

网格细胞到位置细胞的竞争型神经网络模型

于乃功, 王琳, 李侗, 陈焕朝

(北京工业大学 a. 电子信息与控制工程学院, b. 计算机智能与智能系统北京重点实验室, 北京 100124)

摘要: 针对老鼠海马结构中网格细胞到位置细胞的信息传递问题, 构建网格细胞到位置细胞的竞争型神经网络模型. 在一维和二维环境中的仿真结果均符合生物学研究事实, 结果表明, 模型能够模拟齿状回和海马中位置细胞的放电特性, 可有效解释位置细胞位置野的形成机理.

关键词: 海马结构; 网格细胞; 位置细胞; 竞争型神经网络模型

中图分类号: TP183

文献标志码: A

Competitive neural network model from grid cells to place cells

YU Nai-gong, WANG Lin, LI Ti, CHEN Huan-zhao

(a. College of Electronic Information and Control Engineering, b. Beijing Key Laboratory of Computational Intelligence and Intelligent System, Beijing University of Technology, Beijing 100124, China. Correspondent: WANG Lin, E-mail: sxhdwl@163.com)

Abstract: For the problem of the information transmission between grid cells and place cells in rat's hippocampal formation, a competitive neural network model from grid cells to place cells is proposed. The simulation results in both one and two dimension environment are consistent with the existent biology facts, which show that the model can simulate the firing characteristics of place cells of Dentate Gyms and Hippocampus, and can be used to explain the formation mechanism of the place field effectively.

Keywords: hippocampal formation; grid cells; place cells; competitive neural network model

0 引言

海马结构(HF)是与老鼠(Rat)的学习、记忆、认知等高级功能密切相关的重要部位, 在老鼠对环境的认知过程中起着关键作用^[1-3]. 海马结构从解剖学上分为4部分, 分别为海马、内嗅皮层、齿状回和下托综合体^[4]. 海马体被认为能生成一个代表外界物理空间的认知地图, 1971年, O'Keefe等^[1,5]发现鼠脑海马中的椎体神经元有着复杂的峰电位活动, 其放电活动具有位置选择性, 只有当老鼠处于特定的空间位置时, 该神经元才会发放动作电位^[6], 而在其他位置则很少或没有放电, 这些神经元被称为位置细胞, 位置细胞的放电活动对应的空间中特定位置称为该位置细胞的“位置野”. 位置细胞主要存在于海马和齿状回中, 齿状回中的位置细胞一般具有2或3个激活区域^[7], 而海马中的位置细胞一般只具有一个激活区域^[8]. 位置细胞的放电特性被认为是构成认知地图的基础, 在老鼠的空间学习和记忆过程中起着非常重要的作用.

自位置细胞被发现以来, 有许多研究将重心放在对海马及海马周边神经元的激活性能的研究上. 研究发现, 海马中的信息与环境中的信息表达不同, 这表明信息在海马的上游皮质中已被处理, 那么海马中的信息来源是什么呢? Hafting等^[9-10]通过变换试验箱的大小和形状, 发现了对空间具体位置具有强烈放电的网格细胞(Grid cell), 为空间记忆神经机制的研究开创了新的局面. 当老鼠在二维空间中活动时, 网格细胞在特定的位置发生重复性规律放电, 该空间范围称为网格细胞的网格野, 多个激活区域相连形成的三角形激活域遍布老鼠经过的整个空间环境. 网格细胞网格野和位置细胞位置野虽然都与空间位置密切相关, 但又有明显不同, 一般一个位置细胞对应一个激活区域, 位置野主要集中在空间环境的特定位置, 而一个网格细胞对应多个激活区域, 网格野遍布整个空间环境. 解剖学的研究成果和神经生理学实验结果表明, 网格细胞主要存在于内嗅皮层中, 是位置细胞的主要

收稿日期: 2014-05-21; 修回日期: 2014-11-18.

基金项目: 国家自然科学基金项目(61075110).

作者简介: 于乃功(1966—), 男, 教授, 博士, 从事人工智能、机器人技术、机器视觉等研究; 王琳(1990—), 女, 硕士, 从事人工智能、机器人技术的研究.

信息来源^[11-12]。那么,内嗅皮层中网格细胞的空间重复性响应如何映射到齿状回使之产生多个位置野?齿状回对CA3位置细胞的输入如何产生空间特异性发放的位置野?虽然内嗅皮层中网格细胞和海马体中位置细胞有很强的相互连接作用,但这些相互连接的具体功能人们还知之甚少^[13]。

科研人员提出了许多关于位置细胞的模型,试图解释位置细胞空间响应的形成机理^[14-16],但由于位置细胞比网格细胞发现要早得多,之前的许多模型都是直接建立位置细胞的模型,而对其输入信息不是完全清楚。将网格细胞考虑在内,进行位置细胞的建模可以很好地解决位置细胞的信息来源问题,对位置细胞的研究有很大帮助。

一些模型通过Heb突触可塑性建立内嗅皮层到海马体的映射,得到的位置细胞模型能够形成单峰发放现象^[17-18],却不能解释齿状回具有多位置野的事实。生物学实验发现,海马中存在着侧抑制现象^[19],先前的研究已经通过竞争性学习机制说明了齿状回中的空间稀疏性放电机理,却并没有考虑网格细胞建模。

本文根据海马中的侧抑制现象,利用Marr联想记忆模型^[20]建立网格细胞到位置细胞的竞争型神经网络模型,试图解释内嗅皮层到齿状回再到海马体这一神经结构中位置野的形成机理,其中包括:齿状回中多位置野的形成机理、位置细胞选择性放电机理以及海马体中单位位置野的形成机理。在一维和二维空间中的竞争性网络模型的仿真实验结果验证了所构建模型的有效性。

1 模型架构

1.1 海马结构的侧抑制现象

海马结构中普遍存在着侧抑制现象,一个神经细胞兴奋后,通过兴奋突触对自身进行激励促使其兴奋,通过抑制突触分支对周围的神经细胞产生抑制作用。这种侧抑制作用使神经细胞之间呈现出竞争效果,开始时可能多个神经细胞同时兴奋,但兴奋程度最强的神经细胞对周围神经细胞的抑制作用也越强,结果兴奋作用最强的神经细胞战胜了周围其他细胞,使周围的神经细胞兴奋性减弱,从而使该神经细胞在这次竞争中“胜出”,而其他神经细胞在竞争中失败。这与位置细胞位置野的形成过程尤为相似。

1.2 模型架构

本文根据Marr联想记忆模型建立网格细胞到位置细胞的竞争型神经网络模型,该竞争性网络本质上属于自组织特征图(SOM图)的范畴^[21],是一种非监督学习的神经网络。典型的竞争型神经网络是一个两层的人工神经网络,一般由输入层和竞争层构成,没

有隐含层,输入层与竞争层之间的神经细胞实现双向连接,同时竞争层各神经细胞之间还存在横向连接。输入层负责接收外界信息并将输入模式向竞争层传递,竞争层负责对该模式进行分析比较。竞争型神经网络的基本思想是网络竞争层竞争对输入模式的响应机会,最后仅一个神经细胞成为竞争的胜者,并对那些与获胜神经细胞有关的联结权值朝向更有利的方向调整,抑制其他神经细胞的兴奋作用^[21]。

模型中,多个具有不同空间特性的网格细胞作为多个位置细胞的输入,位置细胞之间竞争使得兴奋性最强的位置细胞与所有输入的网格细胞之间的联结权值增强,其他位置细胞与网格细胞的联结权值减弱,进而形成具有单个峰值的位置细胞位置野。

模型的输入层为网格细胞层,输出层为位置细胞层,当老鼠在空间环境中活动时,网格细胞按预先设定好的激活模式激活,通过前馈联结将网格细胞层的信息传递至位置细胞层,位置细胞之间相互竞争,产生侧抑制现象,决定哪个位置细胞胜出。该模型的神经网络结构如图1所示。图1中:白色三角形结构代表反馈抑制作用,黑色三角符号模拟突触小泡构成模型输出, r_i^{GC} 为第*i*个网格细胞的激活率输入, r_j^{PC} 为第*j*个位置细胞的激活率输出, w_{ij} 为第*i*个网格细胞到第*j*个位置细胞的联结权值。

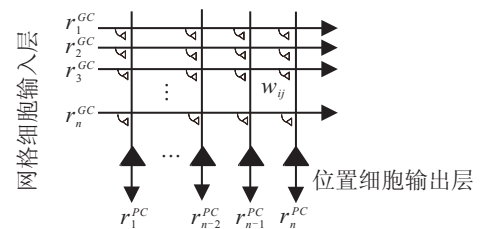


图1 竞争型神经网络结构

2 模型运行机制

2.1 网络初始化

网络输入层以网格细胞激活率($r_1^{GC}, r_2^{GC}, \dots, r_n^{GC}$)作为输入, r_i^{GC} 表示第*i*个网格细胞的激活率,选择具有不同振荡频率(即网格间距:表示邻近放电节点之间的距离)和不同位相(即网格位相:相对于外部参考点的*x*轴和*y*轴的位移)的网格细胞作为该网络的输入。每个网格细胞的激活率由一系列具有不同中心高度的峰值曲线构成,表示为

$$r_i^{GC} = e^{-\frac{s^2}{2\sigma^2}}. \quad (1)$$

其中: s 为老鼠实际位置与曲线峰值点位置之间的距离, σ 为偏离峰值位置的程度。

老鼠在所有位置上对应的网格细胞激活率向量为 $R^{GC} = (R_1^{GC}, R_2^{GC}, \dots, R_m^{GC})$, m 为位置点的个数, R_i^{GC} 为第*i*个位置上所有网格细胞的激活率向量。

每个位置上输入层网络细胞的激活率向量通过前馈突触联结到输出层的位置细胞上, 随机选择网络细胞到位置细胞的初始联结权值 W , 这是符合竞争型神经网络规定的. 使用式范数法对 R^{GC} 和各位置细胞的内星权向量 $W_j (j = 1, 2, \dots, n, n$ 为位置细胞的个数) 进行归一化处理, 得到 \hat{R}^{GC} 和 \hat{W}_j , 计算公式为

$$\hat{G} = \frac{G}{\|G\|} = \left(\frac{g_1}{\sqrt{\sum_{i=1}^n g_i^2}}, \dots, \frac{g_n}{\sqrt{\sum_{i=1}^n g_i^2}} \right)^T, \quad (2)$$

其中 g_i 为向量中的各个元素,

2.2 寻找获胜位置细胞

输出层的位置细胞接收来自输入层网络细胞的信息传入, 各个位置细胞利用自身的兴奋突触对自身进行刺激促使其兴奋, 通过抑制性突触抑制其他位置细胞兴奋, 确保只有少部分位置细胞在竞争过程中胜出. 具体过程如下: 各位置细胞的权向量 \hat{W}_j 均与输入 \hat{R}^{GC} 中每一个位置上的网络细胞激活率向量进行相似性比较, 与 \hat{R}_i^{GC} 最相似的权向量对应的位置细胞判为获胜的位置细胞, 权向量记为 \hat{W}_j^* , 测试相似性的方法是对 \hat{W}_j 和 \hat{R}_i^{GC} 计算欧氏距离, 即

$$\|\hat{R}_i^{GC} - \hat{W}_j^*\| = \min_{j \in \{1, 2, \dots, m\}} \{\|\hat{R}_i^{GC} - \hat{W}_j\|\}. \quad (3)$$

将式(3)展开, 并利用单位向量的特点可得

$$\begin{aligned} \|\hat{R}_i^{GC} - \hat{W}_j^*\| &= \\ \sqrt{(\hat{R}_i^{GC} - \hat{W}_j^*)^T (\hat{R}_i^{GC} - \hat{W}_j^*)} &= \\ \sqrt{(\hat{R}_i^{GC})^T \hat{R}_i^{GC} - 2(\hat{W}_j^*)^T \hat{R}_i^{GC} + (\hat{W}_j^*)^T \hat{W}_j^*} &= \\ \sqrt{2(1 - (\hat{W}_j^*)^T \hat{R}_i^{GC})}. \end{aligned} \quad (4)$$

由式(4)可见, 欲使两向量之间的欧氏距离最小, 两向量的点积必须最大^[22], 即

$$(\hat{W}_j^*)^T \hat{R}_i^{GC} = \max_{j \in \{1, 2, \dots, m\}} (\hat{W}_j^T \hat{R}_i^{GC}). \quad (5)$$

按式(4)求最小欧氏距离的问题转化为按式(5)求最大点积问题, 则位置细胞的激活率公式为网络细胞激活率与网络细胞到位置细胞联结权值的点积, 即

$$f_j^{PC} = \sum_i w_{ij} r_i^{GC}. \quad (6)$$

其中: f_j^{PC} 为第 j 个位置细胞的激活率, r_i^{GC} 为第 i 个网络细胞的激活率, w_{ij} 为第 i 个网络细胞到第 j 个位置细胞的联结权值.

为了确保只有少部分位置细胞激活, 与生物学上齿状回中发现的位置细胞特性保持一致, 引入了稀疏度概念, 其作用是保证位置细胞在同一位置总的激活个数不超过一定数量. 在某一位置时, 位置细胞激活后得到该位置细胞和其在该位置的激活率, 计算稀疏度值, 若小于规定的稀疏度, 则进行第二次竞争, 选择与输入向量次接近的权值向量, 得到对应的位置细胞

和其激活率, 直到稀疏度大于规定值时, 停止竞争, 最终每次得到的激活细胞即为在该位置激活的位置细胞. 稀疏度的计算公式为

$$a = \left(\sum_{i=1}^N y_i / N \right)^2 / \left(\sum_{i=1}^N y_i^2 / N \right), \quad (7)$$

其中 y_i 为 N 个神经细胞种群中第 i 个神经细胞的激活率.

2.3 权值调整

竞争后胜出的位置细胞和其邻接位置细胞的权值按下式进行更新, 由 Hebb 学习项和遗忘项组成^[21]:

$$\Delta w_{ij} = \eta h(j, j^*) (R_i^{GC} - w_{ij}). \quad (8)$$

其中: j^* 为胜出的位置细胞; η 为大于 0 小于 1 的常数; $h(j, j^*)$ 为领域函数, 有

$$h(j, j^*) = \exp\left(-\frac{|j - j^*|}{\sigma^2}\right), \quad (9)$$

σ^2 随着学习的进行而减小. 因此, $h(j, j^*)$ 的范围在学习初期很宽, 随着学习的进行而变窄, 即随着学习的进行从粗调整向微调变化.

3 仿真实验

3.1 一维环境

为了形象、直观地表述模型的工作过程, 首先假设老鼠在一维环境中活动, 对模型进行仿真实验验证.

3.1.1 网络细胞

假设老鼠在具有 100 个位置点的一维环境中活动, 选取 100 个网络细胞 ($r_1^{GC}, r_2^{GC}, \dots, r_{100}^{GC}$) 作为输入, r_i^{GC} 表示第 i 个网络细胞的激活率. 将 100 个网络细胞分为 10 组, 每组网络细胞之间具有不同的振荡频率, 每组内的 10 个网络细胞具有相同的频率不同的位相. 图 2 为周期是 3~12 的 10 个网络细胞的激活率, 图 3 为周期同为 3 的 10 个具有不同位相的网络细胞激活率.

3.1.2 齿状回中位置细胞

该网络的输出层包含 100 个位置细胞, 每个位置细胞接收来自 100 个网络细胞的信息传入. 设置稀疏度为 0.05, 老鼠遍历每个位置点后, 网络细胞的激活率信息传入位置细胞层, 根据位置细胞之间的竞争和稀疏度确定胜出的位置细胞. 遍历位置的顺序不改变输出结果.

图 4 为竞争后从 100 个位置细胞中选取的 25 个位置细胞的激活率, 为网络细胞到位置细胞最初的联结权值与网络细胞激活率点积竞争后的结果.

统计 100 个位置细胞输出样本, 分别记录具有 1 个、2 个、3 个、大于 3 个和 0 个激活区域的位置细胞个数. 共进行 20 次实验, 取 20 次实验结果的平均值作为最终的统计结果. 图 5 为具有不同激活区域个数的位置细胞个数统计结果.

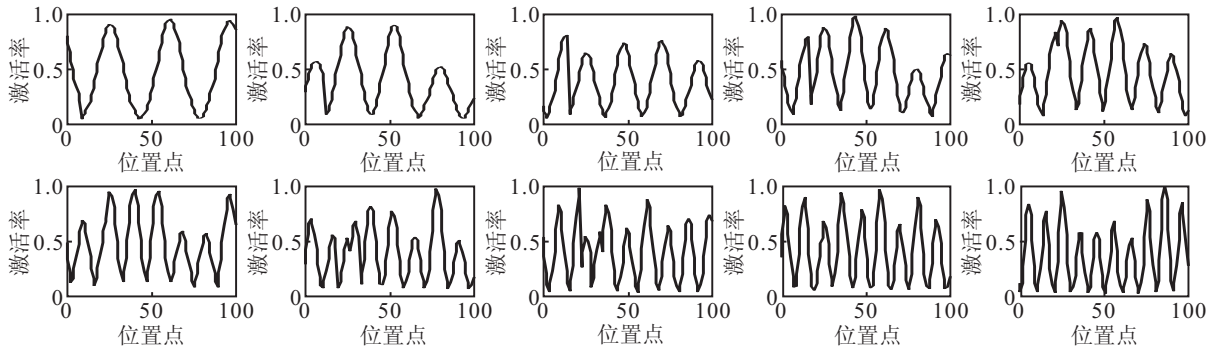


图2 10个不同频率的网格细胞激活率

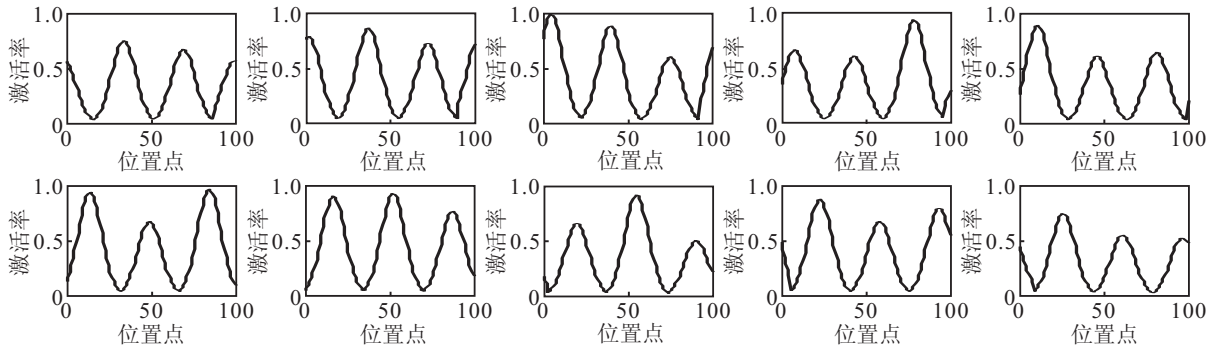


图3 10个相同频率不同位相的网格细胞激活率

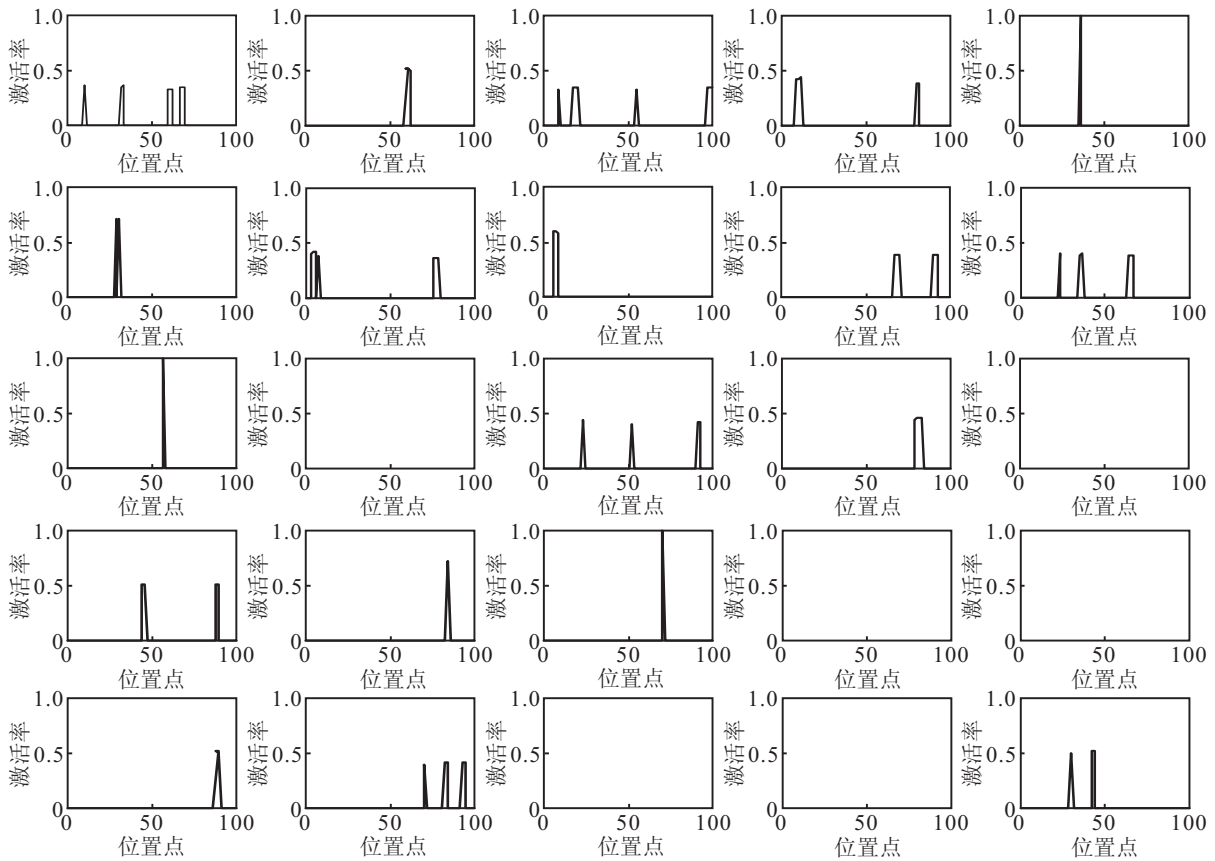


图4 竞争后25个位置细胞的激活率

由图4和图5可见, 竞争后只有很少一部分位置细胞具有单个峰值, 很大一部分位置细胞具有2个甚至更多个激活区域, 很好地模拟了生物学上发现的齿状回中具有多个激活区域的位置细胞位置野。

3.1.3 海马中位置细胞

通过式(8)进行权值调整, 目的是为了让更多位置细胞具有单个激活区域, 而不是像在没有权值调整时那样的多个激活区域. 执行100次训练, 图6为训

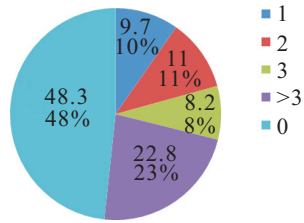


图 5 具有不同激活区域个数的位置细胞所占比例

练后从 100 个位置细胞中选取的 25 个位置细胞的激活率. 由图 6 可见, 网络输出较好地模拟了海马中位置细胞的位置野, 与图 4 对比可以看出, 在竞争的基础上, 经过权值调整后, 激活率较小的和较低的峰值消失不见, 使激活率集中在一个单独的峰值上.

为了量化权值调整的影响, 比较训练前和经过权

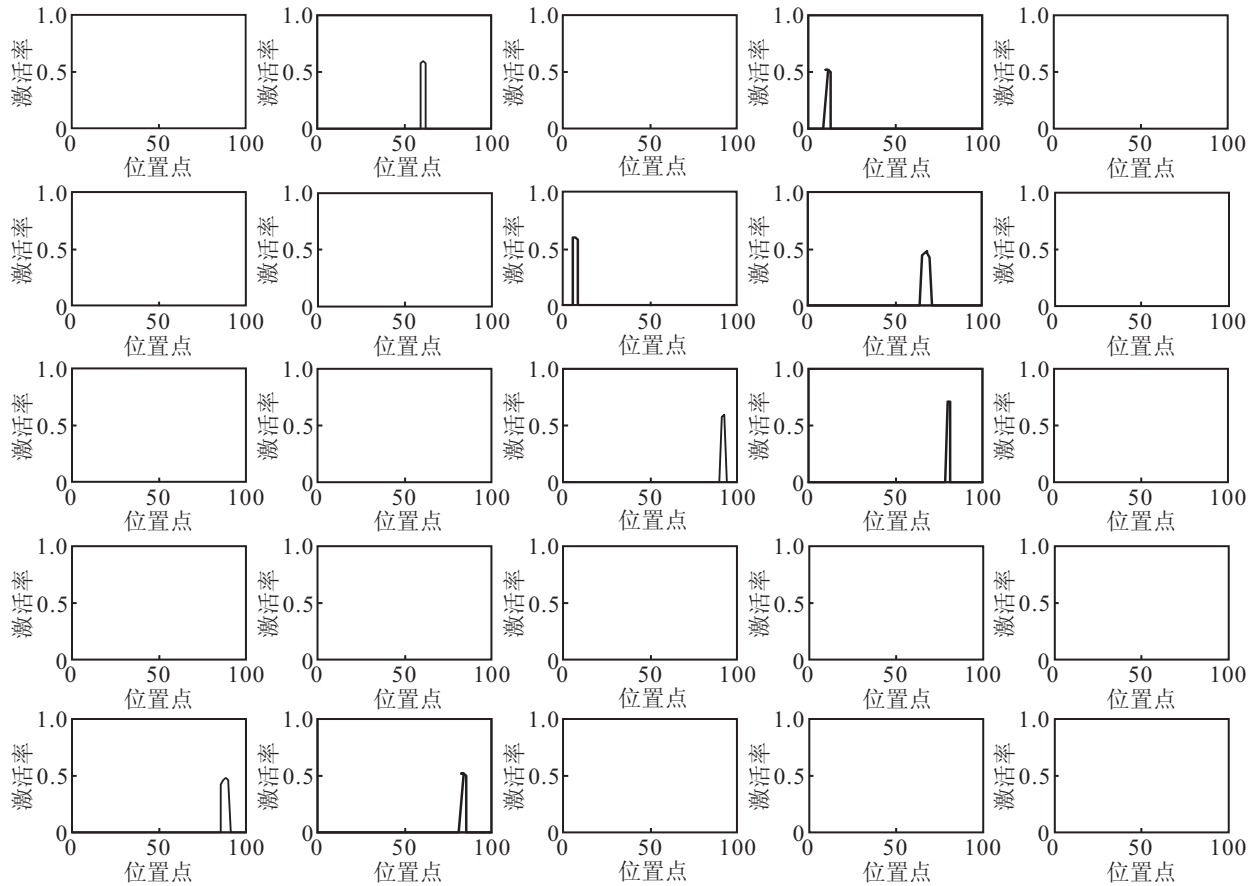


图 6 权值调整后 25 个位置细胞的激活率

值调整后产生的位置细胞的特性. 统计 100 个位置细胞输出样本, 分别记录具有 1 个、2 个、3 个、大于 3 个和 0 个激活区域的位置细胞个数. 共进行 20 次实验, 取 20 次实验的平均值作为最终的统计结果并与权值调整前的输出结果进行对比, 结果如图 7 所示. 由图 6 和图 7 可见, 经过权值调整后, 具有多个激活区域的位置细胞的激活区域减少为一个或者消失不见, 产生了更多具有单个激活区域的位置细胞, 较好地模

拟了海马中位置细胞的放电特性.

3.2 二维环境

生物学上实验环境大多是二维的, 将该竞争型神经网络模型扩展到二维环境中, 验证其有效性.

3.2.1 网络细胞

虚拟老鼠遍历 1m^2 环境中的 100×100 的位置点, 相应的网络细胞的激活域遍布整个二维环境, 需要考虑二维环境中网络细胞间的相互关系, 所以模型不同于二维模型中简单利用高斯函数来表达单个网络细胞的激活率. 在二维建模中, 本文采用一个简单的振荡干扰模型, 下面详细说明网络细胞的建模和初始化. 网络细胞的激活率 $\psi_W(\mathbf{r})$ 可由 3 个二维的 \cos 光栅叠加而成, 即

$$\psi_W(\mathbf{r}) = \frac{\cos(\mathbf{k}_1\mathbf{r}) + \cos(\mathbf{k}_2\mathbf{r}) + \cos(\mathbf{k}_3\mathbf{r})}{3} \quad (10)$$

其中: $\mathbf{r} = (x, y)$ 为老鼠的当前位置; $\mathbf{k}_i (i = 1, 2, 3)$ 为

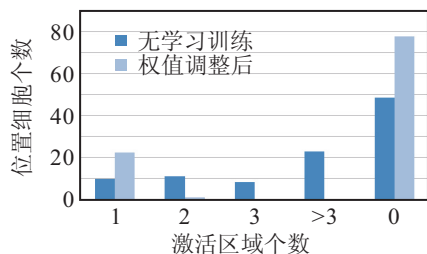


图 7 无权值调整和权值调整后具有不同激活区域个数的位置细胞数量对比

波矢量, 其大小称为波数 k , 波数与波长之间的关系为

$$k = 2\pi/\lambda_{\cos}, \quad (11)$$

λ_{\cos} 为 \cos 波的波长.

由式 (10) 可见, 当 $\mathbf{r} = (0, 0)$ 时, 网格细胞激活率函数 $\psi_W(\mathbf{r})$ 具有最大值 1, 对应于网格细胞网格野的一个峰值点. 若选择任意的空间位相 $\mathbf{r}_0 = (x_0, y_0)$, 即网格野的某个峰值点位于 (x_0, y_0) 处, 则网格细胞的激活率 (10) 变为

$$\psi_W(\mathbf{r}) = \psi_W(\mathbf{r} - \mathbf{r}_0). \quad (12)$$

由图 8 的几何关系和式 (11) 可得出网格间距 λ 与波数 k 之间的关系为

$$\lambda = \frac{4\pi}{\sqrt{3}k}. \quad (13)$$

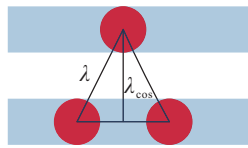


图 8 网格间距与二维 \cos 波的关系

图 8 中, 圆圈表示网格节点, 阴影部分表示二维 \cos 波. 3 个 \cos 波呈 60° 和 120° 夹角, 以 $0^\circ, 60^\circ, 120^\circ$ 为例, k_1, k_2, k_3 的取值为

$$\begin{cases} k_1 = \frac{k}{\sqrt{2}} [\cos \theta, \sin \theta], \\ k_2 = \frac{k}{\sqrt{2}} \left[\cos \left(\theta + \frac{\pi}{3} \right), \sin \left(\theta + \frac{\pi}{3} \right) \right], \\ k_3 = \frac{k}{\sqrt{2}} \left[\cos \left(\theta + \frac{2\pi}{3} \right), \sin \left(\theta + \frac{2\pi}{3} \right) \right], \end{cases} \quad (14)$$

其中 θ 为网格细胞的定向 (相对于外在参考坐标系的倾斜度).

由式 (10) 可知, 网格细胞激活率 $\psi_W(\mathbf{r})$ 的取值范围为 $[-1/2, 1]$, 为了使网格细胞激活率取值为正, 定义网格细胞激活率函数为

$$g(x, y) = \frac{2}{3} g_{\max} \left(\frac{1}{3} \sum_{i=1}^3 \cos(\mathbf{k}_i(\mathbf{r} - \mathbf{r}_0)) + \frac{1}{2} \right). \quad (15)$$

图 9 为选择不同参数时输出的网格细胞网格野图, 左图参数为 $(\theta, \lambda, r) = (0, 60(50, 50))$, 右图参数为 $(\theta, \lambda, r) = (30, 40(50, 50))$.

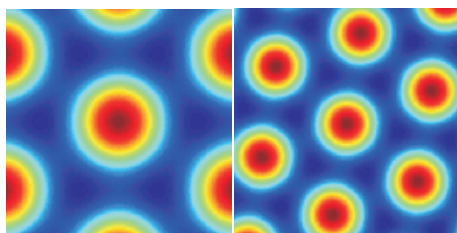


图 9 不同参数对网格野的影响

3.2.2 齿状回中细胞

随机选择 100 个具有不同间距、不同定向和不同

位相的网格细胞作为网络输入, 输出层包含 100 个位置细胞, 位置细胞从 100 个网格细胞接收输入, 网格细胞到位置细胞的权值初始值随机选取. 对网格细胞激活率和权值进行归一化处理.

图 10 为竞争后从 100 个位置细胞中选取的 25 个位置细胞的激活率图. 由图 10 可见, 竞争后只有很少一部分位置细胞具有单个峰值, 很大一部分位置细胞具有 2 个甚至更多个激活区域, 很好地模拟了生物学上发现的齿状回中具有多个激活区域的位置细胞位置野.

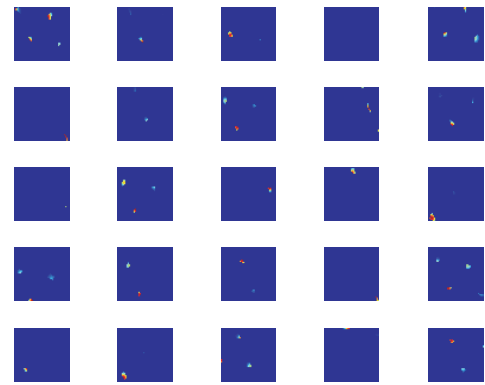


图 10 竞争后 25 个位置细胞的激活率

3.2.3 海马中位置细胞

对竞争后的输出结果进行调整权值, 执行 100 次训练. 图 11 为经过训练后多个激活区域的位置细胞变为具有单个激活区域位置细胞的变化过程. 由图 11 可见, 随着训练次数的增多, 最大的激活区域随着训练次数的增多逐渐变大, 而其他相对较小的激活区域随着训练的进行逐渐消失不见.

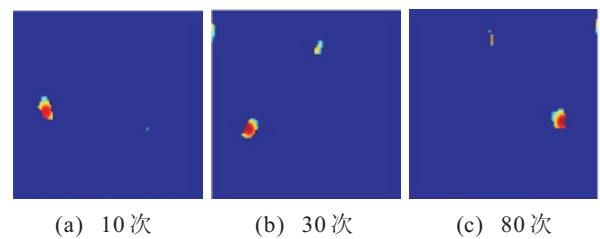


图 11 多个激活区域变为单个激活区域

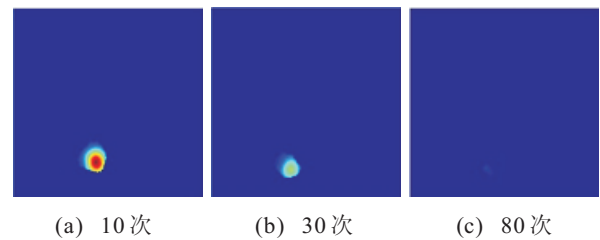


图 12 位置细胞的激活区域消失不见

图 12 为训练后激活区域消失的位置细胞变化过程. 由图 12 可见, 该位置细胞的位置野随着训练次数的增多消失不见, 表明在竞争过程中该细胞的兴奋作用被其他胜出的位置细胞所抑制.

4 结 论

网格细胞的发现解决了位置细胞的信息来源问题, 本文将网格细胞激活率信息作为位置细胞的输入信息, 建立了网格细胞到位置细胞的竞争型神经网络模型. 该模型将具有不同空间特征的网格细胞作为网络输入层, 位置细胞作为网络输出层. 仿真结果表明, 模型经过竞争后产生的一大部分位置细胞具有多个激活区域, 较好地模拟了生物学上发现的齿状回中位置细胞的放电特性. 经过进一步权值调整, 模型输出结果中具有多个激活区域的位置细胞多数变为具有单个激活区域, 较好地模拟了生物学上发现的海马中位置细胞的放电特性. 可见, 竞争型神经网络模型可以较好地模拟生物学上从内嗅皮层到齿状回再到海马的信息通路, 但是有时一个位置细胞的初始权值向量离网格细胞的输入向量太远, 以至于它从未在竞争中获胜, 因此从未得到学习, 这将形成毫无用处的“死”神经元. 综上, 网格细胞到位置细胞的建模方法还有待深入研究.

参考文献(References)

- [1] O'Keefe J, Dostrovsky J. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat[J]. *Brain Research*, 1971, 34(1): 171-175.
- [2] O'Keefe J, Nadel L. The hippocampus as a cognitive map[J]. *Behavioral and Brain Sciences*, 1979, 2(4): 487-494.
- [3] Maguire E A. Knowing where and getting there: A human navigation network[J]. *Science*, 1998, 280(5365): 921-924.
- [4] Browning B. Biologically plausible spatial navigation for a mobile robot[D]. Brisbane: Computer Science Electrical Engineering, Queensland University, 2000.
- [5] O'Keefe J. Placeunits in the hippocampus of the freely moving rat[J]. *Experimental Neurology*, 1976, 51(1): 78-109.
- [6] O'Keefe J, Conway D H. Hippocampal place units in the freely moving rat: Why they fire where they fire[J]. *Experimental Brain Research*, 1978, 31(4): 573-590.
- [7] Jung M W, McNaughton B L. Spatial selectivity of unit activity in the hippocampal granular layer[J]. *Hippocampus*, 1993, 3(2): 165-182.
- [8] Barnes C A. Chapter comparison of spatial and temporal characteristics of neuronal activity in sequential stages of hippocampal processing[J]. *Progress in Brain Research*, 1990, 83: 287-300.
- [9] Fyhn M. Spatial representation in the entorhinal cortex[J]. *Science*, 2004, 305(5688): 1258-1264.
- [10] Hafting T. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex[J]. *Nature*, 2005, 436(7052): 801-806.
- [11] Sargolini F. Conjunctive representation of position, direction, and velocity in entorhinal cortex[J]. *Science*, 2006, 312(5774): 758-762.
- [12] Witter M P, Moser E I. Spatial representation and the architecture of the entorhinal cortex[J]. *Trends in Neurosciences*, 2006, 29(12): 671-678.
- [13] Gauthier P, Banquet J P, Sargolini F, et al. A model of grid cells involving extra hippocampal path integration, and the hippocampal loop[J]. *J of Integrative Neuroscience*, 2007, 6(3): 447-476.
- [14] Brun V H, Otnæss M K, Molden S, et al. Place cells and place recognition maintained by direct entorhinal-hippocampal circuitry[J]. *Science*, 2002, 296(5576): 2243-2246.
- [15] Geisler C, Robbe D, Zugaro M, et al. Hippocampal place cell assemblies are speed-controlled oscillators[J]. *Proc of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(19): 8149-8154.
- [16] 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[J]. *Hippocampus*, 2001, 11(6): 699-706.
- [17] O'Keefe J, Burgess N. Dual phase and rate coding in hippocampal place cells: Theoretical significance and relationship to entorhinal grid cells[J]. *Hippocampus*, 2005, 15: 853-866.
- [18] Erdem, Uğur M, Michael Hasselmo. A goal-directed spatial navigation model using forward trajectory planning based on grid cells[J]. *European J of Neuroscience* 2012, 35(6): 916-931.
- [19] Hertz J A, Krogh A, Palmer R G. Introduction to the theory of neural computation[M]. Wokingham: Addison-Wesley, 1991: 105-107.
- [20] Marr D. Simple memory: A theory for archicortex[J]. *Philosophical Trans of the Royal Society of London*, 1971, 262(841): 23-81.
- [21] 阮晓钢. 神经计算科学——在细胞的水平上模拟脑功能[M]. 北京: 国防工业出版社, 2006: 600-608.
(Ruan X G. Neural computing science—At cell level simulation brain function[M]. Beijing: National Defence Industry Press, 2006: 600-608.)
- [22] 张德丰. Matlab 神经网络应用设计[M]. 北京: 机械工业出版社, 2009: 52-55.
(Zhang D F. Matlab neural application design[M]. Beijing: Mechanical Industry Press, 2009: 52-55.)

(责任编辑: 郑晓蕾)