hasselmo M.E. Coupled noisy spiking neurons as velocity-controlled oscillators in a model of grid cell spatial firing. *J. Neurosci*. 2010. V. 30. P. 13850–13860.
87. Yoshida M., Giocomo L.M., Boardman I., Hasselmo M.E. Frequency of subthreshold oscillations at different membrane potential voltages in neurons at different anatomical positions on the dorso-ventral axis in the rat medial entorhinal cortex. *J. Neurosci*. 2011. V.31. P. 12683–12694.
88. 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.
89. Hafting T., Fyhn M., Bonnevie T., Moser M.-B., Moser E.-I. Hippocampus-independent phase precession in entorhinal grid cells. *Nature*. 2008. V. 453. P. 1248–1252.
90. Jacobs J., Kahana M.J., Ekstrom A.D., Mollison M.V., Fried I. A sense of direction in human entorhinal cortex. *PNAS USA*. 2010. V. 107. P. 6487–6492.
91. 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.
92. van Groen T., Wyss M.J. The postsubicular cortex in rat: characterization of the fourth region of the subicular cortex and its connections. *Brain Res*. 1990. V. 529. P. 165–177.
93. Jacobs L.F. From movement to transitivity: The role of hippocampal parallel maps in configural learning. *Reviews in Neurosci*. 2006. V. 17. P. 99–109.

Материал поступил в редакцию 12.10.2011, опубликован 09.04.2012.