

## КОГНИТИВНАЯ НЕЙРОДИНАМИКА ДВУХ СТРАТЕГИЙ НАВИГАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

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

В статье рассматриваются концептуальная модель и результаты вычислительных модельных исследований интегрирования траектории пространственного движения в свободно-масштабируемых сетях нелинейных осцилляторов с четным циклическим торможением. Для оценки фазовых смещений под действием внешних входов такие сети содержат две подсистемы – референтную и информационную. Популяция референтных (некодирующих) осцилляторных единиц, несмотря на то, что не принимает прямого участия в фазовом кодировании паттернов входных сигналов, играет важную роль в формировании и стабилизации многочисленных временных масштабов, в которых происходит это кодирование. Важнейшей характеристикой ансамблевого кодирования окружающего пространства является полифункциональность, то есть одни и те же ансамбли могут кодировать (когерентно представлять) различные события пространственного окружения. Получены экспериментальные доказательства возможности использования в навигационном поведении высокоточного частотно-фазового механизма в рамках ансамблевой гипотезы кодирования окружения.

*Ключевые слова:* Мозг, гиппокамп, навигация, математическое моделирование, нейронные сети, направление, скорость, тета-ритмы, гамма-осцилляции, фаза, интегрирование траектории.

### Введение

Когнитивная нейронаука навигации, как и другие нейронаучные направления исследований мозга, обращается к параллельной обработке информации, производимой многочисленными нейронными субстратами в условиях реального пространственного поведения. Различные сенсорные входы обеспечивают навигатора многочисленным описанием текущего пространственного контекста. При этом ядром пространственного познания является интеграция мультимодальных сигналов в когерентное представление.

Сенсорные модальности, передающие пространственную информацию, можно разделить на две основные категории: *идиотетические* и *аллотетические* источники сигналов. *Идиотетические* сигналы связаны с собственным движением и включают в себя вестибулярную (инерциальную), кинестетическую информацию (от мышечных и суставных рецепторов), эфферентные копии моторных команд и сенсорные потоки информации, в частности, оптические полевые потоки сигналов, связанные с собственным движением. *Аллотетические* сигналы обеспечивают навигатора информацией о внешнем окружении и включают зрительные, звуковые, обонятельные и соматосенсорные (тактильные) источники. Другими словами, если идиотетические стимулы обеспечивают навигатора информацией, генерируемой собственным движением, то есть динамической пространственной информацией, то аллотетические сигналы описывают статические пространственные отношения (связи) между наземными ориентирами. В процессе исследования незнакомого окружения мозг навигатора обучается, выделяя когерентную информацию из такого избыточного и многомерно-го входного пространства сигналов.

Данная сенсорная модальность отмечается как аллотетическая или идиотетическая для описания типа информации, которую она передает. С другой стороны, если необходимо охарактеризовать способ, которым эта информация представлена навигатором, то надо ввести референтную координатную систему. Эта система определяет схему, в которой пространственная информация, то есть позиция объекта, может быть представлена относительно начальной точки. В зависимости от закрепления начала координатной системы одна и та же информация может быть закодирована как *эгоцентрически*, так и *аллоцентрически*. Если референтная система связана с телом навигатора или частью его тела, например, головой, то представление будет по определению эгоцентрическим. Если начало координат является фиксированной точкой окружения (например, угол комнаты), то представление будет аллоцентрическим. Ясно, что одна и та же аллотетическая пространственная информация (позиция объекта в окружении) может быть представлена как эгоцентрически, то есть относительно тела навигатора, так и аллоцентрически. Аналогично, идиотетические сигналы, например, вестибулярные, могут использоваться для описания информации о собственном движении либо эгоцентрически, либо относительно аллоцентрической референтной системы.

В статье рассматриваются концептуальная модель и некоторые результаты вычислительного моделирования нелинейной динамики осцилляторных нейронных сетей с четным циклическим торможением (even cyclic inhibitory networks, ECI-сети), показывающие, как могут быть организованы нейродинамические процессы навигационного поведения в гиппокампальной формации мозга. ECI-сеть рассматривается как часть интегратора траектории, включенного в локальную навигационную систему гиппокампальной формации, и позволяет объяснить свойства активности её специализированных клеток, а также механизм, с помощью которого такие клетки удовлетворяют вычислительным требованиям интегрирования траектории. Возможно ли кодирование независимых пространственных переменных (местоположение навигатора, местоположения ориентиров окружения, направление движения) в одной и той же нейронной сети? Наши вычислительные модельные эксперименты, связанные с исследованием навигационной нейродинамики, дают положительный ответ на этот вопрос. Проведенные исследования открывают путь к разработке бионавигационных технологий.

## 1. Нейробиологические основы когнитивных стратегий навигации

При решении сложных навигационных задач организмы используют две основные когнитивные стратегии: аллоцентрическую, основанную на карте, и последовательную эгоцентрическую, иногда ее называют векторной, основанную на маршруте. Эгоцентрическая стратегия реализуется с использованием идиотетических источников, таких как направление головы, глаз или движений тела и вестибулярных сигналов и, тем самым, не зависит от внешних референтов. Напротив, аллоцентрические стратегии используют аллотетические сигналы, которые фиксированы с самим окружением или отдельными внешними объектами. Это требует, чтобы навигатор кодировал отношения между окружающими ориентирами, движением и местоположением цели. В противоположность эгоцентрическим схемам местоположение объектов внутри аллоцентрических схем не меняется, когда субъект движется в данном окружении.

Эксперименты на здоровых людях поддержали идею латерализованного гиппокампального участия в пространственной навигации. Показано, что правый гиппокамп вовлекается в аллоцентрическую, основанную на карте навигацию, в то время как левый гиппокамп – в векторную, последовательную организацию выборов направлений. Оба представления параллельно активны в процессе фазы обучения [1].

Активность в левом или правом гиппокампе соответствует использованию того или иного представления, она предсказывает последующий выбор маршрута навигатором и может относиться к двум разным характеристикам активности гиппокампальных «клеток места». Активность этих клеток обеспечивает аллоцентрическое представление текущего местоположения животного в его окружении, но оно также подвергается влиянию прошлых и будущих местоположений вдоль текущей траектории животного, как это было установлено в фазе активности относительно тета-ритма [2], в модуляциях их частоты активности [3] и в последовательных паттернах активности [4], которые, вероятно, содержат в себе последовательность эгоцентрических представлений.

Гиппокамп человека разделяет два разных представления памяти уже за несколько секунд до того, как они будут выражены в поведенческих решениях, и поддерживает навигацию посредством последовательных представлений в левом гиппокампе и аллоцентрических пространственных представлений в правом гиппокампе [5]. Эти два взаимно дополняющих друг друга латерализованных представления позволяют объяснить многочисленные гиппокампальные вклады в различные аспекты пространственной и эпизодической памяти.

Важным аспектом кодирования места в гиппокампе, обнаруженным в экспериментах на животных, является топологический принцип. Так, если изменения пространственного окружения экспериментального животного достаточно гладки, положения полей активности гиппокампальных нейронов следуют непрерывно за изменением геометрии среды, то есть их отклонение непрерывно в физическом пространстве, не изменяя оригинальную относительную структуру активности клеток места. Еще более важно, что эта связь не является локальной – реакции этих полей места к изменениям геометрии окружающего пространства могут быть высоко коррелированы в пределах всего окружения. В целом, полная структура реакции полей места

состоит в том, что они будто расположены на воображаемом эластичном (резиновом) листе, который может растягиваться или сжиматься с изменениями различных частей окружения [6].

Интересно, что у новорожденных крыс, впервые совершающих обследование окружения, уже есть нормально функционирующие «клетки места» и «клетки направления головы», чуть позже в онтогенезе появляются и «решетчатые клетки» [7, 8]. Последнее означает, что восприятие пространства у млекопитающих в значительной мере врожденное. Это вполне оправдывает рассмотрение моделей нейросетевой организации с «генетически предопределенной» матрицей связей нейронов, реализующих задачи пространственной навигации, как это сделано в нашей модели ЕСИ-сетей.

## **2. Базовая модель интегрирования траектории на основе свободно масштабируемых ЕСИ-сетей**

Специфическая организация ЕСИ-сети кодирует *относительный пространственный порядок* полей активности информационных единиц, а не зависимость той или иной информационной единицы от определенного местоположения или частного события. Важно, что относительный порядок в нейросетевом пространстве может быть зафиксирован, поскольку сеть обладает локальной фазовой когерентностью и референтной некодирующей системой осцилляторов. Таким образом, в основе феномена «восприятия» пространства в данной нейросетевой модели лежит не пассивное отражение пространственной организации внешних стимулов, а активное построение собственного внутреннего пространственного представления. И здесь важную роль играет решетчатая активность информационных единиц сети, которые коллективно «набрасывают» своеобразную координатную сетку (подобно энторинальным решетчатым полям активности) на исследуемое пространственное окружение. Непрерывная аттракторная нейросетевая модель может поддерживать активность своих нейронов для представления любого местоположения вдоль любого физического измерения, например, зрительного пространственного обзора или заданного пространственного окружения. ЕСИ-сеть может сохранять пакет нейронной активности постоянным, где бы она ни стартовала для представления текущего состояния (направления головы, позиции и т.д.).

Архитектура нейронной сети (рис. 1) представляет собой активную среду слабосвязанных нелинейных осцилляторов, генерирующих при определенных параметрах и постоянном притоке энергии извне, диапазон низкочастотных тета-ритмов и высокочастотные гамма-пачки мембранного потенциала нейронов. Это соответствует физиологическим данным о том, что гамма-осцилляции часто встраиваются внутрь более медленных осцилляций (4–12 Гц) диапазона тета-частот [9,10]. С точки зрения нейрофизиологии, такая микросхемная организация с обилием рекуррентных связей вполне оправдана; однако в данной статье на этом вопросе останавливаться не будем.

Рассмотрим вкратце математическую модель нейронных сетей с четным циклическим торможением. Более подробное описание можно найти в работах [11–14].

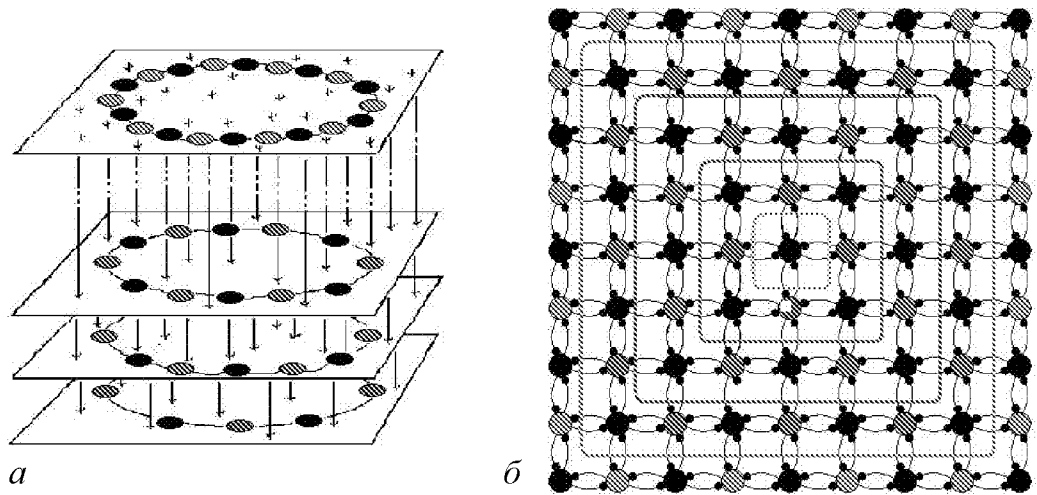


Рис. 1. *a* – Многослойная сеть с четным числом тормозных связей в любом слое (контуре) – ЕСИ-сеть; *б* – ее плоский эквивалент. Черными кружками обозначены осцилляторные модули, образующие референтные системы в каждом контуре; светлыми – информационные, на которые поступают внешние возбуждающие входы. В каждом слое, начиная с поверхностного, количество нейронов прогрессивно уменьшается. Частота генерации тета-ритма также прогрессивно убывает от поверхностного к более глубоким слоям сети. Такие рекуррентные сети, обладая глобальным торможением и локальным возбуждением, могут осуществлять интегрирование траектории движения

Математическая модель свободно масштабируемой ЕСИ-сети представлена следующим образом:

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

где  $x_i$  – мембранные потенциалы нейронов;  $z_i$  – глубина или степень адаптации этих нейронов к постоянному уровню входного воздействия;  $\tau_i$  – постоянные времени входа нейрона;  $T_i, b_i$  – параметры, определяющие постоянные времени и уровень адаптации нейронов;  $p_i$  – пороги нейронов;  $a_{ij}$  – веса тормозных связей;  $S_{0i}$  и  $S_i$  – постоянный и переменный входы нейронов;  $y_i$  – выходная активность нейронов;  $k$  – коэффициент усиления.

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

$$\begin{aligned} \tau_1 \frac{dx_1}{dt} &= -x_1 - b_1 z_1 - a_{21} y_2 + S_{01}, \\ T_1 \frac{dz_1}{dt} &= -z_1 + y_1, \quad y_1 = k(x_1 - p_1), \\ \tau_2 \frac{dx_2}{dt} &= -x_2 - b_2 z_2 - a_{12} y_1 + S_{02}, \\ T_2 \frac{dz_2}{dt} &= -z_2 + y_2, \quad y_2 = k(x_2 - p_2). \end{aligned} \quad (2)$$

Специфическое место (позиция) информационных единиц в контурах ЕСІ-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 контуру сети имеют одинаковый период генерации тета-ритма. 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. Неспецифический (общий) вход информационных единиц сети определяет линейную скорость пространственного движения объекта, а частные входы отдельных единиц – их угловые скорости. Каждый слой сети имеет уникальную область фазовых представлений высокочастотных гамма-пачек в тета-цикле, то есть смещен относительно соседних слоев в связи с тем, что существует градиент тета-частот: внешнее кольцо имеет наиболее высокую частоту, внутреннее – наименьшую частоту. Формирование многообразия установившихся ответов, благодаря рекуррентным взаимодействиям, и сдвигающий механизм, ведомый скоростными входами для переходов между установившимися состояниями, образуют основу механизма интегрирования траектории в сети. Важно подчеркнуть, что способ кодирования траекторий пространственного движения является групповым (ансамблевым).

Основываясь на анализе интегральных фазовых характеристик (рис. 2), можно заключить, что наиболее заметной особенностью нейродинамики информационных единиц сети является локальная фазовая когерентность (ступеньки фазовых кривых). Учитывая, что фаза активности нейронов гиппокампальной формации лучше коррелирует с пространственным местоположением животного, чем их частота [15], логично принять следующее допущение: ступеньки фазовых кривых соответствуют *периодическим пространственным полям* активности решетчатых клеток. Это тем более представляется разумным, так как несмотря на непрерывный характер движения виртуального навигатора его внутренние нейросетевые представления окруже-

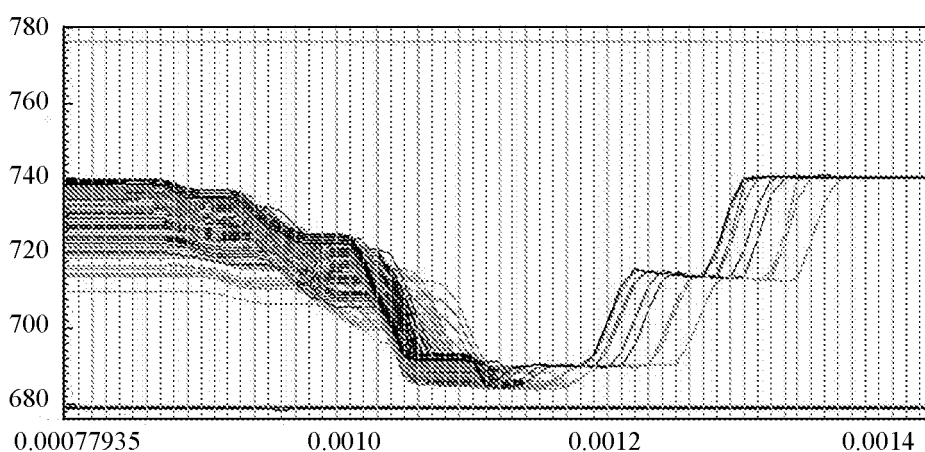


Рис. 2. Интегральное представление паттерна входного распределенного градиентного сигнала в 9-слойной ЕСІ-сети в виде семейства нелинейных статических фазовых кривых. По оси ординат: фазы нейронов, приведенные к тета-циклу; по оси абсцисс: мембранный потенциал клеток, интегрирующий сигналы скорости пространственного движения. Расстояние между вертикальными полосами соответствует шагу приращения мембранного потенциала информационных единиц в каждом тета-цикле. Все величины безразмерные

ния основываются на дискретной последовательности малого числа (шести) путевых «точек», представляющих собой отображения в сети сжатых областей физического пространства.

Вместе с тем, простое наблюдение последовательностей активации когерентных групп нейронов сети не позволяет сказать, является ли пройденный навигатором путь прямым или изогнутым, то есть имеющим форму полукруга, волны и т.д.? Неясно, что является масштабом среды, какова длина следа или каков масштаб искривления отдельных частей траектории движения? Чтобы производить более полное пространственное описание, информация о последовательности местоположений должна быть связана с пространственным масштабом и угловой информацией. Такая информация может быть получена добавлением к динамике полей места информации о скорости, направлении и продолжительности движения, то есть информации, которая не коррелирует непосредственно с местоположениями полей активности. В отсутствие любого признака прямой геометрической информации, содержащейся во временном кодировании информационных единиц, необходимо заключить, что эти единицы кодируют *топологическое устройство пространственных местоположений* или топологию внутреннего «субъективного пространства» сети. Наполнение конкретными численными данными в рассматриваемой свободно масштабируемой сети может осуществляться калибровкой углов и скоростей с учетом пространственного движения навигатора в среде заданных размеров. Картирование ориентации навигатора позволяет объяснить и упорядоченные смещения в паттернах активности информационных единиц сети, и объединение различных стимульных признаков в популяционном ответе.

Свободно масштабируемые ЕСІ-сети предоставляют уникальную возможность кодирования распределенных полевых сигналов семейством фазовых кривых, пример которого показан на рис. 2. Механизм градиентного кодирования основан на использовании ансамблей специализированных информационных единиц, осуществляющих пропорциональное кодирование. В эти ансамбли входят кодирующие единицы, занимающие определенные периодические позиции в различных кольцах сети. Так, в примере 9-слойной ЕСІ-сети два «угловых» ансамбля (по два фазовых квартета в каждом ансамбле) кодируют соответствующие *право- и левосторонние повороты* во внешнем кольце (рис. 3, *а, б*). На рис. 4 показан пример ансамбля в том же кольце, осуществляющего относительное позиционное кодирование (инвариантно к направлениям поворотов) амплитуды пространственного входного сигнала.

Главное функциональное отличие среди перечисленных выше ансамблей состоит в том, что «угловые» ансамбли информационных единиц (периодически расположенные в кольцах вдоль двух главных осей симметрии) эгоцентрически кодируют с помощью соответствующих фазовых квартетов направления поворотов навигатора *вправо*, то есть по часовой стрелке, или *влево* – против часовой стрелки относительно главной оси симметрии (на рис. 3 показано диагональю со стрелкой). Тогда как аллоцентрическое позиционное кодирование осуществляется «боковыми» ансамблями осцилляторов, инвариантными к любым поворотам навигатора (см. рис. 4). Аналогичное распределение дирекциональных и позиционных ансамблей существует и в последующих внутренних слоях ЕСІ-сети, за исключением наиболее глубоких внутренних слоев. Так, для 9-слойной сети все осцилляторные ансамбли, начиная с 5-го слоя, являются позиционными (рис. 5).

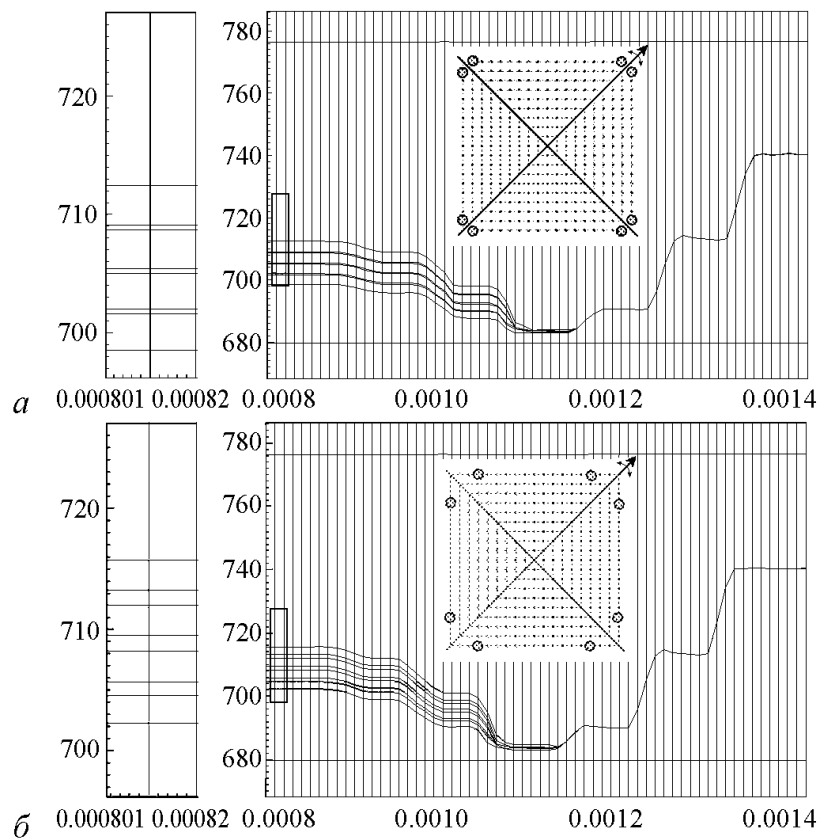


Рис. 3. Ансамбли векторного кодирования в составе интегрального фазового представления всей ЕСИ-сети (см. рис. 2). Крупными темными кружками показаны по два «угловых» фазовых квартета информационных единиц внешнего 1-го слоя (кольца). Один из квартетов кодирует левосторонние (а), другой – правосторонние (б) азимутальные повороты (ось вращения проходит перпендикулярно плоскости рисунка через точку пересечения диагоналей). Слева на каждом рисунке в увеличенном масштабе видно перекрытие фазовых областей при лево- и правосторонних поворотах. Границы тета-цикла обозначены двумя горизонтальными прямыми линиями, соответствующими активности референтных осцилляторных единиц внешнего слоя сети

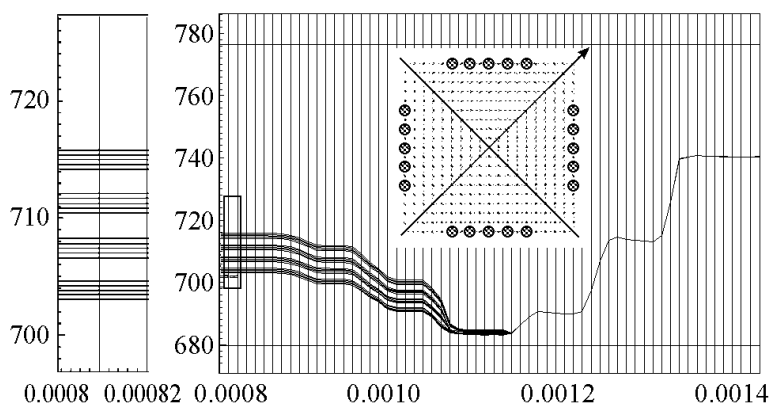


Рис. 4. Позиционное кодирование idiotических сигналов ансамблями внешнего кольца в 9-слойной ЕСИ-сети. Слева в большем масштабе показаны фазовые коды соответствующих ансамблей внешнего кольца, растянутые вдоль вертикальной оси. Видно, что кодируемая область представлена дискретными субобластями. Чтобы не загромождать рисунок, крупными темными кружками показаны «боковые» позиционные единицы только внешнего слоя сети



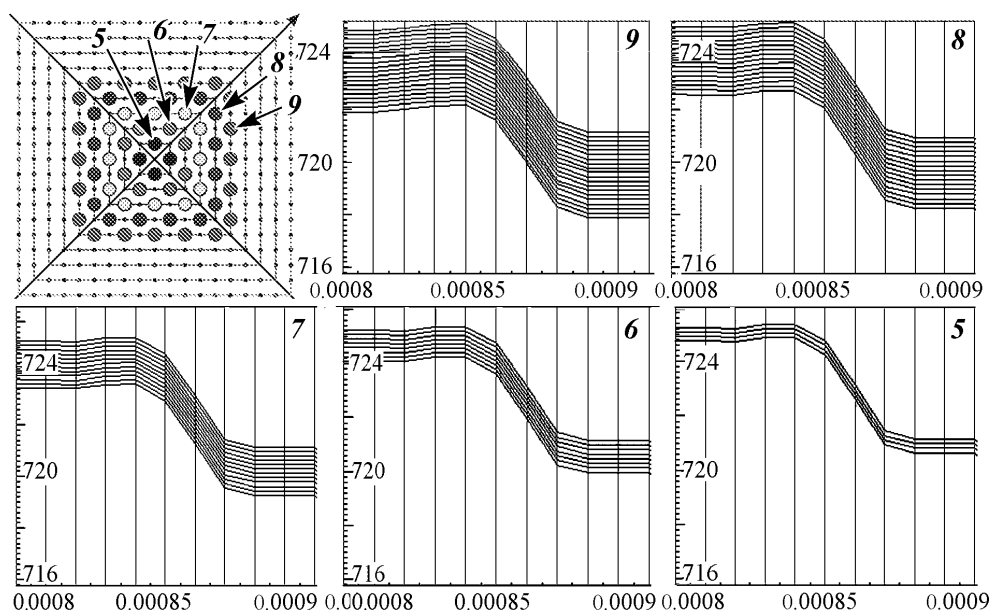


Рис. 5. Ансамбли позиционного кодирования внутренних слоев ЕСИ-сети, определяющие самолокализацию навигатора в пространстве. Слева направо на рисунке показаны: выделенная центральная область сети с соответствующими осцилляторными ансамблями 5, 6, 7, 8 и 9-го колец и далее соответствующие им фрагменты фазовых ответов. В отличие от позиционного кодирования поверхностных слоев, здесь нет функциональной дифференциации на дирекционные и позиционные ансамбли и все информационные единицы кодируют область пространства, занимаемую самим навигатором

Таким образом, несмотря на симметричную структуру модели ЕСИ-сети, она демонстрирует заметную функциональную специализацию не только ансамблей информационных единиц, но и входящих в их состав более мелких группировок нейронов – фазовых квартетов. Рассмотренные выше примеры фазового кодирования основных навигационных пространственных переменных позволяют сделать несколько важных выводов.

- Модель гиперансамбля позволяет кодировать *место и направление независимо ансамблями линейного (пропорционального) кодирования*. Эти переменные представлены скалярными величинами для аллоцентрического кодирования местоположений (в виде топографической карты) и векторами (то есть амплитудами и направлениями) в эгоцентрической последовательной маршрутизации.
- Исходя из гипотезы позиционной природы кодирования специализированных гиппокампальных нейронов («клеток места») и наших модельных экспериментов следует, что емкость гиппокампальной пространственной памяти определяется количественным *нейронным ресурсом ансамблей позиционного кодирования*. Наши вычислительные эксперименты с ЕСИ-сетями большей размерности подтверждают вывод о возрастании при этом разрешающей способности (точности) позиционного кодирования.
- Присутствие в семействах фазовых кривых сетей любой размерности *трёх ступенек локальной фазовой когерентности* говорит об устойчивости этого нейродинамического феномена и подтверждает вывод о трех направлениях пространственной симметрии, кодируемых «решетчатыми» клетками энторинальной коры, экспериментально подтвержденными как на животных, так и человеке. Поясним этот вывод подробнее.

Замечательный признак энторинальной карты, обнаруженный экспериментально у грызунов (крыс), состоит в ее исключительно регулярной организации с решетками соседних клеток, имеющими общий шаг (расстояние между полями активности клеток) и общую ориентацию. Однако эти решетки пространственно смещены, но не повернуты друг относительно друга [16]. Если мозг человека также включает в себя решетчатые клетки, то наша энторинальная кора в целом должна быть более активной, когда мы движемся вдоль осей симметрии наших решеток, и менее активной при пересечении этих осей в движении. Учитывая тот факт, что у крысы обнаружено три таких главных оси и что можно двигаться «вперед» либо «назад» вдоль каждой из них (это определяет шесть направлений), можно предсказать, что активность энторинальной коры у человека также должна коррелировать с направлением движения «6-кратной дирекциональной симметрией» подобно этой. Так рассуждали авторы недавно опубликованной работы Doeller и др. [17], когда использовали виртуальную реальность и изучали интегральную нейронную активность во время «ходьбы» испытуемых по генерированному компьютером ландшафту и смотрели на области монитора, где активность имела паттерн, как сказано выше. Оказалось, что энторинальная кора человека действительно показывает этот решетчатый паттерн активности и соответствующие ей три оси симметрии у большинства волонтеров.

### **3. Успешная целенаправленная навигация возможна только с использованием двух стратегий и мультисенсорного обеспечения**

Процесс интегрирования траектории не зависит от внешних референтов, поэтому он позволяет навигатору определять собственное местонахождение в незнакомом окружении из его самых первых исследований окружающего пространства [18]. Кроме того, интегрирование траектории является базовым механизмом для всех типов окружений (как с внешними источниками, так и без них). Ограничением и недостатком интегрирования траектории является накапливающаяся со временем ошибка. Действительно, идиотетически основанная динамика, содержащая интегрирование трансляционных и ротационных сигналов во времени, предрасположена к систематическим и несистематическим ошибкам, которые быстро нарушают оценку позиции [19]. Это, по-видимому, должно быть справедливо как для биологических, так и для искусственных навигационных систем.

Аллотетическая пространственная информация допускает формирование локальных сенсорных видов прямо предназначенных для самолокализации [20]. Аналогично, если пространственная конфигурация источников окружения (то есть наборов дистальных наземных ориентиров) остается достаточно стабильной во времени, то процесс позиционной оценки не подвергается влиянию кумулятивных ошибок. Однако аллотетические (например, зрительные) источники не всегда доступны навигатору (например, в темноте). В целом, ни идиотетические, ни аллотетические источники не достаточны сами по себе для того, чтобы надежно запоминать пространственное окружение [21–23]. Одно из решений состоит в том, чтобы комбинировать аллотетические сигналы и сигналы собственного движения в унифицированное представление. Комбинация аллотетической и идиотетической информации может принести взаимную выгоду в том смысле, что идиотетические источники мо-

гут компенсировать перцептуальную неоднозначность (например, установление различий между двумя местоположениями в зрительно симметричном окружении) и, наоборот, окружающие наземные ориентиры могут использоваться для периодического сбрасывания интегратора сигналов собственного движения.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки Российской Федерации.*

#### **Библиографический список**

1. *Igloi K., Zaoui M., Berthoz A., Rondi-Reig L.* Sequential egocentric strategy is acquired as early as allocentric strategy: Parallel acquisition of these two navigation strategies // *Hippocampus*. 2009. Vol. 19. P. 1199.
2. *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. Vol. 6. P. 149.
3. *Ainge J.A., Tamosiunaite M., Woergoetter F., Dudchenko P.A.* Hippocampal CA1 place cells encode intended destination on a maze with multiple choice points // *J. Neurosci*. 2007. Vol. 27. P. 9769.
4. *Diba K., Buzsaki G.* Forward and reverse hippocampal place-cell sequences during ripples // *Nat. Neurosci*. 2007. Vol. 10. P. 1241.
5. *Igloi K., Doeller C.F., Berthoz A., Rondi-Reig L., Burgess N.* Lateralized human hippocampal activity predicts navigation based on sequence or place memory // *PNAS USA*. 2010. Vol. 107. P. 14466.
6. *Dabaghian Yu., Cohn A.G., Frank L.* Topological coding in hippocampus. 2007. <http://lanl.arxiv.org/abs/q-bio.OT/0702052>.
7. *Wills T.J., Cacucci F., Burgess N., O'Keefe J.* Development of the hippocampal cognitive map in preweanling rats // *Science*. 2010. Vol. 328. P. 1573.
8. *Langston R.F., Ainge J.A., Couey J.J., Canto C.B., Bjerknes T.L., Witter M.P., Moser E.I., Moser M.-B.* Development of the spatial representation system in the rat // *Science*. 2010. Vol. 328. P. 1576.
9. *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. Vol. 15. P. 47.
10. *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. Vol. 28. P. 2274.
11. *Цукерман В.Д.* Нелинейная динамика сенсорного восприятия, или Что и как кодирует мозг. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 2005. 195 с.
12. *Цукерман В.Д.* Математическая модель фазового кодирования в мозге // *Математическая биология и биоинформатика*. 2006. Т. 1. С. 97.
13. *Цукерман В.Д., Каримова О.В., Кулаков С.В., Сазыкин А.А.* Современные нейробиологические данные и новое в нейродинамике навигационного поведения // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение* // *Радиотехника*. 2010. № 2. С. 17.

14. *Цукерман В.Д.* Нейродинамические основы навигационного поведения // Нелинейные волны-2010 / Отв.ред. А.В.Гапонов-Грехов, В.И. Некоркин. Нижний Новгород: ИПФ РАН, 2011. С. 396.
15. *Hasselmo M.E.* Arc length coding by interference of theta frequency oscillations may underlie context-dependent hippocampal unit data and episodic memory function // *Learning and Memory*, 2007. Vol. 14. P. 782.
16. *Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M.B., Moser E.I.* Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex // *Nature*. 2005. Vol. 436. P. 801.
17. *Doeller C., Barry C., Burgess N.* Evidence for grid cells in a human memory network // *Nature*. 2010. Vol. 463. P. 657.
18. *Griffin A.S., Etienne A.S.* Updating the path integrator through a visual fix // *Psychobiology*. 1998. Vol. 26. P. 240.
19. *Mittelstaedt H., Mittelstaedt M.L.*, Homing by path integration / F., Wallraff HG (eds.), *Avian Navigation*, Springer, Berlin Heidelberg, 1982.
20. *McNaughton B.L., Chen L.L., Markus E.J.* Dead reckoning, landmark learning, and the sense of direction: A neurophysiological and computational hypothesis // *J. Cog. Neuroscience*. 1991. Vol. 3. P. 190.
21. *Redish A.D., Touretzky D.S.* The role of the hippocampus in solving the Morris water Maze // *Neural Computation*. 1998. Vol. 10. P. 73.
22. *Jeffery K.J., O'Keefe J.M.* Learned interaction of visual and idiothetic cues in the control of place field orientation // *Exp. Brain Research*. 1999. Vol. 127. P. 151.
23. *Berthoz A., Viaud-Delmon I.* Multisensory integration in spatial orientation // *Curr. Opin. Neurobiology*. 1999. Vol. 9. P. 708.

*Южный федеральный университет  
Ростов-на-Дону*

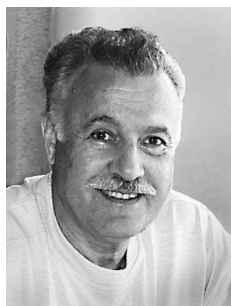
*Поступила в редакцию 14.07.2011*

## **COGNITIVE NEURODYNAMICS TWO STRATEGIES NAVIGATION BEHAVIOR OF ORGANISMS**

*V.D. Tsukerman, Z.S. Yeremenko, O.V. Karimova, S.V. Kulakov, A.A. Sazykin*

The conceptual model and computer simulations results of path integration in free-scalable nonlinear oscillator neural networks with even cyclic inhibition (ECI-networks) are discussed in this paper. To estimate the phase shifting under input impact the ECI-networks contain two subsystems namely reference and information ones. The population of reference (nonencoding) oscillatory units has significant role in generation and stabilization of numerous time scales despite it don't assist directly in the phase pattern encoding of input signals. Multifunctionality is the main characteristics of ensemble encoding of environment space because the same ensembles can encode (to present coherently) different events of environment space. It was experimentally shown that the high-precision frequency-phase mechanism in the frameworks of ensemble hypothesis can be used in navigation behavior.

*Keywords:* Brain, hippocampus, navigation, mathematical modeling, neural networks, direction, rate, theta rhythm, gamma oscillations, phase, path integration.



*Цукерман Валерий Давидович* – родился в 1945 году в г. Баку, окончил физ-фак Ростовского государственного университета в 1973 году. После окончания РГУ работает в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана РГУ, а затем Южно-го федерального университета ведущим научным сотрудником, заместителем директора по прикладным исследованиям. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук в 1982 году по специальности биофизика в Ленинградском государственном университете. Автор монографий «Механизмы координации движений» и «Нелинейная динамика сенсорного восприятия или что и как кодирует мозг». Опубликовал около 50 научных статей по осцилляторным нейронным сетям, нелинейным колебаниям в нервной системе, механизмам бионавигации.

344090 Ростов-на-Дону, проспект Стачки, 194/1  
Южный федеральный университет  
E-mail: vdts@krinc.ru



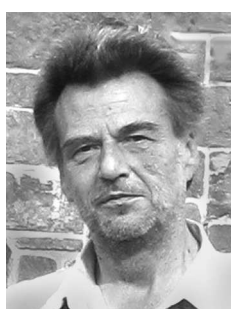
*Еременко Зоя Сергеевна* – родилась в 1988 году в Грозном, окончила с отличием физический факультет Южного Федерального Университета г. Ростова-на-Дону в 2011 году. В этом же году присвоена степень магистра физики по направлению «Физика». Работает лаборантом в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана ЮФУ. Имеет 5 научных публикаций.

344090 Ростов-на-Дону, проспект Стачки, 194/1  
Южный федеральный университет  
E-mail: zoj4a@rambler.ru



*Каримова Оксана Валерьевна* – родилась в Ростове-на-Дону, окончила физический факультет Южного федерального университета в 2009 году, защитила магистерскую диссертацию в области моделирования нейронных сетей и когнитивной нейродинамики. Учится в заочной аспирантуре физического факультета ЮФУ. Работает в НИИ Нейрокибернетики им. А.Б.Когана ЮФУ мл. научным сотрудником. Имеет 9 научных публикаций по направлениям, указанным выше.

344090 Ростов-на-Дону, проспект Стачки, 194/1  
Южный федеральный университет  
E-mail: rikari@km.ru



*Кулаков Сергей Владимирович* – родился в 1951 году в Ташкенте. Окончил физический факультет Ростовского государственного (с 2007 года Южного федерального) университета в 1973 году. Ведущий программист НИИ Нейрокибернетики им. А.Б. Когана ЮФУ. Имеет 11 печатных работ и 3 Свидетельства о регистрации программных комплексов.

344090 Ростов-на-Дону, проспект Стачки, 194/1  
Южный федеральный университет  
E-mail: w503@krinc.ru



*Сазыкин Алексей Александрович* – родился в 1979 году, окончил биологический факультет Ростовского Государственного университета в 2001 г. (с 2007 года Южный федеральный университет). Занимается разработкой приборов медико-биологического назначения, навигационных средств, систем аппаратной обработки видеоизображения и звука. Является автором и соавтором 18 публикаций в научных и научно-популярных изданиях. Работает в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана научным сотрудником.

344090 Ростов-на-Дону, проспект Стачки, 194/1  
Южный федеральный университет  
E-mail: rv6lqx@mail.ru