

大鼠脑海马结构认知机理及其在机器人导航中的应用

于乃功^{1,2}, 方 略^{1,2}, 罗子维^{1,2}, 苑云鹤^{1,2}, 蒋晓军^{1,2}

(1. 北京工业大学电子信息与控制工程学院, 北京 100124;

2. 北京工业大学计算智能与智能系统北京重点实验室, 北京 100124)

摘要: 为了构建具有类似于人和动物环境认知机理的移动机器人, 详细介绍了海马解剖学结构、信息传递回路、环境认知相关细胞空间放电认知机理. 将鼠脑海马结构认知机理应用在机器人平台上, 并通过介绍一种典型仿鼠脑海马结构认知机理的机器人导航模型来阐述大鼠脑海马结构在机器人导航中的应用. 结果表明: 机器人进入某一环境时能够自主地探索其所处空间环境, 经过不断的探索, 最终形成其所处环境的表征, 即成功构建所处空间环境的认知地图. 根据认知地图实现机器人在复杂环境中面向目标对象的导航任务.

关键词: 海马结构; 位置细胞; 头朝向细胞; 网格细胞; 认知机理; 机器人导航

中图分类号: TP 18

文献标志码: A

文章编号: 0254-0037(2017)03-0434-09

doi: 10.11936/bjtxb2016060082

Cognitive Mechanism of Rat Hippocampal Formation and Its Application in Robot Navigation

YU Naigong^{1,2}, FANG Lue^{1,2}, LUO Ziwei^{1,2}, YUAN Yunhe^{1,2}, JIANG Xiaojun^{1,2}

(1. College of Electronic and Control Engineering, Beijing University of Technology, Beijing 100124, China;

2. Beijing Key Laboratory of Computational Intelligence and Intelligent System, Beijing University of Technology, Beijing 100124, China)

Abstract: To construct a mobile robot with environmental cognitive mechanism which is similar to that of human beings and animals, the structure of the hippocampus, the loop of information transformation and the spatial discharge cognitive mechanism of the cells related to the environmental cognition were described in detail in this paper. The cognitive mechanism of the hippocampal formation was applied to the robot platform and a typical model of the structure of the hippocampus was introduced to elaborate its application in the robot navigation. The results show that the robot can enter an environment and explore the space environment freely. Through continuous exploration, the robot ultimately forms the representation of the environment, namely, it constructs the cognitive map of the environment successfully and then accomplishes its navigation task in complex environment based on cognitive map.

Key words: hippocampal formation; place cells; head-direction cells; grid cells; cognitive mechanism; robot navigation

环境认知是人和动物生存本领中最基本的一项技能,大量的神经生理学研究证实人和动物对于自

收稿日期: 2016-06-29

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(61573029);北京市自然科学基金资助项目(4162012)

作者简介: 于乃功(1966—),男,教授,主要从事机器人学、机器视觉、人工智能方面的研究, E-mail: yunaigong@bjut.edu.cn

身所处环境的认知主要由大鼠脑海马结构承担,海
马结构在大鼠脑内充当着其所处外部环境认知地图
的作用,认知地图表示的是外部环境在大鼠脑内的
神经重现.海马结构内大量神经细胞之间相互连接
构成一个复杂的神经网络,该网络具有强大的信息
处理能力,利用该网络来实现大鼠对环境的认知和
记忆^[1-2].

1 海马解剖结构和信息传递回路

海马结构(hippocampus formation, HF)由齿状
回(dentate gyrus, DG)、海马(hippocampus)(海马由
海马角 CA1 (cornu ammonis1)和 CA3 (cornu
ammonis3)组成)、脑下托(subiculum, Sub)、前下托
(presubiculum, Pre)、傍下托(parasubiculum, Para)
和内嗅皮层(entorhinal cortex, EC)组成,基于细胞
形态、连接方式和电生理特征又可将内嗅皮层
(entorhinal cortex, EC)分为内侧嗅皮层(medial
entorhinal cortex, mEC)和外侧嗅皮层(lateral
entorhinal cortex, lEC),如图 1 所示^[3-5]. 大脑皮层
下结构(subcortical structures)由内侧隔核(medial
septum)、前丘脑(anterior thalamus)和乳头体
(mammillary bodies)组成,它主要是通过穹窿伞纤
维束将信息投射到海马结构中的各部分区域^[3-4].
此外,内侧和外侧嗅皮层分别从嗅后皮层(postrhinal
cortex)和嗅周皮层(perirhinal cortex)接收新皮层输

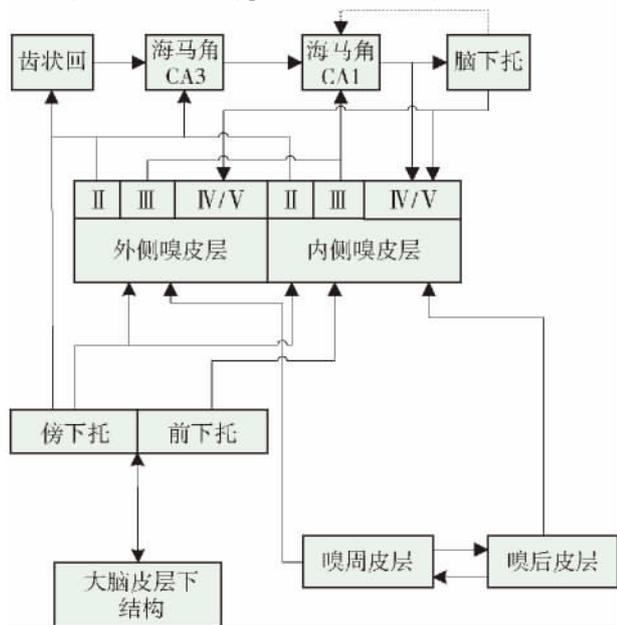


图 1 海马解剖结构和相关信息传递通路

Fig. 1 Hippocampus anatomy structure and information pathway

入,然后通过穿质通路投射到海马,其中内嗅皮层第
2 层中的神经细胞主要将信息投射到齿状回和海马
角 CA3 区,第 3 层中神经细胞主要将信息投射到海
马角 CA1 区^[3-4]. 前下托和傍下托是相互连接的,
前者主要将信息投射到内侧嗅皮层的第 3 层,后者
主要将信息投射到内侧嗅皮层的第 2 层、外侧嗅皮
层和齿状回^[3-4, 6]. 在海马中,连通性描述是由 DG
到 CA3 的苔藓纤维投射—CA3 到 CA1 的谢弗侧枝
投射—CA1 直接通过脑下托将输出投射到内嗅皮层
的深层—内嗅皮层再将信息投射到 DG 所构成的一个
单向突触回路^[3-4].

2 海马结构中与大鼠环境认知相关细胞

很久以前人们就已经认识到大脑众多功能的实
现关键在于大脑内部信息的传递和处理,因此研究
大脑内部神经元放电活动成为人们认识大脑是如何
实现其众多功能的重要手段.就神经元来讲,海马
结构中有关神经元与大脑皮层中其他神经组织神经
元相类似.一方面,海马结构各区域中兴奋性神经
元数量远远大于抑制性神经元,并且各兴奋性神经
元集合域之间有很高的关联性.另一方面,海马结
构各区域中所包含的兴奋性神经元种类、神经元之
间的连接方式,以及与其他部分的连通性也都各不
相同.齿状回中主要的兴奋性神经元是小颗粒神经
细胞(granule cell),海马角(cornu ammonis, CA)和
下托综合体(subiculum complex, SC)结构中主要的
兴奋性神经元是锥体细胞(pyramidal cell),内嗅皮
层中的神经元种类比较多,但是最为常见的是锥
体细胞(pyramidal cell)和星形细胞(stellate cell).
目前为止已发现与大鼠环境认知相关的主要神
经元细胞有位置细胞(place cell)、头朝向细胞
(head-direction cell)、网格细胞(grid cell).

2.1 位置细胞

1971 年 O'Keefe 等^[7]在海马结构中的 CA3 和
CA1 区发现了具有典型复杂放电活动的锥体细胞.
该细胞放电活动与动物的空间位置有很强的关联
性,只有当大鼠处于该细胞所对应空间环境中的特
定位置区域时,该锥体细胞才会产生动作电位^[8],
其参考坐标系为笛卡儿坐标系,位置细胞产生动作
电位的位置对应于笛卡儿坐标系内的某一坐标点,
该坐标点对应于空间环境某一位置点,因此将该
锥体细胞称为位置细胞,并将其对应空间放电狭小
范围称为该位置细胞位置野.位置细胞放电 CA1
和 CA3 区的位置细胞通常表现为单一位置野,但是

较大的环境中有时也会表现有多个位置野^[7-9]。研究发现当大鼠进入到新环境时,与位置细胞相对应的位置野能够很快建立并且长时间保持稳定^[10-44],此外,沿海马背腹轴方向位置细胞位置野越来越大^[15-17]。生理学实验所记录到的位置细胞位置野如图2^[18]所示,实线代表大鼠在所处空间中的自由运动轨迹,红色圆点表示位置细胞在该点被激活产生动作电位。

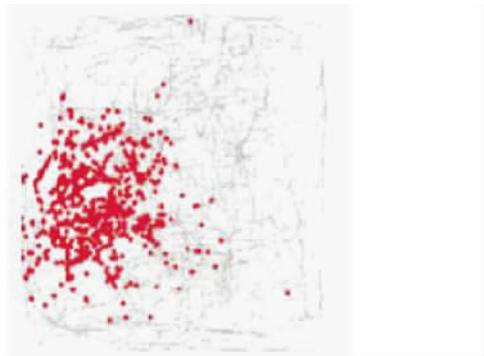


图2 位置细胞放电示意

Fig. 2 Diagram of discharge of place cell

海马结构中位置细胞的发现和位置细胞位置野与空间环境位置的一一对应关系表明海马扮演着认知地图的角色。位置细胞实时编码大鼠在其所处环境中的位置信息,即位置细胞联合放电特性表征了大鼠所处的外部空间环境。研究表明,位置细胞通过接收与环境相关的信息来对大鼠所处环境进行编码。这主要包括内源性信息、外源性信息以及海马内部循环信息^[19]。内源性信息主要包括大鼠本体感受、前庭感觉信息等^[20];外源性信息主要包括大鼠自身视觉、听觉、嗅觉、触觉信息等;海马内部循环信息指的是齿状回中苔状神经元细胞、CA3区锥体神经元细胞、颗粒神经元细胞以及中间神经元细胞之间的相互联系。一般情况下,当大鼠进入一个新的环境时,位置细胞主要依靠外源性视觉信息来对自己所处环境进行编码,而当大鼠进入比较熟悉的环境时,大鼠会无意识地利用内源性信息(自运动线索)计算其所处空间环境中的位置。

综上所述,海马结构中位置细胞提供了一个实时的、连续的、动态的空间环境位置表达。单一位置细胞代表大鼠所处空间环境中的某一位置点,全体位置细胞放电活动联合编码大鼠所处的整个环境。即大鼠海马结构中大量位置细胞联合响应在大鼠脑内部产生了一个对其所处空间环境的离散表达^[21]。

2.2 头朝向细胞

虽然位置细胞能够对空间环境进行离散表达,

但这对于面向目标的机器人导航是远远不够的,因为导航过程还涉及方向性问题。1984年Ranck等于大鼠前下托发现了头朝向细胞,后来又陆续发现头朝向细胞存在于后下托、前丘脑核(anterior thalamic nuclei)^[22]、丘脑核背侧(laterodorsal thalamic nucleus)^[23]等部位。头朝向细胞在大鼠脑内的功能类似于一个罗盘,它可以为大鼠提供方向信息,头朝向细胞响应会随着大鼠头朝向的变化而变化,头朝向细胞会对应大鼠某一特定头朝向发生最大化放电活动,将头朝向细胞最大化放电方向称作该头朝向细胞的偏好方向。其放电活动呈高斯曲线,如图3^[24]所示。

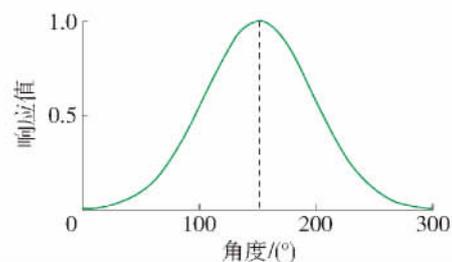


图3 头朝向细胞放电响应曲线

Fig. 3 Response curve of discharge of head-direction cell

图3^[24]所示的是一个头朝向细胞响应曲线,以水平角 0° 为起点,随着头朝向细胞朝向逐渐增大,头朝向细胞响应逐渐增大,当头朝向增大到该细胞最优方向(虚线所示为该头朝向细胞所对应的最大化放电方向,即该头朝向细胞的偏好方向) 150° 时,头朝向细胞响应达到峰值,随后头朝向细胞响应随着朝向增大而减小,类似于一个高斯过程。头朝向细胞的偏好方向是固定的,有且只有一个偏好方向,它不受环境、大鼠位置、速度等因素的影响。与位置细胞相类似,头朝向细胞联合响应实现了大鼠对水平方向的编码,将所有头朝向细胞的信息整合在一起后就产生了一个连续的大鼠头朝向信号。

2.3 网格细胞

位置细胞提供了一个实时、连续、动态的空间环境位置表达,头朝向细胞类似于一个罗盘为大鼠提供方向信息。但是,仅仅知道位置和方向信息还是不够的。例如,对于面向目标导航的机器人来讲,起始点和目标点之间有多条路线,从起始点出发向目标点行进过程中大脑如何知道行进的距离呢?2004年Fyhn等^[25]、2005年Hafting等^[26]通过实时记录大鼠在不同环境中觅食时内嗅皮层中有关神经元细胞的放电情况时发现了另外一种对空间位置具有特异性放电

活动的神经元细胞^[25-26]。具体表现为当大鼠在其所处空间环境自由运动时,该细胞在大鼠所处空间环境的特定区域内发生重复性放电规律,将此相对狭小的空间范围称为该神经细胞的放电野,该神经元细胞许许多多的放电野相互交叠成一个个节点,即网格节点。连接网格节点所形成的规则六边形网格野遍及大鼠所处的整个空间环境。基于这种网格结构,将该神经元细胞称之为网格细胞。当大鼠自由运动到规则六边形顶点处的任一网格节点时,相应网格细胞会发生最大化放电活动。后来网格细胞也被发现存在于前下托和傍下托^[27]等部位,并且该细胞的放电活动受头朝向细胞^[28]调制。图4^[18]为网格细胞放电示意图。图4(a)中实线表示大鼠的运动轨迹,红色圆点表示网格细胞的放电位置。

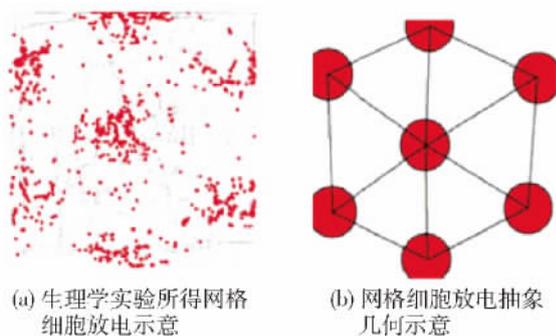


图4 网格细胞放电示意

Fig. 4 Diagram of discharge of grid cell

随着对网格细胞研究的不断深入,研究者发现将大鼠所处空间环境中的标志物移走或在黑暗的情况下,网格细胞的这种放电结构特征并不会发生显著改变,这说明网格细胞的放电特征不是仅仅单纯依靠视觉线索,而大鼠自己的本体感觉(内源性线索)信息的整合为网格细胞稳定的放电特征提供了重要保障。与位置细胞相类似,沿内侧内嗅皮层整个背腹轴方向网格细胞放电野是逐渐增大的^[29],网格细胞网格野规则的六边形特性表明了网格细胞在大鼠脑内类似于一把度量尺,当大鼠从某一位置出发后,它可以持续不断整合空间角度和线性距离来定位自身所处环境中的坐标,了解其在环境中的具体位置。

3 空间表征机制

以下分别介绍位置细胞、头朝向细胞、网格细胞空间表征机制。

3.1 位置细胞空间表征机制—位置细胞模型

大鼠海马中每个位置细胞都有自己对应的离散

响应阈,大量的位置细胞联合响应对大鼠所处空间环境产生一个离散表达。问题是如何得到单一位置细胞所对应的离散响应阈(位置野)。神经解剖学研究证实大鼠脑内嗅皮层与海马之间存在有双向纤维投射,该双向纤维投射构成了内嗅皮层-海马回路。内嗅皮层到海马的纤维投射表明了内嗅皮层是海马结构中海马(CA1和CA3)的主要输入来源。即内嗅皮层中网格细胞是海马区位置细胞的主要输入。网格细胞网格野作为位置细胞输入,具有单个激活域的位置细胞位置野作为输出。自从2005年发现网格细胞以来,一些模型被相继提出。其中包括基于边界矢量细胞输入的位置细胞模型^[30]、基于竞争学习算法的位置细胞模型^[31-32]、基于独立成分分析方法的位置细胞模型^[33]和基于Hebb学习规则的前馈神经网络建模方法的位置细胞模型^[34]。以上模型均能得到位置细胞的离散响应阈。图5^[21]为位置细胞空间联合放电示意图(Wilson和MaNaughton的实验数据^[35])。图中 xy 轴所成平面上方凸起的部分为位置细胞响应值,位置细胞的联合放电在某一特定区域形成了一个响应带,大量位置细胞构成海马细胞群,海马细胞群对大鼠所处的空间环境进行位置编码。

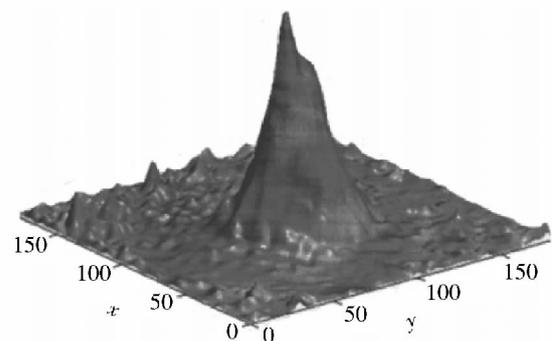


图5 位置细胞空间联合响应示意

Fig. 5 Diagram of place cells' spatial firing

3.2 头朝向细胞空间表征机制—头朝向细胞连续吸引子模型

海马区单个神经元空间响应为诸如位置、方向和速度等变量的神经编码提供了基础。需要构建模型去了解位置、方向和速度等变量的空间编码方式,以及它们如何相互作用与非空间信息去形成大鼠的空间记忆和引导大鼠复杂的空间行为。其中一个最重要的模型是Marr等^[36]提出的,海马CA3区神经元连接方式提供了一个用于联想记忆系统的理想基质,它能够存储皮层输入信息和恢复相关记忆。Marr等认为与某一特定事件记

忆相关的 CA3 区放电神经元之间的突触连接是可塑的. 在这种假设下, 集合中最初发生放电的一些神经元(对应部分线索) 将会陆续触发该集合中其他神经元放电, 这样, 最终与原始事件记忆相关的所有细胞一起放电(对应整个事件记忆). 因此, 网络会趋向于一个相对稳定的存储状态, 这个相对稳定的存储状态被称为吸引子. 一种特殊类型的吸引子是连续吸引子, 其稳定状态不是离散的, 而是一个连续的流, 这主要取决于网络的输入, 网络可以在一系列稳定状态之间移动^[37-38]. 这种表示是理想的连续变量表示(如方向信息).

到目前为止, 连续吸引子模型, 最有前景的应用是在头朝向细胞^[39]建模上. 头朝向细胞往往会被建立成环状吸引子模型, 如图 6^[37]所示. 代表不同方向的头朝向细胞组成一个环, 环上头朝向细胞之间的连接强度是它们偏好方向角度差的函数. 图 6(a) 中连续吸引子之间选择适当的对称连接关系, 就会在环的某一特定位置处建立一个稳定的“凸点”, 它代表的是目前的头朝向. 由于吸引子是连续的, 环上头朝向细胞连接强度的不对称性会使“凸点”沿着圆环平稳移动. 它反映的也就是大鼠头部的角速度变化. 图 6(b) 表示大鼠头部顺时针和逆时针运动时, 环上头朝向细胞连接强度发生不对称变化, 环上稳定的吸引子(即稳定的“凸点”)会跟着大鼠头部角速度变化沿着圆环平稳移动. 当大鼠头部没有运动时, 环上头朝向细胞连接强度不发生改变, 此时稳定吸引子不会沿着圆环移动.

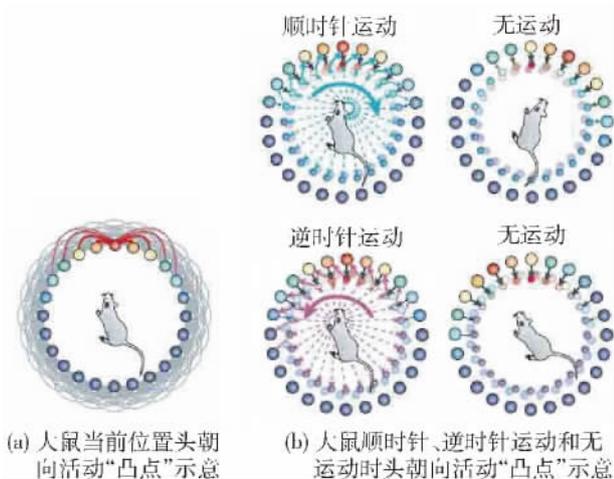


图 6 大鼠头朝向细胞连续吸引子模型

Fig. 6 Continuous attractor model of rat's head-direction cell

3.3 网格细胞空间表征机制-网格细胞模型

网格细胞网格野规则的六边形特性表明了网格细胞在大鼠脑内类似于一把度量尺, 当大鼠从某一位置出发后, 它可以持续不断整合空间角度和线性距离来定位自身所处环境中的坐标, 了解其在环境中的具体位置. 因此, 网格细胞规则的六边形放电特性对于大鼠对其所处空间认知、表征同样扮演着至关重要的角色. 自从 2005 年 Hafting 等^[26]于大鼠内嗅皮层中发现网格细胞以来, 研究者们相继提出了许多关于六边形排列的网格细胞网格野的形成机理建模方法, 这些机理大致分为 2 类: 一类被称之为吸引子模型^[40-47], 另一类被称为振荡干涉模型^[48-52].

3.3.1 网格细胞吸引子模型

网格细胞的吸引子模型认为神经网络由许许多多的吸引子构成, 而每个吸引子代表的是空间环境中的某一位置. 神经网络通过吸引子的兴奋和抑制信号来对整个环境进行编码, 如图 7^[37]所示, 圆圈代表的是吸引子所在位置, 箭头代表的是连接强度, 越靠近吸引子兴奋性信号越强, 抑制性信号越弱, 连接强度就越大. 相反, 离吸引子越远抑制性信号越强, 兴奋性信号越弱, 连接强度也就越小^[53].

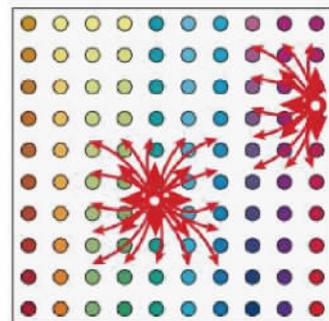


图 7 吸引子位置及连接强度

Fig. 7 Attractor positions and the connection strength

内嗅皮层中主要神经元网格细胞的很多特征在很大程度上能够印证吸引子理论. 内嗅皮层中的网格细胞排列是具有特异性的, Hafting 等^[26]发现在内嗅皮层中相邻的网络细胞间距和定向相同, 位相却是随机变化的, 沿着内嗅皮层背腹轴方向网格细胞的间距是逐渐变大的. 由此可以推测出沿内嗅皮层背腹轴方向有大量的网格细胞集群, 每个网格细胞集群间距、定向相同, 位相随机变化. 相邻网格细胞集群间网格野的间距是连续性变化的. 吸引子理论阐明了内嗅皮层中网格细胞位相变化的随机性, 不同网格细胞集群形成不同吸引子单元来对空间环境

进行表征。

吸引子模型既简单又形象,这对于研究者深入研究网格细胞放电结构特征具有启迪作用,但是必须认识到该模型并不能真正有效反映出网格细胞放电机理。因此,引入了网格细胞网格野的另外一种形成机理——振荡干涉模型。

3.3.2 网格细胞振荡干涉模型

能够正确表达网格细胞网格野形成机理的另外一类模型是振荡干涉模型。当大鼠在其所处空间环境中自由运动时,神经生理学实验记录到内嗅皮层—海马结构中的脑电图表现为8~12 Hz的theta波振荡^[54],而theta波与大鼠记忆功能和空间行为密切相关^[55]。1993年O'Keefe等^[56]发现当大鼠在位置细胞位置野范围内运动时,位置细胞会表现为theta波振荡放电活动^[56]。随后于2006年Hafting等^[26]发现当大鼠在网格细胞网格野范围内运动时,网格细胞同样会表现为theta波振荡放电活动。theta波隶属于被称为潜意识的脑电波,该波不仅具有记忆的功能,还在一定程度上能够影响动物自身的知觉、情绪等^[57]。Koenig等^[58]、Brandon等^[59]曾对大鼠进行过局部麻醉实验,实验结果表明当theta波振荡频率降低时,内嗅皮层中网格细胞周期性重复放电结构特征消失不见。内嗅皮层深层从头朝向细胞得到头朝向信息后,各头朝向细胞所投射过来的方向信息由内嗅皮层中神经元的不同树突所产生的theta波振荡来表征,然后对这些波进行叠加整合处理得到网格细胞网格野。基于振荡干涉模型的网格细胞网格野形成过程可以描述为:内嗅皮层中网格细胞接收来自于头朝向细胞所表征的方向信息,头朝向细胞所表征的方向信息由内嗅皮层中神经元的不同树突所产生的theta波振荡来表示,theta波振荡调整后得到体现在各个头朝向细胞偏好方向上的空间线性振荡波,最后对多个线性振荡波进行交叉整合得到六边形排列的网格细胞网格野(如图8^[41]所示),网格野节点即为波峰的重叠点,从而实现大鼠内嗅皮层中网格细胞对空间环境的编码功能。

4 大鼠脑海马结构在机器人导航中的应用

大鼠脑海马解剖学结构及海马结构中位置细胞、头朝向细胞、网格细胞的空间放电特征和以上细胞之间的信息传递为大鼠脑海马结构认知机理在机器人导航中的应用提供了一定基础,对其深入研究将有助于提高机器人的智能水平,使其更好地为人们服务。据此,建立相对应的一个神经网络模型,利

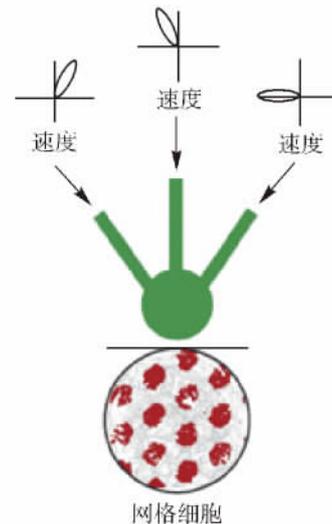


图8 网格细胞放电野振荡干涉模型

Fig. 8 Firing field of grid cell based on the oscillation interference

用该模型所具有的认知特性将其应用于机器人,使得机器人进入某一环境时能够自主地探索其所处空间环境,经过不断探索,最终形成其对所处环境的表征,即成功构建所处空间环境的认知地图。根据认知地图实现机器人在复杂环境中面向目标对象的导航任务^[60-63]。

2012年Erdem等^[63]提出了一种仿大鼠脑海马结构认知机理的面向目标导航机器人模型,该模型涉及大鼠脑内嗅皮层、海马、前额叶皮层3个区域的空间细胞。其中包括头朝向细胞、网格细胞、位置细胞和前额叶皮层(prefrontal cortex, PFC)细胞。如图9所示为头朝向细胞、网格细胞、位置细胞和前额叶皮层细胞所构成的神经网络模型。

图9描述的是相关空间细胞的连接关系,网格细胞接收不同头朝向细胞投射来的信息通过振荡干涉机制得到网格细胞的网格野,然后不同网格细胞输出的网格野线性叠加会产生高度限制、非周期的位置细胞放电野。所形成的位置细胞放电野与前额叶皮层中有关细胞的连接关系会产生一个位置细胞地图。而面向目标对象的机器人导航策略的关键就在于位置细胞地图表征机制的存在。那么,环境位置细胞地图是怎么产生的呢?一个由头朝向细胞、网格细胞和位置细胞组成的网络会驱使位置细胞地图的形成^[60],它主要是通过Hebbian学习规则来改变前额叶皮层中细胞之间的连接权值从而实现编码环境的拓扑结构。面对目标导航的机器人到达某一环境后,首先会通过随机探索逐渐形成所处环境的

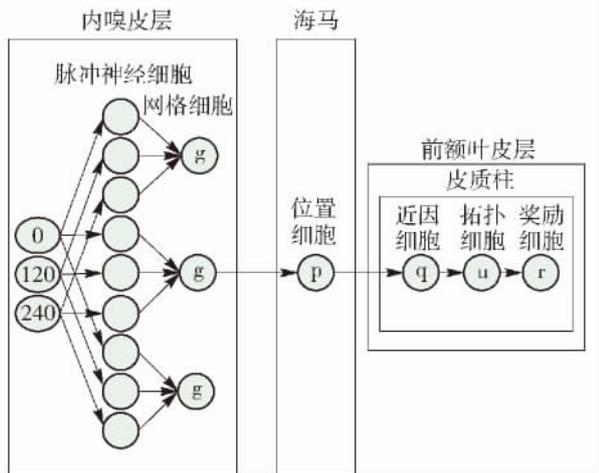


图9 头朝向细胞、网格细胞、位置细胞和前额叶皮层细胞所构成的神经网络模型

Fig. 9 Neural network model consisting of head-direction cells, grid cells, place cells and prefrontal cortex cells

位置细胞地图,而位置细胞地图则构成了机器人所处环境的完整表达。在探索阶段完成之后,面对目标导航的机器人能够根据所形成的位置细胞地图实现对目标位置的记忆,当机器人到达环境中的某一位置后会产生若干个候选方向的前向线性预见性轨迹探测,然后机器人会根据位置细胞所构建的认知地图和目标位置在前向线性预见性轨迹探测到的若干个方向中选择某一方向去逼近目标位置点,最终机器人会成功到达目标位置,从而实现面向目标导航任务。

5 总结和展望

1) 让机器人具备人一样的认知能力从而去适应复杂多变的环境是机器人发展的必然趋势,也是人工智能的一大研究热点。本文在参考国内外研究的基础上详细介绍了大鼠脑海马结构解剖图、海马结构中与环境认知相关的信息传递回路、相关细胞空间放电特以及空间表征机制。最后通过举例说明了海马结构所具有的认知功能在机器人面对目标导航任务中的应用。

2) 虽然对于大鼠海马结构认知机理的研究已经持续多年,但是对于大鼠海马结构环境认知机理的了解还是很有限的,要完全理解海马结构的认知机理还有很长的路要走。应该在已有认知机理的基础上继续深入研究,争取从更深层次上去理解海马结构认知机理,这对于机器人导航、路径规划等具有重要意义。

参考文献:

- [1] O'KEEFE J. Place units in the hippocampus of the freely moving rat [J]. *Experimental Neurology*, 1976, 51(1): 78-109.
- [2] O'KEEFE J, NADEL L. The hippocampus as a cognitive map [J]. *American Journal of Psychology*, 1978, 168(3): 863.
- [3] DAVID A, PIERRE L. *Hippocampal neuroanatomy* [M]. Oxford: Oxford University Press, 2006: 37-115.
- [4] VANSTRIEN N M, CAPPAERT N L, WITTER M P. The anatomy of memory: an interactive overview of the parahippocampal-hippocampal network [J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2009, 10(4): 272-282.
- [5] HARGREAVES E L, RAO G, LEE I, et al. Major dissociation between medial and lateral entorhinal input to dorsal hippocampus [J]. *Science*, 2005, 308(5729): 1792-1794.
- [6] KOHLER C. Intrinsic projections of the retrohippocampal region in the rat brain: I. the subicular complex [J]. *Journal of Comparative Neurology*, 1985, 236(4): 504-522.
- [7] O'KEEFE J, DOSTROVSKY J. The hippocampus as a spatial map: preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat [J]. *Brain Research*, 1971, 34(1): 171-175.
- [8] 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.
- [9] TAUBE J S, BURTON H L. Head direction cell activity monitored in a novel environment and during a cue conflict situation [J]. *Journal of Neurophysiology*, 1995, 74(5): 1953-1971.
- [10] MCNAUGHTON B L, BARNES C A, GERRARD J L, et al. Deciphering the hippocampal polyglot: the hippocampus as a path integration system [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1996, 199(1): 173-185.
- [11] ALYANL S, MCNAUGHTON B L. Hippampectomized rats are capable of homing by path integration [J]. *Behavioral Neuroscience*, 1999, 113(1): 19-31.
- [12] JEFFERY K J, BURGESS N. A metric for the cognitive map: found at last [J]. *Trends in Cognitive Sciences*, 2006, 10(1): 1-3.
- [13] FIETE I R, BURAK Y, BROOKINGS T. What grid cells convey about rat location [J]. *Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 2008, 28(27): 6858-6871.
- [14] 于平, 徐晖, 尹文娟, 等. 网格细胞在空间记忆中的作用 [J]. *心理科学进展*, 2009, 17(6): 1228-1233. YU P, XU H, YIN W J, et al. The roles of grid cells in spatial memory [J]. *Advances in Psychological Science*,

- 2009, 17(6): 1228-1233. (in Chinese)
- [15] PARRON C, SAVE E. Evidence for entorhinal and parietal cortices involvement in path integration in the rat [J]. *Experimental Brain Research*, 2003, 159(3): 349-359.
- [16] MAURER A P, VANRHOADS S R, SUTHERLAND G R, et al. Self-motion and the origin of differential spatial scaling along the septo-temporal axis of the hippocampus [J]. *Hippocampus*, 2005, 15(7): 841-852.
- [17] FYHN M, HAFTING T, TREVES A, et al. Hippocampal remapping and grid realignment in entorhinal cortex [J]. *Nature*, 2007, 446(7132): 190-194.
- [18] WITTER M P, MOSER E I. Spatial representation and the architecture of the entorhinal cortex [J]. *Trends in Neurosciences*, 2006, 29(12): 671-678.
- [19] 左艳芳, 罗非, 崔彩莲. 海马位置细胞对空间信息的处理 [J]. *生理科学进展*, 2006, 37(1): 6-10.
ZUO Y F, LUO F, CUI C L. Processing of spatial information by hippocampal place cells [J]. *Progress in Psychological Science*, 2006, 37(1): 6-10. (in Chinese)
- [20] 胡波, 隋建峰. 海马位置细胞空间信息处理机制的研究进展 [J]. *中华神经医学杂志* 2005, 4(4): 416-418.
HU B, SUI J F. Advance of mechanisms of spatial processing for hippocampal place cells [J]. *Chinese Journal of Neuromedicine*, 2005, 4(4): 416-418. (in Chinese)
- [21] SAMSONOVICH A V. Attractor map theory of the hippocampal representation of space [D]. Tucson, Arizona: University of Arisona, 1997: 1-302.
- [22] TAUBE J S. Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats [J]. *Journal of Neuroscience the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 1995, 15(1): 70-86.
- [23] CHURCHILL L, ZAHM D S, KALIVAS P W. The mediodorsal nucleus of the thalamus in rats: I. Forebrain gabaergic innervation [J]. *Neuroscience*, 1996, 70(1): 93-102.
- [24] RANCK J B Jr. Head-direction cells in the deep cell layers of dorsal presubiculum in freely moving rats [J]. *Soc Neurosci Abstr*, 1984, 10: 599.
- [25] FYHN M, MOLDEN S, WITTER M P, et al. Spatial representation in the entorhinal cortex [J]. *Science*, 2004, 305(5688): 1258-1264.
- [26] HAFTING T, FYHN M, MOLDEN S, et al. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex [J]. *Nature*, 2005, 436(7052): 801-806.
- [27] BOCCARA C N, SARGOLINI F, THORESEN V H, et al. Grid cells in pre- and parasubiculum [J]. *Nature Neuroscience*, 2010, 13(8): 987-994.
- [28] SARGOLINI F, MOSER E I. Conjunctive representation of position, direction, and velocity in entorhinal cortex [J]. *Science*, 2006, 312(5774): 758-762.
- [29] EHRET G, EGOROVA M, HAGE S R, et al. Spatial map of frequency tuning-curve shapes in the mouse inferior colliculus [J]. *Neuroreport*, 2003, 14(10): 1365-1369.
- [30] BARRY C, LEVER C, HAYMAN R, et al. The boundary vector cell model of place cell firing and spatial memory: reviews in the neurosciences [J]. *Reviews in the Neurosciences*, 2011, 17(1/2): 71-97.
- [31] ROLLS E T, STRINGER S M, ELLIOT T. Entorhinal cortex grid cells can map to hippocampal place cells by competitive learning [J]. *Network Computation in Neural Systems*, 2006, 17(4): 447-465.
- [32] 于乃功, 王琳, 李侗, 等. 网格细胞到位置细胞的竞争型神经网络模型 [J]. *控制与决策*, 2015, 30(8): 1372-1378.
YU N G, WANG L, LI T, et al. Competitive neural network model form grid cells to place cells [J]. *Control and Decision*, 2015, 30(8): 1372-1378. (in Chinese)
- [33] FRANZIUS M, VOLLGRAF R, WISKOTT L. From grids to places [J]. *Journal of Computational Neuroscience*, 2007, 22(3): 297-299.
- [34] SAVELLINI F, KNIERIM J J. Hebbian analysis of the transformation of medial entorhinal grid-cell inputs to hippocampal place fields [J]. *Journal of Neurophysiology*, 2010, 103(6): 3167-3183.
- [35] WILSON M A, MCNAUGHTON B L. Dynamics of the hippocampal ensemble code for space [J]. *Science*, 1993, 261(5124): 1055-1058.
- [36] MARR D, WILLSHAW D, MCNAUGHTON B. Simple memory: a theory for archicortex [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1971, 262(841): 23-81.
- [37] MCNAUGHTON B L, BATTAGLIA F P, JENSEN O, et al. Path integration and the neural basis of the "cognitive map" [J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2010, 7(8): 663-678.
- [38] BURGESS N, BARRY C, O'KEEFE J. An oscillatory interference model of grid cell firing [J]. *Hippocampus*, 2007, 17(9): 801-812.
- [39] ZHANG K. Representation of spatial orientation by the intrinsic dynamics of the head-direction cell ensemble: a theory [J]. *Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 2010, 16(6): 2112-2126.
- [40] WELINDER P E, BURAK Y, FIETE I R. Grid cells: the position code, neural network models of activity, and

- the problem of learning [J]. *Hippocampus*, 2008, 18 (12): 1283-1300.
- [41] GIACOMO L M, MOSER M B, MOSER E I. Computational models of grid cells. [J]. *Neuron*, 2011, 71(4): 589-603.
- [42] ZILLI E A. Models of grid cell spatial firing published 2005-2011 [J]. *Frontiers in Neural Circuits*, 2012, 6 (1): 16.
- [43] CONKLIN J, ELIASMITH C. A controlled attractor network model of path integration in the rat [J]. *Journal of Computational Neuroscience*, 2005, 18(2): 183-203.
- [44] 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 [J]. *Hippocampus*, 2008, 18(12): 1239-1255.
- [45] BURAK Y, FIET I R. Accurate path integration in continuous attractor network models of grid cells [J]. *Plos Computational Biology*, 2008, 5(2): 179.
- [46] SI B, ROMANI S, TSODYKS M. Continuous attractor network model for conjunctive position-by-velocity tuning of grid cells [J]. *Plos Computational Biology*, 2014, 10 (4): 1-18.
- [47] 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 [J]. *Neural Plasticity*, 2008, 2008(Special): 1-12.
- [48] FUHS M C, TOURETZKY D S. A spin glass model of path integration in rat medial entorhinal cortex [J]. *Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 2006, 26(16): 4266-4276.
- [49] BLAIR H T, WELDAY A C, ZHANG K. Scale-invariant memory representations emerge from moiré interference between grid fields that produce theta oscillations: a computational model [J]. *Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 2007, 27 (12): 3211-3229.
- [50] GIACOMO L M, ZILLI E A, FRANSEN E, et al. Temporal frequency of subthreshold oscillations scales with entorhinal grid cell field spacing [J]. *Science*, 2007, 315(5819): 1719-1722.
- [51] BURGESS N. Grid cells and theta as oscillatory interference: theory and predictions [J]. *Hippocampus*, 2008, 18(12): 1157-1174.
- [52] HASSELMO M E. Grid cell mechanisms and function: contributions of entorhinal persistent spiking and phase resetting [J]. *Hippocampus*, 2008, 18 (12): 1213-1229.
- [53] SAMSONOVICH A, MCNAUGHTON B L. Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model [J]. *Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 1997, 17 (15): 5900-5920.
- [54] HASSELMO M E, STERN C E. Theta rhythm and the encoding and retrieval of space and time [J]. *Neuroimage*, 2014, 85(2): 656-666.
- [55] SKAGGS W E, MCNAUGHTON B L, WILSON M A, et al. Theta phase precession in hippocampal neuronal populations and the compression of temporal sequences [J]. *Hippocampus*, 1996, 6(2): 149-172.
- [56] O'KEEFE J, RECCE M L. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm [J]. *Hippocampus*, 1993, 3(3): 317-330.
- [57] YAMAGUCHI Y, SATO N, WAGATSUMA H, et al. A unified view of theta-phase coding in the entorhinal-hippocampal system [J]. *Current Opinion in Neurobiology*, 2007, 17(2): 197-204.
- [58] KOENIG J, LINDER A N, LEUTGEB J K, et al. The spatial periodicity of grid cells is not sustained during reduced theta oscillations [J]. *Science*, 2011, 332 (6029): 592-595.
- [59] BRANDON M P, BOGAARD A R, LIBBY C P, et al. Reduction of theta rhythm dissociates grid cell spatial periodicity from directional tuning [J]. *Science*, 2011, 332(6029): 595-599.
- [60] VILLACORTA-ATIENZA J A, CALVO C, MAKAROV V A. Prediction-for-CompAction: navigation in social environments using generalized cognitive maps [J]. *Biological Cybernetics*, 2015, 109(3): 1-14.
- [61] YAN C, WANG R, QU J, et al. Locating and navigation mechanism based on place-cell and grid-cell models [J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2016, 10(4): 1-8.
- [62] ERDEM U M, MICHAEL J M, HASSELMO M. A hierarchical model of goal directed navigation selects trajectories in a visual environment [J]. *Neurobiology of Learning & Memory*, 2015, 117: 109-121.
- [63] ERDEM U M, HASSELMO M. A goal-directed spatial navigation model using forward trajectory planning based on grid cells [J]. *European Journal of Neuroscience*, 2012, 35(6): 916-931.

(责任编辑 吕小红)