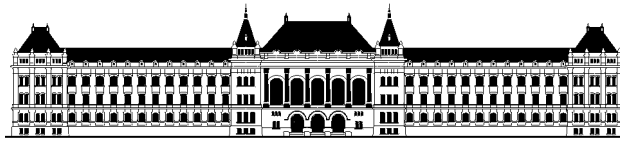


Nyilatkozat

Alulírott *Samu Dávid*, a Budapesti Műszaki és Gazdaságtudományi Egyetem hallgatója kijelentem, hogy ezt a diplomatervet meg nem engedett segítség nélkül, saját magam készítettem, és a diplomatervben csak a megadott forrásokat használtam fel. Minden olyan részt, amelyet szó szerint, vagy azonos értelemben, de átfogalmazva más forrásból átvettem, egyértelműen, a forrás megadásával megjelöltem.

Budapest, 2008. május 15.

Samu Dávid
hallgató



M Ű E G Y E T E M 1 7 8 2

BUDAPESTI MŰSZAKI ÉS GAZDASÁGTUDOMÁNYI EGYETEM
VILLAMOSMÉRNÖKI ÉS INFORMATIKAI KAR
IRÁNYÍTÁSTECHNIKA ÉS INFORMATIKA TANSZÉK

**Biológiai alapú navigáció a gridsejt-rendszer és a hippocampusz
modellezése alapján**

Készítette: **Samu Dávid**

Tanszéki konzulens: dr. Harmati István
egy. docens, BME-VIK, IIT

Külső konzulens: dr. Kiss Tamás
tud. munkatárs, KFKI-RMKI, Biofizikai Osztály

2008.

Kivonat

A patkányok agykérgének mediális részében 2004-ben egy, az állat pozíciójának függvényében különleges, periodikus háromszögrács aktivitási mintázatot mutató sejtekből álló neuron-hálózatot fedeztek fel. Több vizsgálati eredmény utal arra, hogy ezen sejtpopuláció része a vesztibuláris (belső motoros) jelek alapján történő *útintegrációs funkció* neurális megvalósításának, amely egyes állatok által alkalmazott összetett navigációs technikák alapjául szolgál. A diplomatéma megvalósítása során ezen *gridsejt-rendszer* vizsgálatát végeztem el szimulációs módszerekkel.

Az irodalomban található egyik gridsejt-rendszer modell implementálása után integráltam azt a Budapest Computational Neuroscience csoport által létrehozott, a rágcsálók hippocampális agyi hálózatának anatómiáján és fiziológiáján alapuló hely-reprezentációs rendszerbe. Az implementációt és a szimulációkat a Webots mobil-robot szimulátorban végeztem el, a szimulációs futások eredményeit pedig off-line értékeltem ki. A modell későbbi valós robot-környezetben történő megvalósítása, valamint az állatoknál fellépő hasonló probléma elemzése miatt a gridsejt-rendszer bemenetét terhelő zaj akkumulálódásának megakadályozását *a hippocampális állapot visszacsatolásával* értem el. A realisztikussági követelmények miatt a visszacsatolást egy on-line, az állatokban a neurális kapcsolat-erősségek változásánál megfigyelt tanulási mechanizmus alapján hoztam létre. A szimulációk során négy, a tanulási folyamatot vezérlő *tanulási szabály* által létrehozott kapcsolat hiba-eliminációs teljesítményét vizsgáltam meg, majd egy kiválasztott szabállyal kialakított visszacsatolás tanulási gyorsaságát és hiba-tűrését ellenőriztem.

A kapott eredmények alapján a megvalósított gridsejt-rendszer modell végrehajtja az útintegrációs alapon történő hely-reprezentációs funkcióját, ezáltal megfelelő, pozíció-függő bemenetet szolgáltat a hippocampusz-modell számára; az egyes tanulási szabályok segítségével létrehozott visszacsatolások pedig robusztus módon képesek megakadályozni a grid-rendszer bemenetét terhelő hiba halmozódását, és ezáltal fenntartani a konzisztens hippocampális hely-reprezentációt. A diplomamunka során elért eredmények alátámasztják azt a feltételezést, mely szerint az állatok gridsejt-rendszerében fellépő útintegrációs hiba alacsony szinten tartásáért a több-módusú információkat auto-asszociatív módon integráló hippocampális hely-reprezentáció felelhet.

Abstract

In 2004 a neuron population was found in the medial entorhinal cortex of the rats, which consists of such cells that show a special, triangular grid ordered activity fields in the navigation space. Strong evidence indicates that these neurons are part of the neural realization of the *path integration system*, which serves as the basis for complex navigation techniques applied by these animals. During my thesis work I have elaborate the analysis of this so-called *gridcell-system* with computational methods.

After implementing one of the gridcell-system models that can be found in the literature, I have integrated it into the place representation system based on the anatomy and physiology of the hippocampal brain structure of the rodents developed by the Budapest Computational Neuroscience group. I have carried out the implementation and the simulations of the neural network in the Webots mobile robot simulator, then I have evaluated the simulation results off-line. In order to be able to implement the model in a real robot environment, and to analyse the identical problem appearing in case of animals, I have prevented the noise-accumulation in the gridcell-system by setting up a feedback from the hippocampus. Because of the biologically realistic constraints of the system to be developed, I have created this feedback based on an on-line learning mechanism observed in animals during the changing of the neural connection strengths. In the course of the simulations, I have examined the noise-eliminating performance of four learning procedure governed by different *learning rules*, finally I have tested the noise tolerance and the learning speed properties of a choosen one.

According to the obtained results, the implemented gridcell-system fulfill its place representation function on the basis of path integration, thus it can provide a proper position-dependent input to the hippocampal model. The established feedback achieve to prevent the accumulation of the noise in the gridcell-system in a robust way, thus to sustain the consistent place representing state of the hippocampus. The outcomes of the thesis support the assumption, that the hippocampal place representation, which integrates multimodal information in an auto-associative way, can keep the appearing path integration noise in the gridcell-system at a low level.

Tartalomjegyzék

Bevezetés	1
1. Navigáció biológiai rendszerekben	3
1.1. Az agy működésének megismerése	3
1.2. Navigációs módszerek az állatvilágban	4
1.2.1. Random navigáció	5
1.2.2. Taxikus navigáció	5
1.2.3. Praxikus navigáció	6
1.2.4. Út-alapú (route) navigáció	6
1.2.5. Lokális navigáció	8
1.3. A rágcsálók térbeli tájékozódásának neurális alapjai	10
1.3.1. A lokális látkép	10
1.3.2. A fejránysejtek	12
1.3.3. A mediális entorhinális cortex, mint útintegrátor	14
1.3.4. A hippocampusban található helykód	15
1.3.5. A célmemória	17
2. A navigációs funkció neurális alapú modellezése	19
2.1. A computational neuroscience	19
2.2. Neuronok és modelljeik	20
2.3. Neuron-hálózati modellek	22
2.4. Szinaptikus plaszticitás és a hálózati tanulás modellezése	24
2.5. Hippokampusz és modelljei	27
2.6. Útintegrátor modellek és a MEC gridsejt-rendszere	30
2.6.1. Útintegrációt megvalósító kétdimenziós attraktor hálózatok	30
2.6.2. A gridsejtek a MEC-ben	33
3. Tervezési eredmények	38
3.1. A diplomamunka feladat bemutatása	38
3.1.1. A feladat háttere, az ICEA projekt	38
3.1.2. A feladat ismertetése	40

3.2.	A megvalósított gridsejt-rendszer modell bemutatása	41
3.2.1.	A Fuhs- és a Guanella-féle modellek összehasonlítása	41
3.2.2.	A Guanella-Verschure-féle gridsejt-rendszer modell bemutatás	43
3.3.	Az útintegrátorban akkumulálódó hiba kiküszöbölésének elemzése	49
3.3.1.	A probléma bemutatása	49
3.3.2.	A visszacsatolás funkcionális elemzése a megvalósítási eszközök fi- gyelembevételével	50
3.3.3.	A használt tanulási szabályok bemutatása	57
3.3.4.	A megvalósított visszacsatolási módszerek bemutatása és elemzése	59
4.	Megvalósítási részletek	63
4.1.	A szimulációs és tesztkörnyezet bemutatása	63
4.2.	Az modell-környezet bemutatása	64
4.3.	A feladatok megvalósítási részletei	65
4.3.1.	A GPS bemenet helyettesítése a kerék-elfordulás jeleivel	65
4.3.2.	A Guanella-Verschure-féle modell implementációja	66
4.3.3.	A zaj-szimuláció és a tanulási szabályok megvalósítása	70
5.	Szimulációs eredmények	73
5.1.	A zajmentes grid-rendszer	73
5.2.	A zajjal terhelt grid-rendszer	77
5.2.1.	A tanulási szabályok hiba-eliminációs képességének összehasonlítása	78
5.2.2.	A pre-szinaptikus kapuzás szabály hibátűrése	81
6.	Összefoglalás	85
	Irodalomjegyzék	87
	Rövidítések	89

Ábrák jegyzéke

1.1. A Honzik-útvesztő	7
1.2. Az Y-útvesztő (Y-maze)	8
1.3. A <i>Morris water maze</i> kísérlet elrendezése	9
1.4. Az ego- és allocentrikus orientáció	12
1.5. Egy fejránysejt hangoltsági görbéje	13
1.6. A fejránysejt populáció, mint egy gyűrű	13
1.7. Az útintegráció mechanizmusának végrehajtása	14
1.8. A patkány hippocampuszának metszete	16
1.9. Egy tipikus helymező	17
2.1. A neuron főbb anatómiai részei	21
2.2. Egy neuron felépítésének sorozatos egyszerűsítése	22
2.3. Egy kétrétegű előrecsatolt neuron-hálózat	24
2.4. Spike időzítés-függő plaszticitási görbék	25
2.5. A hippocampusz három működési módja	29
2.6. Egy két dimenziós folytonos attraktor hálózat	31
2.7. A tórusz topológia által definiált kapcsolatok	32
2.8. Mozgás a tóruszon és a keletkező tüzelési helyek	33
2.9. A gridsejtek aktivitása a pozíció függvényében	34
2.10. A gridsejtek helyfüggő tüzelési jellemzői	35
2.11. A gridsejtek rétegekbe rendeződése a MEC-ben	35
2.12. Több gridsejt-rétege együttes hely-reprezentációja	36
3.1. A CNS csoport által megvalósított hely-reprezentációs modell blokkvázlata	39
3.2. A CNS csoport hippocampusz modelljének hely-reprezentálása	40
3.3. A CNS csoport modelljén végrehajtandó módosítások	41
3.4. A Fuhs-Touretzky hálózat egy állapota és egy neuronjának tüzelési helyei	43
3.5. A Guanella-Verschure-féle neuronlap topológiája	44
3.6. A Guanella-Verschure-féle szinaptikus súlyfüggvény	46
3.7. A szinaptikus kapcsolatok modulációi a Guanella-Verschure modellben	49

3.8. A visszacsatolás meta-modellje: a megvalósítással szemben támasztott kritériumok és következményeik	52
3.9. Egy helysejt és egy gridsejt tüzelési mezőinek lehetséges helyzetei	53
3.10. A két működési szakaszra bontott rendszer blokkvázlata	60
3.11. Az egy működési szakasszal rendelkező rendszer blokkvázlata	61
4.1. A CNS csoport Webots szimulációs környezete és modell-robotja	65
4.2. Az „aktivitás-domb” kialakulása a gridsejt-rendszer egy rétegében	68
4.3. Az „aktivitás-domb” mozgása a gridsejt-rendszer két rétegében	69
4.4. Az alkalmazott hiba-függvény zaj-akkumulációja	71
5.1. A zajmentes grid-rendszer 9 sejtjének helyfüggő tüzelése	74
5.2. A megvalósított gridsejt-modell <i>gain</i> -spacing függése	75
5.3. Három gridsejt tüzelési helyei zajjal terhelt bemenetek esetén	77
5.4. A tanulási szabályok használatával kapott tüzelési helyek zaj jelenlétében	79
5.5. A pre-szinaptikus kapuzás teljesítménye a tanulási állandó és a tanulási szakasz hosszának függvényében	84

Táblázatok jegyzéke

1.1. Állatok navigációs technikái	9
3.1. A helysejt-gridsejt párok aktivitásai és értelmezésük	56
3.2. A „Küszöböz és Számlál” szabály működése a tanulási folyamat alatt	57
3.3. A megvizsgált folytonos tanulási szabályok	58
4.1. A megvalósított gridsejt-rendszer paraméterei	67
5.1. A gridsejt-jellemők megvalósulása a Guanella-Verschure modellben	77
5.2. A tanulási szabályok hiba-eliminációs teljesítményének összehasonlítása	80
5.3. A pre-szinaptikus kapuzás teljesítménye az alkalmazott fehér-zaj szórásának függvényében	82
5.4. A pre-szinaptikus kapuzás teljesítménye a tanulási állandó és a tanulási szakasz hosszának függvényében	83

Bevezetés

A természet és az állatok hosszú idő óta szolgálnak inspiráló ötletekkel a mérnöki diszciplínák számára. Mint az állatoknak, egy robotnak is *autonómnak* ([emberi] felügyelet nélkül működőképesnek) kell lennie a komplex környezetekben való boldoguláshoz, ehhez pedig tanulnia kell saját tapasztalataiból. Az állatok már képességeiket tekintve is lényegesen összetettebbek bármely eddig elkészített mesterséges rendszernél. Ezen képességek utánzásához egy valóban *biomimetikus* robot kognitív folyamatokat, testfelépítést, érzékelést és mozgási formákat is köcsönözne az állatvilágból. A modellként szolgáló élő „rendszerek” a kezdetleges gerinctelen életformáktól a gerincesek törzséig, a rovaroktól az emberig terjednek. Ilyen értelemben a *biorobotikát* maga az evolúciós sikeresség termékenyíti meg; azok a módszerek és a mögöttük meghúzódó folyamatok, amelyekkel az állatok képesek az előre megjósolhatatlan valós környezetekben a túlélésre, a robotok tipikus felügyelt laboratóriumi körülményeivel szemben. A technika és a műszaki tudományok fejlesztéséhez így a robotikai szakemberek a hagyományos mérnöki és számítógép tudományi módszerek mellett a biológia területéről is használnak fel szaktudást. Habár a biológiai kutatások jelentős előrelépéseket értek el az állatok agyi funkcióit illetően (a fiziológiáitól a viselkedési szintig) és a számítási teljesítmény növekedése által egyes neurofiziológia szinten végbemenő agyi folyamatok már valós időben szimulálhatók; jelenlegi biológiai és technológiai tudásunk még messze áll az olyan mesterséges lények létrehozásától, amelyek nem csak viselkedésükben, de működésükben is utánozzák az állatokat.

A biorobotika az intelligensebb, robosztusabb és flexibilisebb robotok építésének célja mellett a biológia számára is eszközt nyújt hipotéziseinek teszteléséhez, például az egyes agyfunkciók algoritmikus leírásának létrehozásával, ezzel is pontosítva a biológiai rendszerek működéséről alkotott fogalmainkat. Így a biorobotikára mint egy kettős célú diszciplínára kell gondolnunk.

Az állatok térbeli tájékozódási képességének vizsgálata, valamint a robotok megfelelően robusztus és autonóm navigációjának kifejlesztése már számtalan kísérlethez és kutatáshoz szolgáltak témaként. A fenti gondolatok miatt eredményes lehet az utóbbi *feladat* megoldását az előbbi *kérdésre* adott válasz alapján keresni. A biorobotika létrejötte óta az idegtudomány és a robotika tudományágai összeérnek, a területen élénk kutatások folynak a csábító kettős cél érdekében. A diplomamunka témája, a rágcsálók neurális szinten fellépő

„helyfelismerő” folyamatairól szerzett jelenlegi tudásunk egy számítási modellbe helyezése mögött is ezen kettős cél húzódik meg.

A diplomamunka első fejezetében egy kvalitatív elemzést adok az állatok természetes környezetükben és kísérleti körülmények között tapasztalt navigációs módszereiről azok egy lehetséges osztályozásán keresztül; majd, a tárgyalást a rágcsőkre szűkítve, bemutatom az ún. *lokális navigációs technikák* végrehajtásához szükséges agyi funkciók öt feltételezett komponensét, az azokért felelős agyterületek azonosítása mellett, amennyiben ez lehetséges.

A második fejezetben összefoglalom a *computational neuroscience* tudományág azon részterületeinek alapjait, amelyek eredményeit a munkám során felhasználtam vagy érintettem, és szükségesek a későbbi fejezetek megértéséhez; valamint felvázolom a diploma-feladat két főszereplőjének, a hippocampusz és a gridsejt-rendszer működésének egy-egy valószínűsíthető modelljét.

A harmadik fejezetben részletesebben bemutatom diplomamunka feladatát, majd annak tervezési szakaszában kapott eredményeket: a gridsejt-rendszer modell és hippocampuszból odaérkező visszacsatolás részletes funkcionális elemzését. Utóbbinál bevezetem a tesztelt tanulási szabályokat és visszacsatolási módszereket, működésük elméleti vizsgálata mellett.

A szimulációs és modell-környezet ismertetése mellett a negyedik részben kerül sor a megvalósítási részletek bemutatására, az implementált gridsejt-rendszer belső dinamikájának ellenőrzésével együtt.

Az ötödik fejezetben ismertetem a megvalósított modell szimulációs tesztelésével kapott eredményeimet a zajmentes grid-rendszer működéséről; a zajos rendszer esetében összefoglalom a különböző tanulási szabályok alkalmazásával elért hippocampális visszacsatolási teljesítményeket; végül bemutatom a kiválasztott pre-szinaptikus kapuzás tanulási szabály hibátűrésével és tanulási képességével kapcsolatos eredményeket.

Az utolsó fejezetben összefoglalom és értékelem az elért eredményeket, valamint felvázolok néhány jövőbeli továbbfejlesztési lehetőséget

Szeretnék köszönetet mondani az „ICEA brigádnak”, Erős Péternek, Kiss Tamásnak, Somogyvári Zoltánnak és (végül, de semmiképpen sem utolsó sorban) Ujfalussy Balázsnak, valamint a Budapest Computational Neuroscience csoport többi tagjának. Segítségükkel betekintést nyerhettem a diplomamunka alapját képező, szinte egyedülállóan sokrétű tudományágba, a computational neuroscience-be; emellett pedig egy igazán szerteágazó képzettségű és gondolkodásmódú szakembereket összefogó kutatócsoport mindennapjait is lehetőségem volt megtapasztalni.

1. fejezet

Navigáció biológiai rendszerekben

1.1. Az agy működésének megismerése

Az agy több szinten vizsgálható. Absztrakt szinten megkérdezhethetjük, hogy milyen beemeneti információra van szüksége egy feladat megoldásához, és hogy hogyan dolgozza fel ezt az információt. Például, ha egy állat képes egy véletlen útvonal megtétele után külső információ felhasználása nélkül egyenes úton visszatérni a kiindulási pozíciójába, akkor azt mondjuk, hogy képes az útintegráció megvalósítására. Mivel az útja során változik a kezdeti pozíciótól vett iránya és távolsága is, az állatnak (kétdimenziós felületen történő mozgást feltételezve) egy kétdimenziós vektor folyamatos nyomonkövetésére, *reprezentálására* van szüksége. Az ilyen vektorok ábrázolására általában Descartes (x, y) vagy polár koordinátákat (r, ϕ) használunk, az ezen koordináták kezeléséhez megalkotott matematikai algoritmusaink viszont valószínűleg nem is hasonlítanak az agyban neurális szinten végbemenő információ-feldolgozási folyamatokhoz.

Ahhoz, hogy megértsük, hogyan történik az útintegráció, meg kell tudnunk, hogyan ábrázolják a neuron-populációk az ehhez szükséges információt az agyban. A hippocampusban található *helysejtek* (1.3.4 pont) például alkalmasak a térbeli pozíció kódolására. Minden egyes ilyen sejtnek magas a tüzelési valószínűsége, ha az állat a környezet egy jól körülhatárolt kis részében tartózkodik; így a helysejtek populációja alkalmas az állat környezetén belüli helyzetének *ábrázolására*. Az ilyen és ehhez hasonló reprezentációk kezeléséhez alkalmazható algoritmusok nagyon különbözőek a Descartes vagy a polár koordinátákhoz megfelelőektől.

Annak megértéséhez, hogy az agynak milyen számítások elvégzésére van szüksége egy feladat végrehajtásához, meg kell határoznunk a feladat funkcionális összetevőit, amelyekkel az agy mint részfeladatok találkozik a megoldás során. Eközben azonban nem szabad azzal a feltételezéssel élni, hogy egy-egyértelmű leképezésnek kell lennie a feladatok ismétlődő összetevői és az agy anatómiai struktúrái között. Minden egyes részfeladat megoldása különböző agyi struktúrák közötti kölcsönhatás során valósulhat meg, és mindegyik agyi

struktúra több részfeladat megoldásában is szerepet játszhat. Mindezen elővigyázatossági megfontolások szem előtt tartása mellett azonban minden egyes agyterület lehetséges funkcióinak szűkítése, pontosítása egy kis győzelmet jelent az agy működésének *megértéséért* folytatott tudományos küzdelemben.

Az agy működésének pontosabb megismeréséhez, annak reprodukálásához (legyen az akár emberi, akár állati), nem állhatunk meg egy elvonatkoztatott, absztrakt szinten. A teljes megértéshez (az ún. „top-down” kutatási irányból közelítve) először is szükség van az általa alkalmazott reprezentáció és algoritmus megvalósítási részleteire is; majd (ha ez még nem elég), ezek ismeretében léphetünk még lejjebb, a fizikai „hardver implementációs” szinten található sajátosságokra. Egy több szinten érvényes elmélet létrehozásához pedig több szintről érkező adatok figyelembevételére van szükség.

Agyműködéssel kapcsolatos adatokat több formában kaphatunk. Az állatok viselkedésének megfigyelésével nyerhető adatokból következtethetünk arra, hogy agyuk mely információkat ábrázolja és melyeket nem. A neurofiziológia adatok jelentik a kulcsot a reprezentáció megvalósításának megértésében. Az anatómiai vizsgálatok során kapott adatok döntő szerepet játszanak a információ folyásának és a reprezentáció feldolgozásának megismerésében. Vannak lézió (egy vagy több agyi struktúra sérülése) során nyert ismeretek. Ebben az esetben arról kapunk közvetlen információt, hogy mit képes és mit nem képes az agy elvégezni az adott struktúra hiányában, az ép agyban betöltött szerepéről csak következtetés által nyerhetünk közvetett információt. Ezen következtetéseket azonban csak óvatosan szabad végrehajtani: az, hogy egy konkrét feladatot továbbra is végre tud hajtani az állat, még nem jelenti azt, hogy az adott agyterület nem játszik szerepet benne normális körülmények között, az állat akár egy teljesen más technikát is alkalmazhat a probléma megoldására. Megfordítva, attól, hogy egy terület sérülése után az állat egy konkrét feladat végrehajtására képtelen, még nem biztos, hogy az döntő szerepet játszik a probléma végrehajtásához szükséges számítási folyamatokban; lehet hogy csak az információ közvetítésében vagy a működés fenntartásában van szerepe egy másik, kritikus számításokat végző agyterületnél. Végül a neurofarmakológia adatok nagyon hasznosak a „hardver” szinten tapasztalható események, például a szinaptikus kapcsolatok dinamikájának, a neuro-transzmitterek szerepének megismerésében.

Az agykutatás másik oldalán az adatokat felhasználó elméletek, modellek és megvalósítások állnak. Ezeket részletesebben a 2. fejezetben fogjunk megvizsgálni.

1.2. Navigációs módszerek az állatvilágban

Az állatok számára mindennapos feladatot jelent a térbeli tájékozódás. Életük során folyamatosan navigációs problémákkal kell szembenézniük, az olyan egyszerűektől, mint a látható élelem irányába való haladás, az olyan összetettektől, mint az ismeretlen környezetből való hazatalálás. A különböző típusú feladatok megoldásához természetesen eltérő

navigációs technikák alkalmazására van szükség, ezen módszerek szigorú elkülönítése azonban nem egyértelmű feladat. Az irodalomban található osztályozásokról egy jó áttekintést ad Redish a *Beyond the cognitive map* című könyvében [1].

Az egyes taxonómiák különböznek abban, hogy milyen feltételeket szabnak a navigációs környezettel, feladattal kapcsolatban, milyen környezeti *támpontok* (a navigációt segítő külső információ-források) jelenlétét feltételezik; valamint az ezek alapján elkülönített módszerek számában is. Az alábbiakban a Redish által használt öt navigációs technikát mutatom be, amelyek megfelelően általános szituációkban alkalmazhatóak, de mégis elég részletes osztályozást nyújtanak számunkra a továbbiakhoz. Mindegyik esetben feltételezzük, hogy az állat feladata egy kitüntetett pont, a célterület megtalálása.

Külön megvizsgáljuk, hogy melyek azok a környezeti jellemzők, amelyek belső az ábrázolása egyes technikák alkalmazásához szükséges. Ezen térbeli információkat az állatnak külső és belső szenzoros információi alapján kell nyomon követnie, frissítenie (külső információ például a látvány, míg belső információ lehet az állat egységnyi idő alatt megtett elmozdulásának nagysága, vagy fejének testével bezárt szöge). A jellemzők reprezentációjának és frissítési folyamatának megvalósításával most nem foglalkozunk (lásd 1.3 és 2.1 pontok), tárgyalásunk ezen részét egy elvonatkoztatott, absztrakt szinten vizsgáljuk.

1.2.1. Random navigáció

Véletlen keresést kell alkalmaznia az állatnak abban az esetben, ha nem áll rendelkezésére információ a keresett cél és az (általánosan érzékelt) környezet kapcsolatáról. Ezen „stratégia” tipikus esete amikor az állat új környezetbe kerül; általánosan pedig azon problémák tartoznak ide, melyeknél az állat a hatékonyabb navigációs technikáit információ-hiány miatt nem képes alkalmazni, egy akár ismerős környezetben.

Természetesen a leghatékonyabb random navigáció a környezet optimális, szisztematikus feltérképezése, azonban általános esetben a véletlen kereséshez nem szükséges bármiféle reprezentáció kialakítása.

1.2.2. Taxikus navigáció

Az elnevezés az etológusok által használt „taxis” szóból ered, melynek jelentése „megközelíteni”, „valami irányába haladni”. Olyan technikára utal, melyben az állatnak a célponthoz jutást problémáját sikerült egy észlelt környezeti támpont felé haladás feladatára redukálnia; tehát például látja és felismerte a célt. Ezek jellemzően „alacsony szintű”, stimulusválasz jellegű stratégiák, így megvalósításukhoz egyszerű algoritmusok is elegendőek. Ebből adódó hátrányuk, hogy alacsony flexibilitással rendelkeznek: ha a támpont elmozdul, eltűnik vagy a tőle érkező szenzoros információ kritikusan megváltozik, akkor a taxikus technikák használhatatlanná válnak.

Anatómiai bizonyítékok szerint ezek a nagyon kezdetleges navigációs technikák az emlősök agyának phylogenetikailag ősi struktúráiból erednek (mint a superior colliculus vagy a bazális ganglia), ami arra utal, hogy evolúciósan régi technikákról van szó. Egyszerűségüket bizonyítja, hogy a rovarok és más primitív szervezetek navigációjának alapját jelentik. A taxikus stratégiákat főleg ezen szervezetekben vizsgálták.

Ahhoz, hogy az állat taxikus stratégiát alkalmazzon (például a célpont irányába haladjon), képesnek kell lennie az érzékelt támpont és a saját haladási iránya közötti szög, az *egocentrikus irány* (*egocentric bearing*) reprezentálására.

1.2.3. Praxikus navigáció

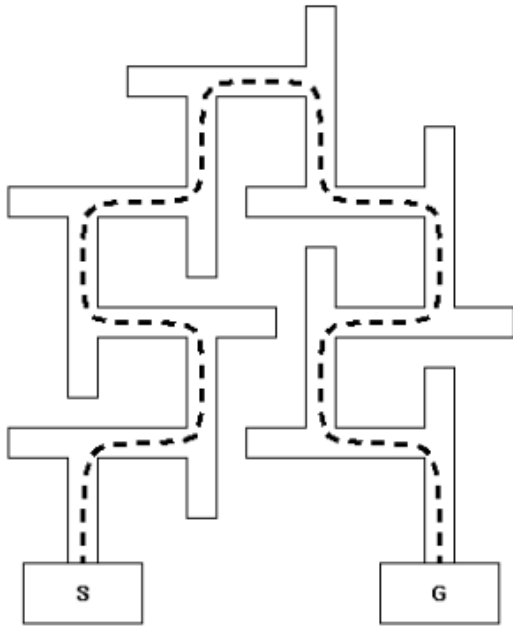
A kifejezés a görög „praxis” szóból ered, melynek jelentése „cselekvés”, „cselekedet”. Azon technikák tartoznak ide, melyekben az állat egy konstans (környezet-független) motorikus programon halad végig; tehát egy, az érzékszerveitől függetlenül mozgássorozatot hajt végre. Ilyen navigáció alkalmazható például egy olyan jól ismert környezetben, ahol az állat hiányos szenzoros információval rendelkezik (például sötét van). Általában kiindulási pozíciótól független, rögzített mozgássorozatot értenek alatta; de a teljes egészében belső (motoros) információk által vezérelt stratégiákat is ide sorolhatjuk, például az útinTEGRÁCIÓT (*path integration*, PI), amely használatát különböző fajoknál sikerült kimutatni, a hörcsögtől az emberig.

A rágcsálókön végzett korai (XX. század eleji) kísérleteket bonyolult, akár 15-20 elágazást is tartalmazó labirintusokban végezték (1.1 ábra). Már ezen kísérletek alátámasztották, hogy a rágcsálók használnak praxikus navigációs technikákat. Például a patkányok még extrém szenzoros hiányosságok mellett is képesek voltak a jól megtanult útvonalon eljutni a célhoz a fal érintése nélkül; sőt, olyan magabiztosan alkalmazzák a praxikus stratégiát, hogy a szenzoros információkat figyelmen kívül hagyva képesek nekifutni a falnak ott, ahol a kísérletezők lerövidítették a folyosó hosszát a megtanulthoz képest.

Mint a többi praxikus technikánál, az útinTEGRÁCIÓHOZ is szükség van egy, az elfordulás szögét egy külső referencia-irányhoz viszonyított orientáció, az *allocentrikus irány* (*allocentric bearing*), valamint a megtett távolságot nyomon követő mechanizmusra.

1.2.4. Út-alapú (route) navigáció

Az összetett környezetekben található útvonalak biztosabb megtanulását eredményezi, ha az állat nem egy hosszú, szenzor-független mozgássorozatot tanul meg, hanem az egyes kulcs pozíciókban fellépő szenzoros bemenetekhez egy-egy mozgási irányt vagy mozgássorozatot kapcsol. Ezzel a feladatot egy ilyen részfeladatokból álló, szenzorfüggő döntéssorozatára bontja. Az út-alapú navigáció tehát felfogható taxikus és praxikus alstratégiák sorozatának láncolataként, a taxikus és praxikus navigációkra pedig az út-alapú stratégiák egy-egy speciális eseteként tekinthetünk.



1.1. ábra. A *Honzik-útvesztő*. A Honzik által használt, 14 zsákutcát tartalmazó labirintus 1936-ból. (S: start, G: goal, cél) (forrás: *Redish: Beyond the cognitive map* [1])

E technika összetett környezetben is képes egyszerűen végrehajtható stratégiát adni, azonban tanulása során hosszú időt vesz igénybe, amíg minden döntési pozícióhoz egy-egy irány kapcsolódik. Ezt a hátrányt kompenzálja, hogy az asszociáció neurális szinten offline módon is végbemehet, például alvás közbeni *konzolidáció* (az új emlékek hosszútávú memóriába való elraktározódásának neurális folyamata, lásd 1.3.4 pont) során.

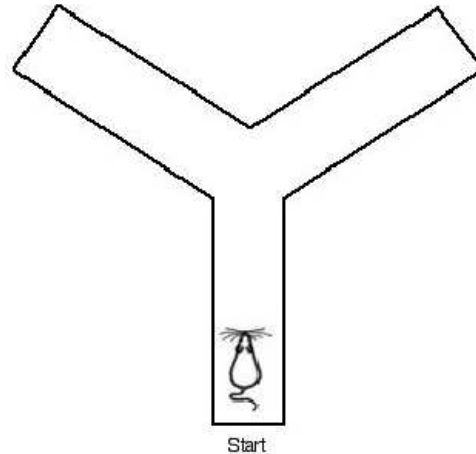
Mivel út-alapú navigáció taxikus és praxikus navigációk részfeladataiból áll, ezért az ezen technikához szükséges környezeti jellemzők ábrázolásokra van szükség: a döntési csomópontok megközelítéséhez az *egocentrikus irány* nyomonkövetése szükséges, míg a döntési pozíciók közötti mozgássorozatok megfelelő végrehajtása az *allocentrikus irány* és az elmozdulás reprezentálását követeli meg.

Ha az út-alapú navigációt pozíciók és vektorok (a szándékolt mozgási irányok) összekapcsolásaként definiáljuk, az állatnak csak úgy van lehetősége rövidítések tervezésére, ha felismer egy későbbi csomópontot a döntési pozíciók láncában és rögtön annak az irányába kezd el mozogni; támpontok jelenléte esetén taxikus technikával, külső segítség nélkül pedig valamilyen belső, a megtanult vektorok interpolációját elvégző mechanizmus használatával. Ez viszont azt jelenti, hogy út-alapú technikát használva az állat csak akkor képes ismeretlen területen áthaladó útvonal tervezésére, ha az a már bejárt terület konvex burkán belül van (bővebben lásd Redish [1]). Azonban például a patkányok ezen területen kívül is képesek rövidítések végrehajtására. Ez a hiányosság az út-alapú navigáció egyértelműen gyenge pontja, ami egy még komplexebb navigációs stratégiát létezését követeli meg.

1.2.5. Lokális navigáció

A lokális navigáció a közvetlen *támpontok* által nem meghatározott célpontozó való navigálás képessége. Az állat megtanulhatja a cél *helyzetét* a támpontok elhelyezkedéséhez képest; egy *térképet*, amin a célpozíció ismert. Ezután, ha tudja a saját pozícióját ezen a térképen, akkor megtervezheti a célhoz vezető útvonalat.

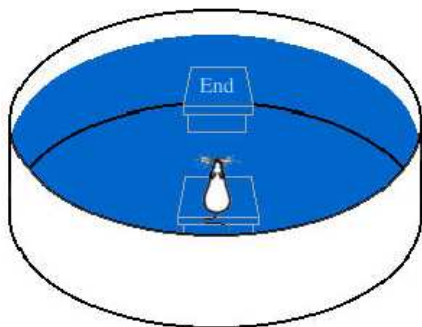
1.2. ábra. Az *Y-útvesztő* (*Y-maze*). Az *Y-útvesztő* (*Y-maze*) három egybevágó karral rendelkezik. A patkány az egyik kar végéből indul, és a másik kettő közül kell választania az elágazásnál. Az egyszerű kétértékű választás miatt egyszerű preferenciális és tanulási folyamatokkal kapcsolatos kísérletek elvégzéséhez használják (forrás: *Rat Behavior and Biology* [13])



Ez a stratégia tehát egy térkép, az un. *kognitív térkép* létrehozását követeli meg, amit Tolman vezetett be 1948-ban a rövidítések megtalálásának és a látens tanulás képességének magyarázatára (bővebben lásd Redish [1]). Utóbbi akkor tapasztalta, amikor a környezet előzetes felderítése könnyebbé tette a feladatok megoldását: egy *Y-útvesztő* (1.2 ábra) egyik karjába eleséget, másik karjába pedig vizet helyezett el, majd a patkányoknak engedte az útvesztő bejárását. Miután a patkányok fele éhessé, másik fele pedig szomjassá vált, a *felderített* útvesztőben mindegyik patkány a megfelelő irányt választotta.

A kulcs jelenség, amivel a lokális navigációs technika az út-alapú stratégiától megkülönböztethető, a lokális navigáció *mindent vagy semmit* tulajdonságából ered: az állat vagy tudja a helyzetét a térképen, vagy nem. Ezt Barnes és munkatársai gyönyörűen demonstrálták, amikor 1997-ben összesítették több száz *Morris water maze* (Morris-féle vízi útvesztő) (1.3 ábra) próbából álló kísérlet-sorozatukat. Azt találták, hogy a megtett utak hosszának hisztogramja erősen két-módosú: a próbák során az állat vagy egy közelítőleg egyenes útvonalon a célhoz jutott, vagy egy hosszú, körkörös utat megtéve találta meg azt. A tanulási periódus hosszának növelése szerint sorbarendezett hisztogramokról leolvasható volt, hogy a bimodalitás megtartása mellett a hosszú és a rövid útvonalnak megfelelő összetevők aránya folyamatosan a rövidebb felé tolódott el, ahogy egyre több állat volt képes elhelyezni magát és a célt kognitív térképén (bővebben lásd Redish [1]).

Lokális navigáció végrehajtásához az állatnak egy olyan térkép használatára van szüksége, amelyen tudja a saját és a célpontjának helyzetét is. A rövidítések megtervezéséhez szükség van a térképen található objektumok egymástól mért távolságának és irányának



1.3. ábra. A Morris water maze *kísérlet elrendezése*. Az „útvesztő” egy medencéből áll, amelyben vizet keverték össze tejjel, mésszel vagy festékkel, hogy a vizet átlátszatlanná tegyék. Valahol a medencében elhelyeznek egy dobogót (az ábrán „End”-del jelölve), amin állva a rágcsáló feje a víz szintje felett van. Az állat feladata ezen dobogó megtalálása. Ha a dobogó teteje néhány cm-rel a vízszint alatt van, akkor az állat nem láthatja azt, tehát nem használhat fel közvetlen vizuális segítséget (lásd taxikus navigáció), ha pedig minden alkalommal más pozícióból indul, akkor nem tanulhat meg egy konstans motorikus programot (lásd praxikus navigáció). Így ez a klasszikus kísérleti elrendezés alkalmas az állat memóriájának tesztelésére. Különböző segítések (pl. támpontok) és nehezítések (más indulási pozíció, sötétség, agyi sérülés, stb.) beiktatása mellett ez az egyik leginkább használt kísérleti környezet a rágcsálók navigációs képességeinek vizsgálatára. (forrás: *Rat Behavior and Biology* [13])

ismeretére, tehát el kell tudni helyezni őket egy közös koordinátarendszerben. A környezet egy ilyen, a támpont-halmaz elhelyezkedéséről metrikus (távolságmérték) információkat tartalmazó, kognitív térképének részleteivel a következő pontban foglalkozunk.

Navigációs technika	Reprezentálandó információ	Végrehajtható feladat
Random	nincs	véletlen keresés
Taxikus	egocentrikus irány	objektum megközelítés, tisztán szenzoros navigáció
Praxikus	allocentrikus irány, elmozdulás nagysága	szenzor-független mozgássorozatok
Út-alapú	egocentrikus irány, allocentrikus irány, elmozdulás nagysága	taxikus és praxikus feladatok szekvenciái
Lokális	metrikus térkép a környezetről	útvonalak, rövidítések tervezése

1.1. táblázat. *A bemutatott navigációs technikák összehasonlítása.*

Általánosan elmondható, hogy az egyre összetettebb navigációs technikákkal egyre nehezebb feladatok oldhatóak meg, azonban egyre nagyobb bemeneti- és belsőleg reprezentálandó információigénnyel rendelkeznek (1.1 táblázat).

Az ismertett technikák elkülönített használata az állatok számára valós környezetben természetesen nem lenne hasznos, például a kognitív térkép által meghatározott útvonalat érdemes folyamatosan korrigálni a szenzoros (látvány, stb.) információk alapján a térkép

metrikájában szükségszerűen fellépő hiba miatt. A bemutatott módszerek alkalmazására képes állatok számára a fenti felsorolás inkább egy hierarchikus sorrend: egy összetett navigációs feladatban a később bemutatott stratégiák magasabb szintű döntések meghozatalára képesek, a részfeladatokat pedig egy korábban bemutatott, kevésbé összetett módszer hajthatja végre. A neurofiziológusok azonban törekednek arra, hogy a bonyolult navigáció feladatokat végző állatok agyában a feladat egyes komponenseinek végrehajtásáért felelős területeket határozzanak meg, az agyterületek funkciók szinten történő minél pontosabb megértésének Ehhez például a fentiekben bemutatott speciális kísérleti környezeteket és feladatokat megteremtve próbálják az egyes agyterületeket a többitől szeparáltan vizsgálni.

1.3. A rágcsálók térbeli tájékozódásának neurális alapjai

A rágcsálókban a lokális navigációs technikák alkalmazásának képessége Redish [1] szerint öt különböző térbeli jellemző reprezentációján alapul:

Lokális látkép: az állat és a környezetében található, támpontok kölcsönös viszonyának ábrázolása

Fejirány: a fej orientációjának ábrázolása egy külső referencia-irányhoz képest

Útintegrátor koordináták: a pozíció vektor-aritmetikán alapuló metrikus reprezentációja

Helykód: a pozíció (és esetleg a hozzájuk tartozó érzelmek) multimodális reprezentációja, amely összekapcsolja a lokális látképet az útintegrátor koordinátákkal

Célmemória: a motiváció és a térbeli pozíciót kódoló bemeneteket összekapcsoló reprezentáció, amely alapján az útvonaltervezés megtörténik

Az 1.1 pontban kifejtettek miatt nem várhatjuk el előzetesen, hogy az absztrakt alrendszerek anatómiailag lokalizáltak legyenek, azonban ezen felsorolás elemei a kívánt funkció megvalósíthatóságán kívül a kísérleti eredményekre is építenek, amelyek alapján többnyire sikerült a fenti feladatok ellátásáért felelős agyterületeket elkülöníteni. Ezen kísérleti eredményekből levonható következtetéseket fogjuk áttekinteni ebben a pontban.

1.3.1. A lokális látkép

A lokális látkép a környezeti támpontokat szenzoros megjelenésük alapján ábrázolja. A látképnek minimálisan az egyes támpontok térbeli jellemzőinek reprezentálását kell tartalmaznia, mint például a távolság és az irány. Habár a *lokális látkép* kifejezést szigorúan véve az *adott pontban tapasztalható látvány*ként lehetne értelmezhető, nem követeljük meg,

hogy kizárólag vizuális információk alapján alakuljon ki támpontokról kapott *kép*. A rágcsálók képesek navigálni különböző nem-vizuális információk segítségével is, mint például halló-, szaglászervi vagy szomatoszenzoros jelek alapján, és természetesen az összes külső érzékszervből érkező információ befolyásolja az adott pontban kialakuló (általánosított) látképet.

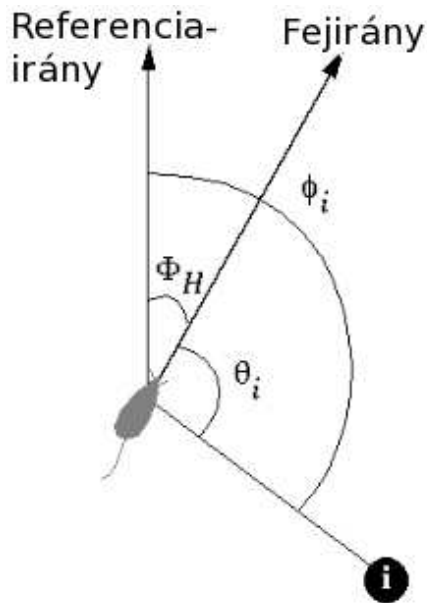
A lokális látkép tehát azon szenzoros bemenetekből áll, amelyeket az állat a környezet adott pontjában, adott orientációval képes érzékelni. Megfelelően sok megkülönböztethető támpont segítségével a lokális látkép egyértelműen írja le a környezet minden pontját; azonban a valós világban található támpontok időről-időre elmozdulnak, megváltoznak vagy eltűnnek, így nem lenne kielégítő, ha a kognitív térképét kizárólag a lokális látkép alapján alakítaná ki az állat. Mindemellett a lokális látképre az összes navigációs technikához szükség van (a random navigáció kivételével): a taxikus módszerek megkövetelik a támpont reprezentációját az azokhoz való közelítés érdekében, de még a praxikus navigációhoz is szükség van szenzoros bemenetekre, ha csak a kezdeti stimulus-válasz jellegű reakció miatt is. Azonban a lokális látkép a fejlettebb technikák alkalmazására képes állatokban fő szerepét a lokális navigációs rendszer inputjaként játssza.

A lokális látkép alapján történő helymeghatározáshoz szükség van az egyes támpontok elhelyezkedésére az állathoz képest (pozíciófüggő jellemzők), valamint azok egyedi megkülönböztető jegyeik alapján történő felismerésére (pozíció-független jellemzők). A pozíciófüggő jellemzők ábrázolása eddigi ismereteink alapján a távolság és az irány reprezentációjával valósul meg. A támpontok távolsága összefüggésben áll azok retinán érzékelhető nagyságával és a horizonthoz viszonyított helyzetükkel is. Így egy ezen jellemzőkre érzékeny neuron a távolságra is érzékeny lesz. A főemlősök és a ragadozó emlősök szemei fejük elülső részén helyezkednek el, amik ezáltal sztereo-látással segítik a távolság meghatározását. A rágcsálók préda-állatok, és mint az ilyeneknek általában, szemük fejük oldalsó részén találhatóak, ezzel csak mintegy $50^\circ - 80^\circ$ -os binokuláris látást biztosítva nekik. Az ezeknél az állatoknál megfigyelt kis fejmozgások valószínűleg a parallaxis érzékelésével nyújtanak számukra további távolság információt.

Az orientáció egocentrikusan vagy allocentrikusan ábrázolható (1.4 ábra). Az állatnak egy adott támponttól vett egocentrikus iránya a támpont és az állat fejének iránya közötti szög, míg az allocentrikus irány a támpont és egy külső referencia-irány által bezárt szög. Az egocentrikus irány megkapható az adott orientációban tapasztalható szenzoros bemenetekből, míg az allocentrikus irány (az ábrán ϕ_i) kiszámítható az egocentrikus irányból (θ_i) az állat fejránnya és a referencia-irány közötti szög (Φ_H) segítségével.

$$\phi_i = \theta_i + \Phi_H \quad (1.1)$$

A taxikus navigációs technikák a stimulus irányába való orientáció és annak követése miatt általában az egocentrikus irányon alapulnak, a lokális navigációs módszerek azonban az



1.4. ábra. *Ego- és allocentrikus orientációk.* Φ_H : a fejirány és a referencia-irány közötti szög, θ_i : az i . támponthez mutató egocentrikus irány, ϕ_i : az i . támponthez mutató allocentrikus irány (forrás: *Redish: Beyond the cognitive map* [1])

allocentrikus irány meghatározását igényelik.

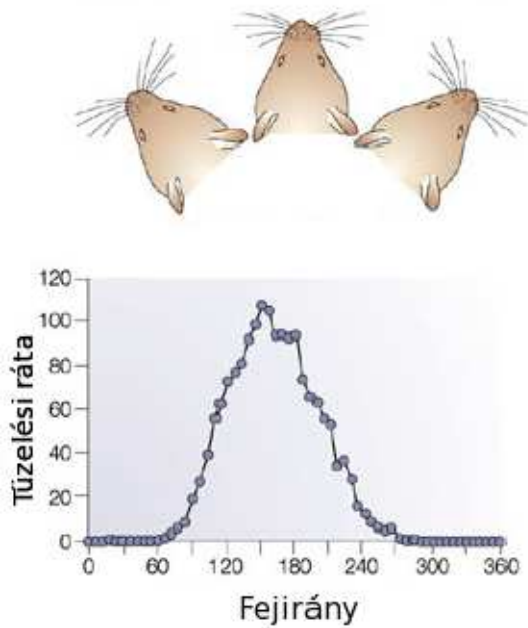
Jelenleg nincs tudomásunk a lokális látkép kialakulásáért egészében felelős anatómiai központról. A kísérletek alapján a reprezentáció két fő útvonalon oszlik el: az agykéreg vizuális régióinak a dorzális (hátsó) vonala ábrázolhatja a térbeli jellemzőket, míg annak ventrális (elülső) útvonala reprezentálhatja a támpontok megkülönböztető jellemzőit.

1.3.2. A fejiránysejtek

Az allocentrikus irány reprezentálásának fő előnye, hogy az független az állat orientációjától, azonban 1.1 alapján az egocentrikus irány mellett az állat fejirányának egy referencia-irányhoz viszonyított szögének ábrázolását is igénylik. Pontosan ezen utóbbi tényező ábrázolását végzik el az agy több területén megtalálható ún. fejiránysejtek. A kísérleti kutatók a rágcsálók fejének irányára hangolt sejtekre bukkantak például a posztszubikulumban, a thalamikus magokban és az agykéreg több területén is.

Minden egyes fejiránysejt rendelkezik egy preferált iránnyal. Ha az állat feje ebbe az adott irányba néz, akkor a neuron maximális aktivitást mutat, majd ahogyan a fej orientációja távolodik ettől az iránytól, úgy csökken a sejtaktivitás is (1.5 ábra). Mivel a sejt kitüntetett iránya nem függ a pozíciótól, az nem kódolhat egy támponthez tartozó egocentrikus orientációt; annak egy referencia-irányhoz viszonyított allocentrikus orientációt kell kódolnia.

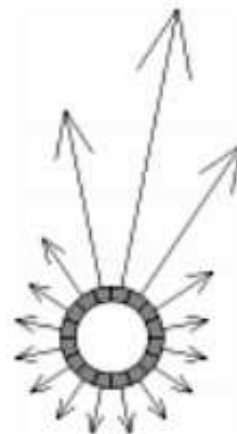
Több fejiránysejt egyidejű vizsgálata során a kutatók azt találták, hogy a sejtek kitüntetett irányai közötti eltérés állandó a különböző környezetekben. Ez alapján, ha a fejiránysejteket egy egydimenziós gyűrű alakzatba rendezve képzeljük el, mindegyik sejtet a preferált irányának megfelelő pozícióba helyezve (1.6 ábra), akkor minden pillanatban a



1.5. ábra. *Egy fejiránysejt hangoltsági görbéje.* Az ábra egy, a fej irányára érzékeny neuron tüzelési rátáját (lásd 2.2 rész) ábrázolja a fej orientációjának függvényében. (forrás: *Vann és Aggleton [4]*)

populáció egy irányt kódol. Így beszélhetünk a fejirány-reprezentáció egészen értelmezett irányról: ϕ_i preferált iránnyal és F_i aktivitással (normalizált tüzelési rátával, lásd 2. fejezet) rendelkező fejiránysejt populáció minden időpontban $\phi = \sum_i F_i * \vec{v}_i$ súlyozott vektorösszegnek megfelelő irányt kódolja, ahol \vec{v}_i a ϕ_i irányba mutató egységvektor. Amennyiben a kitüntetett irányok egyeneletes oszlanak el a 360° -os értelmezési tartományukon, a fenti módszerrel a fejiránysejt populáció egészen értelmezett ϕ irány pontosan az állat fejének orientációját fogja megadni. Természetesen a valódi fejiránysejtektől nem várhatjuk, hogy preferált irányaik egyeneletes eloszlást mutassanak, azonban az eredmény közelítőleg érvényes marad amíg az hozzávetőleg egyeneletes. Az információ ilyen módszerrel történő ábrázolását *populációs vektorkódolásnak* nevezzük.

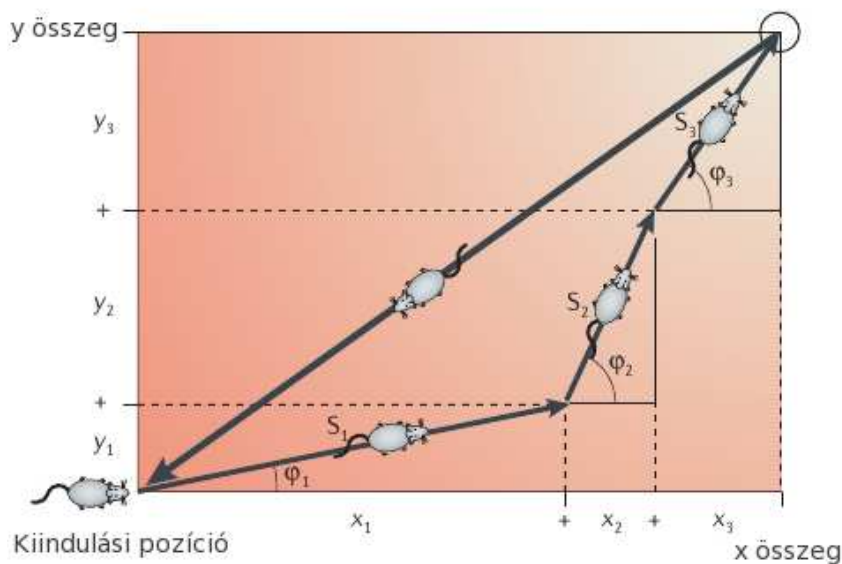
1.6. ábra. *A fejiránysejt populáció, mint egy gyűrű.* A körgyűrű mindegyik szakasza a középponttól a szakasz irányába érzékeny fejiránysejtnek felel meg, a nyilak hossza pedig arányos a tüzelési rátával. (forrás: *Redish: Beyond the cognitive map [1]*)



A fejiránysejt alrendszer tehát az állatot egy belső iránytűvel látja el, így az valószínűleg nélkülözhetetlen a irány-koordináta frissítésén alapuló navigációs feladatok megoldásában. Működéséhez szükség van egy, a fent bemutatott stabil reprezentációt fenntartó mechanizmusra, valamint a reprezentáció folyamatos frissítésére a lokális látkép és vesztibuláris (motoros) input alapján.

1.3.3. A mediális entorhinális cortex, mint útintegrátor

Az útintegráció az egyenes úton a kezdőpontba visszajutás képessége a környezet bármely pontjából, még sötétben vagy kanyargós útvonal megtétele után is. Ezen angolul *dead reckoning*-nak is nevezett képességet megfigyelték már a hörcsögöknél, a házi egereknél, a patkányoknál, több madár- és rovarfajnál, a kutyákban és macskákban valamint az emberekben is. Az állatok útintegrációja több mint egy évszázadon keresztül vita tárgya volt, beleértve Alfred Wallace és Charles Darwin nézeteinek eltérését is. Wallace álláspontja az volt, hogy az állatok hazatalálását szagok segítik, míg Darwin az útintegráció használatát feltételezte. Azóta több, gondosan megtervezett kísérlet is kimutatta Darwin igazát: ezen képesség vesztibuláris és motoros belső jelek integrációjának következménye (bővebben lásd *Redish: Beyond the cognitive map* [1]).



1.7. ábra. Az útintegrációs mechanizmus végrehajtása. Ha a minden lépés során ismert a mozgás sebessége (S_i) és iránya (φ_i) egy, akár önkényesen választott koordináta-rendszerben, akkor lehetőség van a pozíció folyamatos nyomonkövetésére. (forrás: *McNaughton és mtsai* [5])

Az útintegráció alapgondolata az 1.7 ábrán látható: ha az állat tudja a pozícióját, a sebességét és a mozgási irányát egy t időpontban, akkor a $t + \Delta t$ időpontban a helyzete meghatározható. A fő probléma az útintegrációval, hogy ha sebesség vagy az irány mérése nem egészen pontos, akkor a pozíció folyamatos frissítése során abban *akkumulálódó* hiba keletkezik, a hely reprezentációjának pontatlansága növekedni fog. Ezen hiba-akkumuláció korrigálható például a lokális látképéből származó információval, így tehát az útintegrátor alrendszer működéséhez nem követel meg tökéletesen pontos bemeneteket.

Azon kérdésre, hogy *Mely agyi struktúrák játszanak közvetlen szerepet az útintegráció megvalósításában?*, Redish könyvében ([1]) a következő öt kritérium kielégítését látta szükségesnek a funkciót megvalósító agyterületekre nézve:

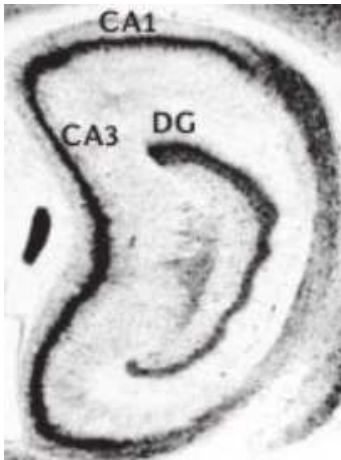
1. *Együttesen képesnek kell lenniük a pozíció reprezentálására*, tehát a sejteknek olyan aktivitás-mintázatot kell mutatniuk, ami az állat helyzetével korrelál.
2. *Bemenetet kell kapniuk a fejránysejt-rendszerrel.* A pozíció reprezentációjának frissítéséhez az útintegrációs-rendszernek szüksége van az állat mozgási irányára.
3. *Bemenetet kell kapniuk a motoros és a vesztibuláris rendszerrel.* Szintén a pozíció reprezentációjának frissítéséhez szükséges az állat sebességének ismerete.
4. *Reprezentációjukat az állat mozgásával összhangban kell frissíteniük.* Más szavakkal, az útintegrációs-rendszernek képesnek kell lennie egy, a 1.7 ábrán bemutatott vektor összegzéssel ekvivalens művelet végrehajtására.
5. *Kimenetet kell küldeniük a helykóddal kapcsolatban levő területek felé.* (lásd 1.3.4 pont)

Redishnek ezen sorok írása közben (1999-ben) még nem állt rendelkezésére a Hafting és munkatársai által 2004-ben kimutatott, ún. *gridsejtekkal* kapcsolatos eredmények ([6]), amelyek a mediális entorhinális kortextet jelölték meg, mint az útintegráció során nyert hely-reprezentáció központját (bővebben lásd 2.6.2 pont).

1.3.4. A hippocampusban található helykód

Ismerős környezetben navigálva az állatnak minden alkalommal egy konzisztens reprezentációra van szüksége a pozíciójáról. Változó vagy helyzet-meghatározásra elégtelen vizuális támpontok esetén is kell lenni olyan mechanizmusnak, amely ezt a konzisztens hely-reprezentációt képes beindítani és fenntartani. A kísérleti eredmények arra utalnak, hogy a hippocampus (1.8 ábra) helysejtjei alkalmasak erre a feladatra.

A girusz dentátusz szemcsesejtjei, valamint a CA3-as és CA1-es régiók piramissejtjei által mutatott tüzelések mintázatok (1.9 ábra) erősen korreláltak a patkány pozíciójával: az egyes sejtek akkor tüzelnek, ha az állat egy konkrét helyen tartózkodik (a sejt ún. *helysejtje*). Ezek a *helysejtje* a rágcsálók agyának legjobban tanulmányozott sejtjei,



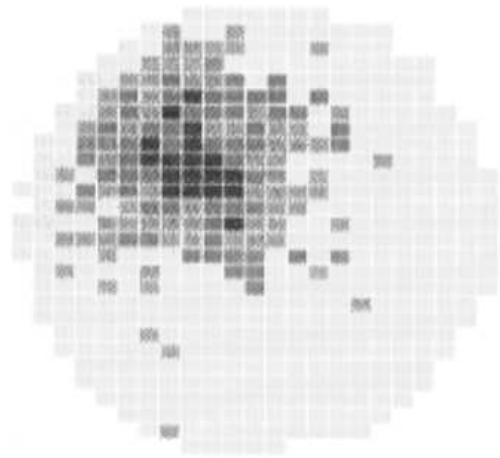
1.8. ábra. A patkány hippocampusának metszete. A három fő régió, a DG (girusz dentátusz), a CA3 és a CA1 jellegzetes kettős „C” alakzatot formálva kapcsolódnak össze. (forrás: *McNaughton és munkatársai* [5])

kísérletek százaiban vizsgálták, hogy a különböző környezeti hatások hogyan befolyásolják működésüket. Az eredmények közül itt csak a kulcs jellemzők emeljük ki (bővebben lásd *Redish: Beyond the cognitive map* [1]):

1. A távoli támpontok elmozdulásával a helymezőkben ezzel arányos elmozdulás következik be
2. A támpontok eltűnésével a helysejtek továbbra is összefüggő, konzisztens helymezőket mutatnak
3. A helysejtek sötétben is folytatják jellegzetes tüzelésüket
4. A hippocampus szemcse- és piramissejtjeinek tüzelési rátái nem csak a hellyel korrelálnak, hanem például a szagokkal, minták egyezésével/különbözőségével, feladatokkal és azok végrehajtási szakaszaival
5. A helysejtek különböző környezetekben eltérő helymezőket mutatnak
6. Zárt, behatárolt útvonal esetén a helysejtek haladási-irány függőek; nyílt területen történő véletlen bókászás közben irány-függetlenek

A fentiek alapján kijelenthetjük, hogy a hippocampusban található helysejteknek bemenetet kell kapniuk a lokális látkép ábrázolásáért felelős alrendszerrel (1. és 5. jellemzők), az útintegrációs agyterület(ek)től (2. és 3. jellemzők) és egyéb, a végrehajtandó feladatok ábrázolásáért is felelős területtől (4. és 6. jellemzők). Ezáltal a hippocampusnak lehetősége van egy olyan belső térkép létrehozására, mely a multimodális bemenetekre (a szenzoros jelekre, valamint az útintegrációs agyterület állapotára) építve a pozíció robusztus reprezentálására valósítja meg, és emellett feladat-függő elemeket is képes ábrázolni. A hippocampus tehát egy ideális jelölt a kognitív térképet megvalósító agyterület szerepére.

1.9. ábra. *Egy tipikus helymező.* Az ábra egy CA1-ből származó helyezett tüzelési rátáját mutatja egy kör alakú aréna megkülönböztetett pozícióiban. A sötétebb színek magasabb, a világosabb színek alacsonyabb tüzelési rátákat jelölnek. (forrás: (forrás: *Redish: Beyond the cognitive map* [1])



1.3.5. A célmemória

A navigációs feladatok végrehajtásához nem elegendő, ha az állat képes a kezdőpozícióba való visszajutásra, el kell tudnia érni a célját a kezdőpontból. Ha a lokális navigációs rendszer csak az állat aktuális pozícióját ábrázolja valamilyen koordinátarendszerben, ez az információ nem lesz elegendő a cél megtalálásához, szükség van a cél pozíciójának reprezentálására is ugyanebben a koordinátarendszerben. Ezt a szerepet játssza a célmemória.

Minden környezetben minden egyes feladat végrehajtása közben a célmemóriának (1) ábrázolnia kell a cél helyzetét a feladat végrehajtására használt koordinátarendszerben; és (2) meg kell határoznia az útvonalat az állat aktuális pozíciójától a célhoz. Két lehetséges számítási módszer adódik ezen feladatok végrehajtására. Az állat vagy minden helyzetben meg tudja tervezni útvonalát a célhoz, vagy képes egy irány hozzárendelésére a pozíció és a feladat reprezentációihoz. Az útvonaltervezés anatómiájáról még igen keveset tudunk, de valószínűsíthető, hogy a nucleus accumbens végzi a pozíció-feladat párhoz történő irány-asszociációt. Erre alkalmassá teszi, hogy információt kap (a CA1-en keresztül) a hippocampusban található helykódból, az érzelmi és motivációs központnak nevezhető amygdalából, valamint hogy motoros cselekvéseket válthat ki a subpallidális régió keresztül.

A célmemória egyik fontos feladata tehát az állat aktuális pozíciója és a cél közötti trajektória-tervezés. Ha a megtervezett útvonalon akadályok találhatók, az állatnak egy nehezebb úton kell eljutnia a célhoz, a célmemóriának pedig meg kell tudnia terveznie ezen komplex trajektóriákat is. A rágcsálók képesek különlegesen összetett útvonalak megtanulására, mint például a 1.1 ábrán látható labirintus bejárására, azonban jelenleg nem tudjuk, hogy agyuk hogyan reprezentálja ezen akadályokat vagy hogyan hajtja végre kikerülésük megtervezését. Számos robot-algoritmus született már összetett útvonalak megtervezésére és akadályok kikerülésére, mint például *potenciál mezők*, *foglaltsági rácsok*,

szinuszos transzformációk, vagy *gráfkeresés* alapján történő navigációk (egy áttekintést és referenciákat lásd Trullier [7]), azonban ezen algoritmusok nem nevezhetők neurális alapú megvalósításoknak.

2. fejezet

A navigációs funkció neurális alapú modellezése

2.1. A computational neuroscience

Dayan és Abbott könyvük ([2]) előszavában a computational neuroscience-t a következőképpen definiálják:

„A computational neuroscience a neurális jelek információ-tartalmának megértésére irányuló megközelítés az idegrendszer több különböző strukturális szinten történő modellezése által; ideértve a biofizikai, a hálózati és a rendszer-szinteket.”

Dayan és Abbott szerint az elméleti analízis és a modellezés fontos eszközöket jelentenek annak leírásában, hogy *mit* csinálnak a különböző idegrendszerek; annak meghatározásában, hogy *hogyan* végzik el ezen funkciókat; valamint annak megértésében, hogy *miért* az adott módon működnek. Az idegtudomány átfogó területei a molekuláris és sejt szintű tanulmányoktól a humán fiziológiáig és pszichológiáig terjednek. Az elméleti idegtudomány ezen aldiszciplínák közötti párbeszéd kialakulását segíti elő a különböző szintű leírásokat összekötő kapcsolatok meghatározásával, valamint a közös fogalmak és elvek felismerésével.

A *mi*, *hogyan* és *miért* kérdéseket *leíró*, *mechanisztikus* és *értelmező modellekkel* közelíthetjük meg. A *leíró modellek* nagy mennyiségű kísérleti adatot próbálnak meg összegezni minél teljesebben és pontosabban, így jellemezve a neuronok és idegsejt-hálózatok működését. Ezek a modellek biofizikai, anatómiai és fiziológiai eredmények széles skáláján alapulhatnak, elsődleges céljuk azonban a jelenségek leírása, nem pedig azok magyarázása. A *mechanisztikus modellek* másrészt azon kérdésre próbálnak választ adni, hogy hogyan végzi működését az idegrendszer az ismert anatómiai, fiziológiai és kis-hálózati struktúrákon. Ezen modellek gyakran összeköttetésként szolgálnak a különböző szintű jelenségek leíró modelljei között. Végül az *értelmező modellek* számítási és információ-elméleti elveket

használnak fel az idegrendszeri funkciók viselkedési és kognitív jelentőségének felderítése érdekében. Az értelmező modellek próbálnak választ adni arra a kérdésre, hogy miért úgy működik az idegrendszer, ahogyan teszi.

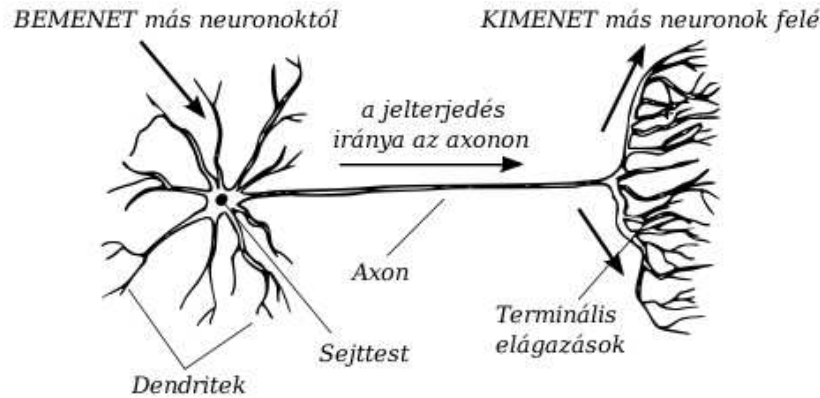
A neuronok és neurális hálózatok matematikai és számítógépes modellezése kiegészíti az idegtudomány hagyományos technikáit, alátámaszthatja vagy cáfolhatja a kísérleteken alapuló elméleteket, és új kérdések felvetésével segíti a kutatókat a további kísérletek megtervezésében. A konkrét kutatási területek között szerepel például a neuronok megfelelő működéséhez szükséges biofizikai mechanizmusok feltárása, neurális hálózatok számítógépes szimulációja, tanulási modellek, szenzoros információk reprezentációja neurális hálózatokban, szenzoros-motoros jeleket integráló rendszermodellek, valamint a biológia érzékelés, a motor-kontroll vagy az észlelés matematikai analízise.

Ebben a fejezetben áttekintjük a computational neuroscience-nek a navigációs funkció neurális alapú modellezéséhez szükséges részterületeit, a kapcsolódó modelleket, valamint az azok háttérében meghúzódó elméleteket és kísérleti eredményeket, a megvalósítási részletek mellőzésével.

2.2. Neuronok és modelljeik

A neuronok elektromos jelek létrehozására és továbbítására specializálódott sejtek. *Dendrit*jeiken keresztül kapnak bemenetet más neuronoktól, *axon*juk pedig továbbítja a neuron kimenetét más idegsejtek felé (2.1 ábra). Működésüket alapvetően meghatározzák morfológiai (szerkezeti) jellemzőik (mennyi elágazást tartalmaz dendrit-fájuk, milyen hosszú az axonjuk, stb.) és fiziológia sajátosságaik (pl. a sejt-membránban található ion-csatornáik vagy kapuk jellemzői, amelyek Na^{2+} , K^+ , Ca^{2+} és Cl^- ionokat engednek ki és be a membránon keresztül). Ha az idegsejt membrán-feszültsége a sejt bemeneteit képező neuronok által egy küszöbszint feletti depolarizációba kerül, akkor egy pozitív visszacsatolású folyamat kezdődik el, a neuron egy akciós potenciált (*action potential*, *spike*) hoz létre, amivel az axonjához kapcsolódó neuronok membrán-feszültségének növelésére vagy csökkentésére képes, a kapcsolat típusától függően. Az idegsejtek ezen a módon képesek nagyon gyorsan és akár nagy távolságokon is jelek továbbítására (a neuronok és modelljeik részletes leírásához lásd *Dayan és Abbott: Theoretical Neuroscience* [2]).

Jelentős mennyiségű ismerettel rendelkezünk már a neurális aktivitás kiváltásáért felelős biofizikai mechanizmusokról, amelyek a neuron-modellek létrehozásának alapjául szolgálnak. Ezen modellek a több ezer csatolt differenciál-egyenletet tartalmazó nagyon részletes leírásoktól a nagy hálózatok tanulmányozásához hasznos, nagymértékben leegyszerűsített „karikatúrákig” terjednek. A következőekben egy rövid leírást adok a legelterjedtebb neuronmodellekről, részletességük és számítás igényük szerinti (amennyire ez lehetséges) csökkenő sorrendbe rendezve.



2.1. ábra. Egy tipikus neuron főbb anatómiai részei. (forrás: Érdi Péter: *Complexity explained* [3])

Multikompartmentális modellek: a modellezett neuront elkülönített régiókra, kompartmentekre osztják fel; majd az axon a dendritek hosszában mért térbeli pozíciótól (x) és az időtől (t) folytonosan függő membrán potenciált diszkrét értékek halmazával ($V_\mu(t)$) közelítik, amelyek a különböző kompartmentek potenciáljait reprezentálják. A membrán-potenciál numerikus számításához minden kompartmentre a szomszédaitól is függő, csatolt közönséges differenciál-egyenletek megoldására van szükség, a kompartmentek száma pedig akár több ezer is lehet.

Kábel egyenletek: a neuron membrán-potenciálját a fenti hely (x) és idő (t) függvényében folytonosan írják le; nem osztják fel azt diszkrét, ekvipotenciálisnak feltételezett részekre. Emiatt ezen $V(x, t)$ bonyolultabb dinamikájának meghatározásához már parciális differenciál-egyenletek megoldására van szükség, igaz csak egy kompartmentre.

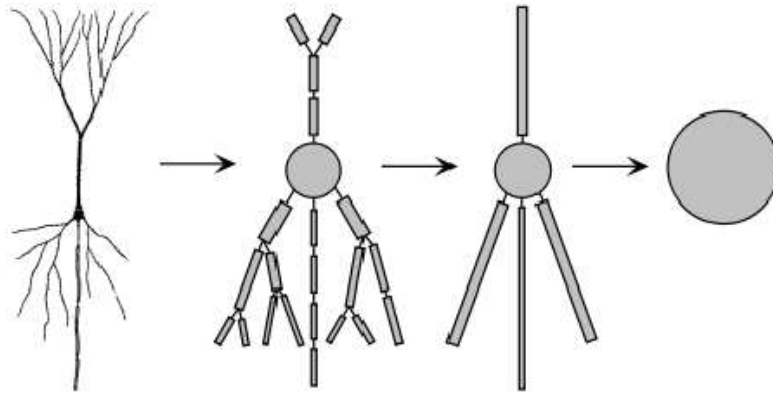
Integrál és tüzel modellek: az akciós potenciál kiváltásáért felelős biofizikai mechanizmusok figyelmen kívül hagyásával az előzőekhez képest drámaian leegyszerűsített neuron-modellek. A neuron bemeneteire érkező feszültségek integrálásával, egy differenciál-egyenleten keresztül határozzák meg a membrán-potenciál ($V(t)$). Ha az egy küszöbérték fölé emelkedik (V_{th}), akciós potenciált hoz létre, majd a feszültség egy kezdeti értékre esik vissza (V_{reset}).

Ráta modellek: az idegsejtet minden időpontban egy számmal jellemzik ($r[t]$), ami a neuron adott időablakbeli tüzelési rátája (időegységre eső akciós potenciáljainak száma, esetleg a maximális rátával 0–1 közé normálva). Kiszámításához az előző időablakban bemeneteire érkezett ráták összegzése után arra egy nemlineáris küszöbfüggvényt alkalmaz. Az akciós potenciál kiváltásához szükséges kis időskálájú dinamikus jelen-

ségeket (pl. kapunyitás, membrán-potenciál változás) teljesen figyelmen kívül hagyja, így a neuron belsejében lejátszódó folyamatok modellezésére alkalmatlan.

McCulloch-Pitts neuron: a neuronok működésének ledurvább közelítései a ráta modell bináris esetei. Ezek a már csak távoli absztrakcióknak nevezhető modellek az idegsejt állapotát minden időpontban (időablakban) a passzív (0) vagy az aktív (1) értéknek feleltetik meg.

Az egyre egyszerűbb modellek alkalmazásával tehát mind kevesebb, a neuron működését meghatározó jellemzőt és belső folyamatot próbálunk meg leírni; ezzel viszont kis időtartományokon egyre pontatlanabb eredményekhez jutunk, ami a szemlélődésünk időskáláját szükségszerűen az egyre nagyobb tartományok felé tolja el.



2.2. ábra. *Egy neuron felépítésének sorozatos egyszerűsítése.* A neuronok különböző számú diszkrét komponens segítségével írhatóak le, ahol mindegyik komponens egy azonos membrán-potenciállal rendelkező régiót modellez. A legegyszerűbb leírást a egykompartmentális modell adja az ábra jobb oldalán. (forrás: *Dayan és Abbott: Theoretical Neuroscience* [2])

2.3. Neuron-hálózati modellek

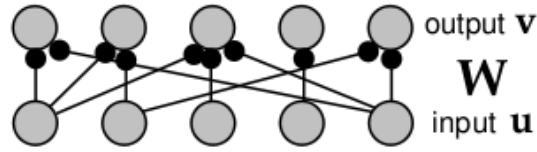
A neuronok információ átadására alkalmas kapcsolódásait *szinapszisok*nak nevezzük. Az összetett szinaptikus kapcsolat-rendszerek képezik a neurális hálózatok működésének alapját. Egy tipikus neuron az emlősök agykérgében például több ezer szinaptikus bemenetet fogad. A szinaptikus kapcsolat bemenetet adó neuront *pre-szinaptikus* sejtnek, a kapcsolatból inputot fogadó neuront *poszt-szinaptikus* sejtnek nevezzük. Három kapcsolódási osztály különböztetünk meg: az előremutató kapcsolatok (*feedforward connections*) egy adott régióba egy olyan másik régióból visznek inputot, amely egy konkrét információfeldolgozási folyamat korábbi szakaszán helyezkedik el. A rekurrens kapcsolatok (*recurrent*

connections) egy adott régió belül kapcsolnak össze neuronokat, amik tehát az információ-feldolgozási folyamat azonos szintjein levőnek tekinthetők. A visszacsatoló kapcsolatok (*topdown connections*) pedig a jeleket egy későbbi szakaszon található területről szállítják hátrafelé. Ezen definíciók természetesen a régiók és a feldolgozási szakaszok helyes meghatározásán alapulnak, azonban általánosságban elmondható, hogy ha egy agyterületen jelen vannak rekurrens szinapszisok, akkor azok sokkal nagyobb számban találhatóak meg ott, mint a visszacsatoló, vagy az előremutató kapcsolatok.

A neuron-hálózatok modellezéséhez például az előző pontban bemutatott neuron modelleket használhatjuk fel. A legpontosabb működést a legrészletesebb modelltől várhatjuk, azonban a neuronok számának növekedésével hamar számolási, paraméter-beállítási, számítás időbeli és interpretációs nehézségekbe fogunk ütközni, amelyek megoldása jelenleg nem tisztázott és valószínűleg felesleges is. Egy több száz vagy több ezer idegsejtet tartalmazó hálózat viselkedésének vizsgálata során általában nincs szükség például az egyes neuronok ion-áramainak ismeretére, ha rendelkezünk egy olyan egyszerűbb modellel, amely az általunk vizsgálni kívánt jellemzőket megfelelően képes közelíteni. Mivel a modellezők gyakran csak a modellezett neuron-populációknál tapasztalható idő-függő, valamint az egyes neuronok teljes időtartományon vett tüzelési mintázatait szeretnénk elemezni, általában megelégszenek a rátamodellek használatával, azzal a kompromisszummal, hogy csak viszonylag nagy (\sim tizedmásodperces) időtartományokon tudják megfelelően közelíteni az egyes neuronok tüzelési aktivitásait.

A tüzelési-ráta modellek tehát mellőzik a kis időskálákon meghatározó folyamatok nyom követését, így sokkal könnyebben szimulálhatóak számítógépen, kimeneteik felhasználhatók a hálózati dinamika jellemzőinek analitikus számítására, végül a részletesebb, tüzelő neuron-modelleknek több szabad paraméterük van, amelyek beállítása nehézkes lehet. Azonban a rátamodelleknek is megvannak a maguk hátrányai a hálózati modellezés terén is. Nem megfelelőek például a tüzelési *időzítések*, és ezáltal azok korrelációinak tanulmányozására, amelyek viszont fontosak lehetnek az idegrendszer egyes funkcióinak megértésében. Dayan és Abbott könyvükben [2] egy részletesebb összehasonlítást adnak, melynek végén arra a következtetésre jutnak, hogy a neurális hálózatok felderítése mind rátamodellek, mind tüzelő neuronmodellek használatát igényli.

A továbbiakban tárgyalásunkat leszűkítjük a rátamodellek használatára; mesterséges neuron-hálózatainkat tehát olyan neuronszerű egységek fogják alkotni, amelyek kimenetei nem akciós potenciálokat, hanem tüzelési rátákat jelentenek. A jelölések bevezetéséhez vegyünk egy kétrétegű, előrecsatolt neuron-hálózatot (2.3), amelyben az első rétegbeli neuronok kimenete jelenti a második rétegbeliek bemenetét. Álljon az első (bemeneti) réteg N_u , a második (kimeneti) réteg pedig N_v darab neuronból. Ekkor \mathbf{u} -val valamint \mathbf{v} -vel jelölhetjük azokat az N_u illetve N_v komponensű vektorokat, melyek elemei az első és második rétegbeli neuronok rátáinak felelnek meg. Ezután, ha a kimeneti réteg i . neuronja és a bemeneti réteg neuronjai közötti szinaptikus kapcsolat-erősségeket a \mathbf{w}_i vektorral



2.3. ábra. *Egy kétrétegű előrecsatolt neuron-hálózat.* Az első (az alsó) réteg tüzelési rátávektora, amely egyben a második réteg bemeneti is, \mathbf{u} , a második (a felső), kimeneti rétegé tüzelési rátávektora \mathbf{v} , az előrecsatolt szinaptikus súlymátrixot pedig \mathbf{W} jelöli. (forrás: *Dayan és Abbott: Theoretical Neuroscience* [2])

adjuk meg, akkor az ezen kapcsolat-vektorokból, mint sorvektorokból álló \mathbf{W} mátrix fogja leírni a két réteg *viszonyát*. Ezáltal minden i első és j második rétegbeli neuron között definiálhatunk szinaptikus összeköttetést, amennyiben a w_{ij} kapcsolat-erősség nem nulla. Ha $w_{ij} > 0$, akkor a kapcsolatot serkentőnek, ha $w_{ij} < 0$, gátlónak nevezzük. A kimeneti réteg rátavektorát a bemeneti réteg rátavektorának ismeretében a

$$\mathbf{v} = f(\mathbf{W} * \mathbf{u}) \quad (2.1)$$

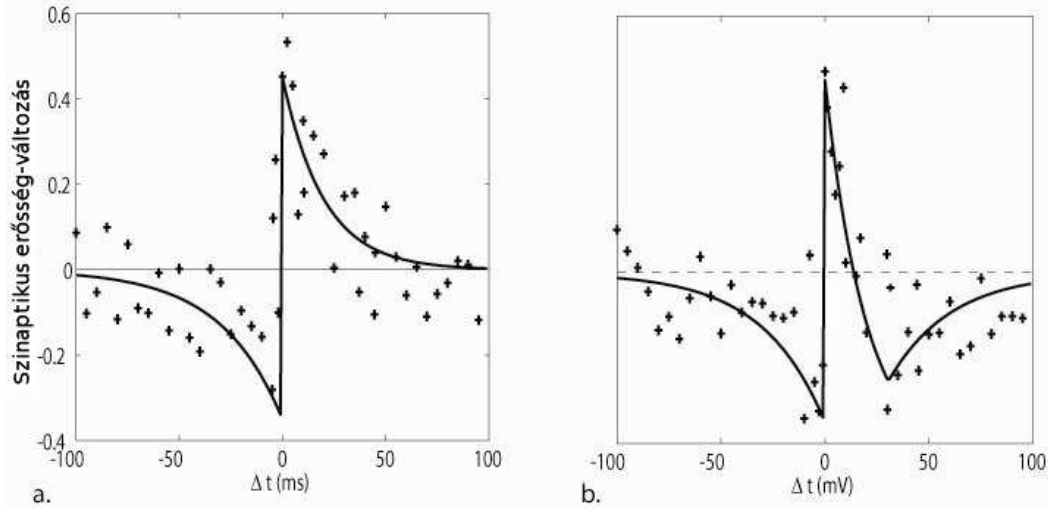
képlettel számíthatjuk ki, ahol az f nemlineáris vektor-vektor függvény valósítja meg az idegsejtek által a bemeneteik szummázása után végrehajtott küszöbözését.

A továbbiakban bemutatandó modellek tehát a fenti ráta-modellen és ez előző egyszerű hálózati sémán alapulnak majd, amennyiben ezektől való eltérésre nem térek ki.

2.4. Szinaptikus plaszticitás és a hálózati tanulás modellezése

Széles körben elterjedt nézet, hogy az aktivitás-függő *szinaptikus plaszticitás* vagy kapcsolat-erősség változás a tanulás és memória mögött neurális szinten meghúzódó jelenség, valamint, hogy az döntő szerepet játszik a neurális összeköttetések fejlődésében. 1949-ben Donald Hebb fogalmazta meg először, hogy *ha az A neuronból érkező bemenet gyakran hozzájárul a B neuron tüzeléséhez, akkor az A-ból B-be mutató szinapszis erősödni fog* (Hebb-szabály). Kijelentését azóta számos mérési eredmény megerősítette (lásd 2.4 ábra), így általában a fenti híres mondat képezi a neuronok szinaptikus plaszticitását bemutató előadások bevezetését. Hebb feltételezte, hogy az ilyen szinaptikus módosulások olyan neurális összeköttetéseket hozhatnak létre, amelyek a tanulás alatt tapasztalt tüzelések kapcsolatát tükrözik. A *Hebb-szabály* képezi az alapját a szinaptikus plaszticitás tanulásban és memóriában betöltött szerepéről folytatott kutatások jelentős részének. Például képzeljük el ezen szabály használatát olyan neuronokra, amelyek együtt tüzelnek a tanulás alatt a stimulus és a válasz közötti kapcsolat miatt. Ezek a neuronok kölcsönösen erős kapcsolatokat fejlesztenének ki, így néhányuk stimulus általi aktivációja megeremnt-

hetné a többi neuron aktivációjához szükséges szinaptikus erősítéseket, és létrehoznák a gerjesztéshez asszociált választ.



2.4. ábra. *Tüzelésidőzítés-függő plaszticitási görbék (spike timing dependent plasticity curves, STDP curves)*. Egyes kísérleti eredmények alapján kapott STDP görbék két részre oszthatók $\Delta t > 0$ esetben LTP és $\Delta t < 0$ esetén LTD régiókkal (a), míg más eredmények egy további LTD régiók találtak a $\Delta t > 0$ régió nagyobb értékeire (b). Mindkét ábrán a '+' jelek egy-egy mérés eredményeit mutatják: két szinaptikus kapcsolatban lévő neuron tüzelési-idő-különbségének függvényében tapasztalt kapcsolat-erősség változást. A két példában megfigyelhető, hogy az egyszeri kísérletek jelentős eltérést mutatnak az illesztett egyszerű görbékhez képest, azonban a változások Hebb-i jellege szembeötlő. (forrás: *Scholarpedia, Models of synaptic plasticity* [14])

Hebb eredeti javaslata a szinaptikus erősség növekedésére vonatkozott, azonban ezt később általánosították az erősség csökkenését is beleértve, abban az esetben, ha az A neuron ismétlődően sikertelen a B neuron aktivitásának kiváltásában. A Hebb szabály általános alakjai kijelentik, hogy a szinaptikus változás arányos a pre- és poszt-szinaptikus neuronok azon időablakban mutatott aktivitásainak korrelációjával vagy kovarianciájával. Azonban a Hebb szabályon alapuló általánosabb szabályoknak is rendelkezniük kell a Hebb szabály három alapvető jellemzőjével:

1. *Térbeli lokalitás*: Egy szinapszis változásában csak a pre- és a poszt-szinaptikus sejt viselkedése játszik szerepet
2. *Időbeli lokalitás*: A szinaptikus módosulásokat egy adott időpontban csak az ahhoz az időponthoz közeli tüzelések befolyásolják
3. *Korrelációhoz kötött erősödés*: A szinaptikus erősödést a neuronok tüzeléseinek összehangoltsága okozza

Ha a 3. pontban a tüzelések időzítéseinek korrelációjához nem a kapcsolat erősödését, hanem annak gyengülését kötjük, akkor a Hebb szabály mostohatestvéréről, az anti-Hebb szabályról beszélhetünk.

Számos agyi régióban, pl. a hippokampuszban és a neokortexben végzett kísérleti munka is kimutatott olyan aktivitás-függő folyamatokat, amelyek a különböző időtartamokra az *általánosított Hebb szabály* szerinti szinaptikus hatékonyság-változást okozotak. A szinaptikus erősség változásában tranziens (néhány másodperces) és hosszan tartó (többször tíz perces) hatásokat is megfigyeltek. Azokat a változásokat, amelyek tíz percig vagy hosszabban is fennállnak LTP-knek (*long term potentiation*) vagy LTD-knek (*long term depression*) nevezzük, attól függően, hogy hatásuk a kapcsolat-erősséget pozitívan (LTP) vagy negatívan (LTD) módosítja. A legtovább tartó változásokhoz már fehérje-szintézisre is szükség van.

Nagy mennyiségű adat áll rendelkezésre az aktivitás-függő szinaptikus plaszticitás mögött meghúzódó sejtfolyamatokra. Például úgy tűnik a kalcium ion poszt-szinaptikus koncentrációja kritikus szerepet tölt be mind az LTP, mind az LTD folyamatok során. Azonban mi a továbbiakban nem tárgyaljuk ezeket a mechanisztikus elemeket; a szinaptikus plaszticitás funkcionális szintjét vizsgáljuk meg, megpróbálva összefüggésbe hozni a szinaptikus erősség-változás idegsejteken és hálózatokon tapasztalható hatását az azokat vezérlő szabályokkal.

A modellek megvalósításai során gyakran szükség van a Hebb-i plaszticitás mellett átfogóbb plaszticitási szabályok használatára is, például az egy adott neuronba beérkező szinapszisok erősségeinek skálázására a stabilitás biztosítása érdekében. Az ilyen és egyéb nem-Hebbi folyamatok valószínűleg fontos szerepet játszanak a homeosztatis, fejlődési és tanulási feladatok során is, valamint nélkülözhetetlenek az idegrendszer stabilitásához és adaptivitásához.

A plaszticitás és tanulás kapcsolatáról folytatott kutatások fő kérdése az, hogy hogyan befolyásolja a neurális aktivitás a szinapszisokat egy tanulási periódus alatt. A (természetes és mesterséges) tanulási folyamatokat alapvetően három kategóriába sorolhatjuk.

Felügyelet nélküli tanulás (unsupervised learning) A hálózat a tanulási folyamat alatt kapott bemenetek sorozatára kizárólag belső kapcsolatai és dinamikája alapján válaszol. A hálózat így a módon egy önszerveződési folyamatot hajt végre a szinaptikus plaszticitási szabály és az általa kapott inputok alapján.

Felügyelt tanulás (supervised learning): Ekkor az elvárt bemenet-kimenet kapcsolatok (vagy azok egy részhalmaza) egy *tanár* által kerülnek beállításra a tanulás alatt, a hálózat belső dinamikájának figyelmen kívül hagyásával. Konkrét feladatokat végrehajtó hálózatok hozhatók létre ezen a módon azáltal, hogy engedjük a módosító szabálynak a szinapszisok beállítását, amíg a hálózat az elvárt számításokat végre nem tudja hajtani a tanulási folyamat eredményeként. Ezen eset egy változata, ha a

szinaptikus súlyokat explicit határozzuk meg. Ekkor nem a biológiailag realiztikus tanítási folyamaton van a hangsúly, hanem annak a kérdésnek a megválaszolásán, hogy vajon találhatóak-e olyan súlyok, melyekkel a hálózat képes egy adott funkció megvalósítására. Egy biológiailag elfogadhatóbb (plauzibilisebb) változatban az egyik hálózat játssza a tanár szerepét egy másik hálózat számára.

Megerősítéses tanulás (reinforcement learning): Ebben az esetben a hálózati kimenet nincs meghatározva egy tanár által, azonban teljesítményével kapcsolatban utólagos visszajelzést kap a hálózat „jutalom” vagy „büntetés” formájában. Ez a tanulási mód az első két típus között helyezkedik el, a szinaptikus módosítási folyamat felügyeletére használható.

A Hebb szabályban az aktivitásra válaszul bekövetkező szinaptikus erősség-növekedés egy pozitív visszacsatolású folyamat. A szinapszisok módosítását kiváltó aktivitást a Hebb-i plaszticitás erősíti, ami nagyobb aktivitáshoz és további módosításhoz vezet. A szinaptikus plaszticitási szabály megfelelő hangolása vagy más kényszerek használata nélkül a Hebb-i módosítás a szinaptikus erősségek felső korlát nélküli növekedését idézi elő. Ezen tulajdonságok miatt a későbbiekben áttekintendő tanulási szabályok vizsgálatának fontos részét fogja képezni a *stabilitás* ellenőrzése.

A korlátlan növekedés nem az egyetlen probléma a Hebb-i plaszticitással kapcsolatban. Egy Hebb-i szabály alapján, egymástól függetlenül módosított szinapszisoknak is nemkívánatos következménye lehet. Például ha a szinapszisok stabilitását egy maximális erősség-küszöb definiálásával kívánjuk garantálni, akkor mindegyik szinaptikus súly ebbe a maximálisan megengedett w_{max} értékbe kerülhet, ami a poszt-szinaptikus neuron különböző bemenet-mintákat szelektáló tulajdonságának elvesztését eredményezi. A bemenet szelektálásának képessége tipikusan megköveteli a különböző szinapszisok közötti *versengést*, tehát egyes kapcsolatoknak a más kapcsolatok erősödése miatt bekövetkező gyengülését.

A plasztikus kapcsolatokat tartalmazó hálózati modellek létrehozása során tehát a lehetséges szabályok vizsgálatának fontos részét képezi a *stabilitás* és a *kompetíció* tulajdonságának ellenőrzése. Néhány modellben a versengés biztosító mechanizmus stabilizálja a szinaptikus súlyok növekedését is, más esetekben egy telítettségi kényszer bevezetésére is szükség van.

2.5. Hippokampusz és modelljei

A 1.3.4 pontban már bemutattuk a hippokampuszt, mint a rágcsálók egyik legjobban kutatott agyterületét, amely speciális helysejtjei által alkalmas jelölt a kognitív térképet megvalósító agyi struktúra szerepére. A helysejtek 1971-es felfedezése óta foglalkoztatja a kutatókat az a kérdés, hogy mi teszi lehetővé a hippokampális piramissejteknek, hogy hely-

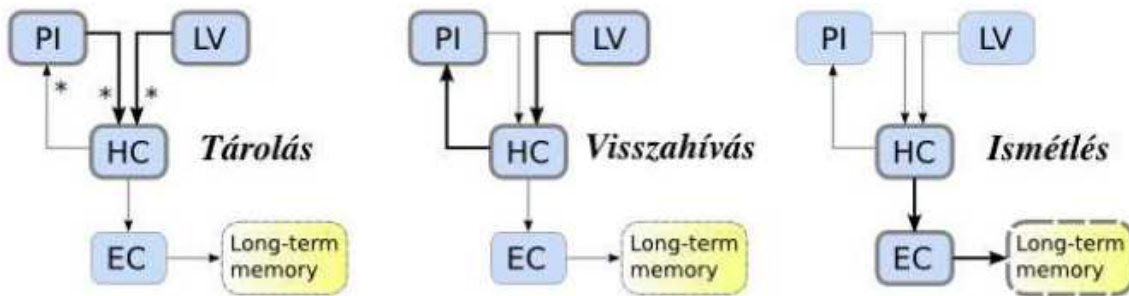
mezőkkel rendelkezzenek. Az állatnak nincs mindig egy közvetlen segítsége, ami megmondaná hogy egy konkrét helyen tartózkodik; segítségek kombinációját kell hogy használja helyzetének meghatározásához.

Az utóbbi közel negyven évben számos elmélet és modell született a hippocampális funkció létrejöttével kapcsolatban, amelyeket három főbb csoportba sorolhatunk. A lokális látkép modellek azon az ötleten osztoznak, hogy a helymezők több térbeli paraméter kombinációjára épülnek. Az útintegrációs modellek szerint a lokális látkép és az útintegrátor információja kapcsolódik össze a helykódban. Végül az asszociatív memória modellek feltételezik, hogy a hippocampus működése felfogható egy tartalom szerint címezhető memória funkciójaként, ami a bemeneti reprezentációk közötti kapcsolatokat tárolja.

Redish [1] szerint ezen három megközelítés nem összeegyeztethetetlen. Az útintegrátor mozgathatja a helysejteket eredendően; felderítés során a lokális látképek hozzákapcsolhatók a helysejt-aktivitásokhoz; majd a környezetbe való visszatéréskor a lokális látkép beindíthatja a helysejteket, ha nincs elegendő útintegrációs információ azok közvetlen mozgásához. A lokális látkép információja felhasználható arra is, hogy az útintegrátor elcsúszását korrigálja, ami szükségszerűen bekövetkezik az állat környezetén belüli navigációja közben (lásd [1]). Az autoasszociatív memória tulajdonság pedig lehetővé teszi a rendszer számára a zajokkal szembeni nagyfokú érzéketlenséget és a hiányos inputok visszahívását.

Azon észrevétel, hogy a hippocampus több aktivitási módot mutat, Vanderwolf-tól származik 1971-ből (bővebben lásd Redish [1]). Az EEG vizsgálatoknak eddig kétfajta hippocampális aktivitást sikerült elkülöníteniük: mozgás és REM (rapid eye movement, gyors szemmozgásos) alvás közben a hippocampális EEG 7-12 Hz-es, ún. *theta* ritmust mutat; míg pihenés és lassú-hullámos alvás alatt szabálytalan aktivitás, ún. *LIA* (*large-amplitude irregular activity, nagy amplitúdójú szabálytalan aktivitás*) tapasztalható. Ezek alapján számos modell tartalmazza azt a javaslatot, miszerint a hippocampus két aktivitási módjában két különböző feladatot hajt végre: memória-nyomok tárolását végzi theta ritmus alatt, míg az eltárolt emlékek visszajátszását valósítja meg a LIA ritmus során. A következőkben bemutatandó modell három hippocampális aktivitási módot követel meg: egy *tárolási* módot theta alatt, miközben az állat felderítést végez környezetében; egy *visszahívási* módot a jelentős kontextus-váltásoknál, mint például amikor az állat visszatér egy környezetbe; és egy *ismétlési* módot alvás alatt, amikor az éber állapotban szerzett emlékek az agykéreg mély régióin keresztül a hosszútávú memóriában kerülnek tárolásra.

A 2.5 ábrán a három funkcióval rendelkező hippocampus modelljének egy leegyszerűsített blokkvázlata látható, a hippocampus további részekre bontása nélkül. Látható, hogy a „PI” és „LV” által reprezentált, az útintegrációért és a lokális látványért felelős területek közvetlen kapcsolatban állnak a hippocampuszal. Ezek a kapcsolatok valamilyen Hebb-i mechanizmuson keresztül módosulhatnak LTP/LTD folyamatokat eredményezve. A hippocampus egyes területei (amelyeket az ábrán nem különítettem el) visszavetítenek az útintegrátorra, amely kapcsolatok szintén Hebb-i mechanizmusokon keresztül módosul-



2.5. ábra. A három-módú helykód modell főbb komponensei. Mindhárom módban a vastag vonallal jelölt útvonalak információt közvetítenek, míg a vékonyak nem aktívak. A csillaggal megjelölt útvonalakon LTP/LTD folyamatok játszódnak le. Az egyes módokban szerepet játszó régiók vastag kerettel rendelkeznek. PI: path integrator, útintegrátor; LV: local view, lokális látkép; HC: hippocampus, hippocampus; EC: entorhinal cortex, entorhinalis cortex; Long-term memory: hosszú távú memória. (*Redish: Beyond the cognitive map* [1] alapján)

hatnak. A hippocampus így a következő működési módokkal rendelkezik:

Tárolás (Storage) A tárolás alatt az egyes LV (lokális látkép) – PI (útintegrációs koordináta) reprezentáció-párokhoz a szinapszisok módosulása révén a hippocampusban egy-egy állapot asszociálódik, így abban helyfüggő reprezentáció alakul ki; valamint megtörténik a hippocampusból az útintegrátorba mutató kapcsolat beállítása a megtanult hely-representációkhoz. A hippocampus tehát ebben a szakaszban alakítja ki hely-representációját és kapcsolatait a későbbi hatékony navigáció érdekében.

Visszahívás (Recall) A visszahívás alatt sehol sem történik szinaptikus módosulás. A hippocampus a tárolási szakasz során kialakult stabil hely-representációját a szintén ezen szakaszban beállított szinaptikus kapcsolatokon keresztül visszavetíti az útintegrációs területekre, ezzel megakadályozva az útintegrátorban a pozíció representációjának „elcsúszását”. Ebben a szakaszban kerülnek tehát felidézésre a tárolási szakaszban kialakult memória-nyomok (a hippocampus autoasszociatív működésének következtében, amit itt most nem részletezünk), segítve a hatékony lokális navigációt, például az útintegrátor beindításával és az abban akkumulálódó hiba eliminálásával.

Ismétlés (Replay) Az ismétlés működési mód a visszahíváshoz hasonló, azzal a különbséggel, hogy a lokális látvány és az útintegrátor representációi nincsenek hatással a hippocampusra, állapotát csak belső dinamikájának szabja meg. Ebben a szakaszban történik az ébren megszerzett emlékek elraktározása, konszolidációja; így ez a működési mód nem játszik szerepet a hippocampus navigációs funkciójában.

Ezen leegyszerűsített hippocampusz-modell mindhárom fenti megközelítésből vesz át elemeket: hely-reprezentációjának kialakításához felhasználja a lokális látvány és az útintegrátor által szolgáltatott információt is, belső dinamikáját pedig autoasszociatív memória tulajdonsága határozza meg; így rendelkezik a három modell-típus egyesítésével szereshető említett előnyökkel; valamint nagymértékben épít a kísérleti és mérési eredményekből levonható következtetésekre is, így *biológiailag plauzibilis*nek (elfogadhatónak) mondható.

2.6. Útintegrátor modellek és a MEC gridsejt-rendszere

2.6.1. Útintegrációt megvalósító kétdimenziós attraktor hálózatok

Az attraktordinamikának nevezett működést megvalósító mesterséges neuronhálózatokat először Hebb vezette be sejt-csoportosulásokra vonatkozó elméletében. Az ilyen dinamikával rendelkező neuron-hálózatok egy vagy több stabil állapotuk miatt önszerveződő és önfenntartó hálózati aktivitással rendelkeznek (a modellezett neuronokat ráta-moddellel írjuk le, így a hálózat állapotát a sejtek rátáiból álló vektor határozza meg). Ezen stabil állapotokat a neuronok közötti rekurrens (visszacsatolt) vagy iterációt használó kapcsolatok erősségei határozzák meg. Működése közben a hálózat a kezdeti állapotától függően valamelyik stabil állapota felé fog konvergálni. Különböző funkciójú neuronhálózatok modellezéséhez használnak attraktor dinamikát (például autoasszociatív memóriamodellek, mintakiegészítést vagy munkamemóriát megvalósító modellek), és alapvető komponensét képezi több útintegrációt végző neurális rendszernek is.

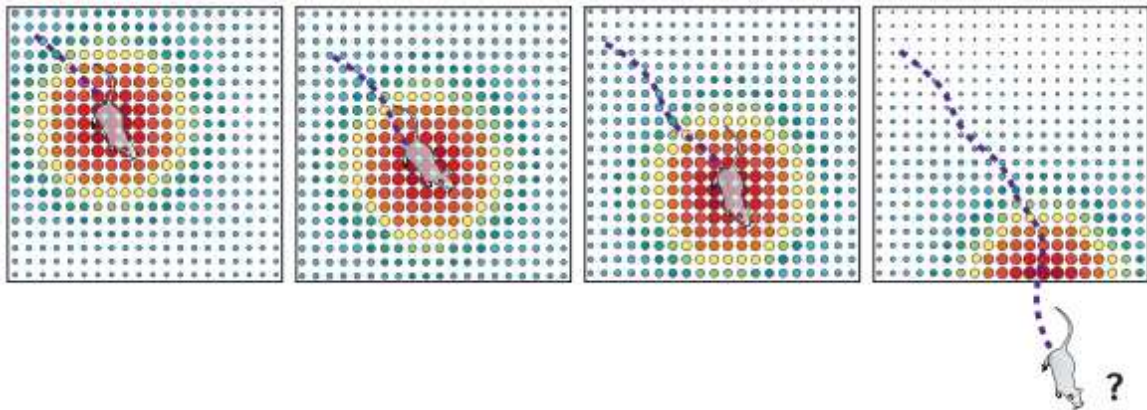
Útintegráció során a kezelendő és frissítendő információ nem diszkrét (mint például a diszkrét memória funkciót megvalósító Hopfield-típusú attraktor hálózatok esetében), hanem egy folytonos, két dimenziós vektor valamilyen formájú kódolása. Így sejt-csoportosulások folytonos változót kódoló hálózatára, vagy folytonos attraktor hálózatra van szükség. Ez egyenértékűnek tekinthető egy olyan, nagy számú diszkrét attraktort tartalmazó hálózattal, melyben a szomszédos attraktorokat elválasztó energia-gát nagysága elhanyagolhatóvá válik (ez az a legkisebb változtatás az input- vagy az állapot-vektoron, amivel a rendszert, belső dinamikája segítségével, egyik attraktorból (stabil állapotból) a másikba tudjuk mozgatni a hálózati állapotok terében).

Kétdimenzióban útintegrációt megvalósító modell tehát létrehozható egy kétdimenziós folytonos attraktor dinamikát megvalósító neuronhálózat segítségével. Ezen hálózat megalkotásához először a sejteket egy kétdimenziós felületre (síklapra) rendezzük azzal a céllal, hogy majd a neuronok lapon található szomszédsági viszonyai szerint fognak a tüzelési mezők is elhelyezkedni a navigációs síkon. Ezután egy olyan rekurrens szinapszis-mátrix meghatározása szükséges, amelyben a neuronok közötti serkentő kapcsolat erőssége csökken a neuronok síklapon vett távolságának növekedésével (az esetleges negatív serkentést is értelmezve). Amennyiben a szinaptikus mátrix által nyújtott dinamika nem garantálja a

neuronok aktivitásának korlátosságát, szükség van még egy globális gátló visszacsatolásra is a hálózat állapotának stabilizálásához.

Az így kapott hálózatban egy aktivitásdomb fog spontán kialakulni. Ennek oka, hogy a hálózati stabilitás miatt az összaktivitás (a neuronaktivitások összege) adott érték fölé nem emelkedhet, viszont a legnagyobb, egy területre összpontosuló aktivitás nem veszhet nagyságából, ugyanis a speciális súlymátrixunk miatt az itt található neuronok kapják a legnagyobb serkentést a szomszédaitól (és önmaguktól).

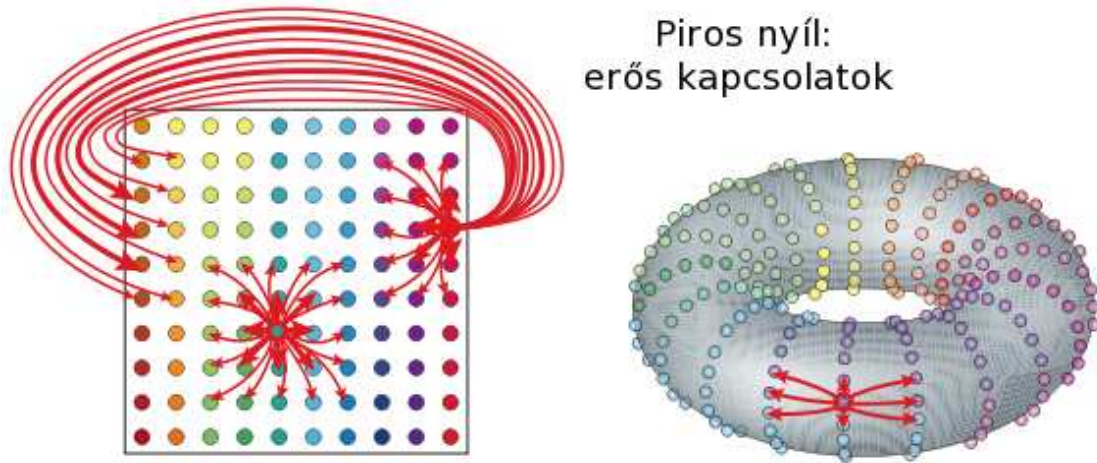
A stabil hálózati állapot létrejötte után a domb mozgását az elmozdulás-vektorral, mint hálózati inputtal végezzük. Ehhez a hálózat működését egy olyan modellrésszel kell kiegészíteni (és ezzel eljutottunk a különböző, kétdimenziós attraktor-dinamikát használó útintegrációs modellek jelen megközelítésének sajátosságaihoz), amely a folytonos attraktordinamikát kihasználva a *domb mozgását az állat mozgását követve végzi el*, ezáltal helyfüggő hálózati állapotot eredményez (2.6 ábra). Az így kapott modellben tehát a hálózat *aktivitás-eloszlása* kódolja a helyet, és ezt, a sebesség-vektor inputként való felhasználása miatt, útintegrációs alapon teszi.



2.6. ábra. *Egy kétdimenziós folytonos attraktor hálózat.* A neuronlap aktivitása egy dombot formáz, mely az állattal együtt mozogva képes a pozíció kódolására. Az ábra a zárt lapon felmerülő határ-problémát is szemlélteti. (forrás: *McNaughton és munkatársai* [5])

Az előzőekben összefoglalt neuronhálózatok lapmodelljével van egy alapvető probléma: mi történik akkor, ha az állat lemozog a neuronok által reprezentált területről? (2.6 ábra) A fenti megközelítésben ez azt jelenti, hogy a hálózati aktivitás a neuronlap valamelyik szélén található és a bemeneti sebesség-vektornak van a lap közepéről ezen lapszél irányba mutató komponense. Nem növelhetjük a zárt lap által lefedett terület nagyságát minden határon túl, mert akkor vagy a neuronok száma nem lesz korlátos, vagy a neuronok által reprezentált terület lesz egyre nagyobb, ezáltal pedig a helykódolás egyre pontatlanabb. A probléma feloldására kézenfekvő lehetőséget kínál, ha neuronlapunkat tórusz topológiával

látjuk el, tehát nyílttá tesszük. Ehhez a lap négy oldalán található szélső neuronokat a lap átellenes szélén található neuronokkal is szomszédossá kell tenni. Ezen szomszédossági viszony felvételéhez modellünkben csak a szinaptikus mátrixot kell módosítanunk, ami ezek után már a 2.7 ábrán látható módon két egy sorban vagy oszlopban, de átellenes oldalon található neuron között is erős serkentést fog definiálni.

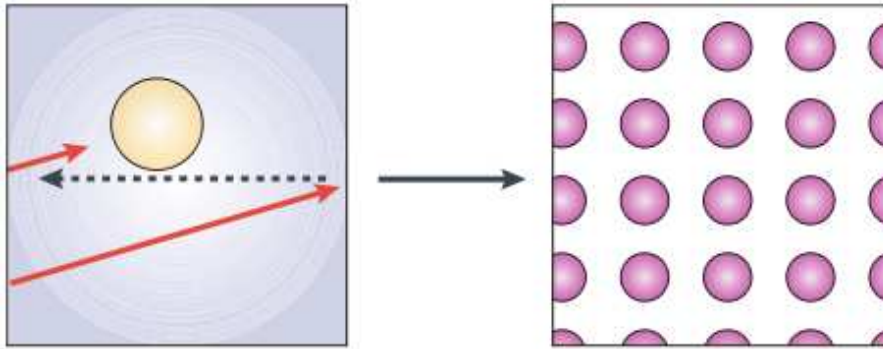


2.7. ábra. A tórusz topológia által definiált kapcsolatok. Ha képzeletben a téglalapunk átellenes oldalpárjait egymáshoz illesztjük, tórusz topológiát kapunk. Ez modellünkben egyenértékű azzal, hogy a szélső sejteknek az átellenes oldalon levő sejteket is szomszédjainak tekintjük, tehát tórusz topológia szerinti kapcsolatokkal látjuk el őket. Ekkor a lap széléhez közeli neuronok az ellentétes oldalon található neuronokat is serkenteni fogják. (forrás: *McNaughton és munkatársai* [5])

Ez a topológia azt eredményezi, hogy ha az állat egyenes vonalú, egyenletes mozgást végez, akkor egy adott neuron periodikus tüzelési mintázatot fog mutatni az időben, ezáltal a navigációs síkon is. Elég nagy területen mozogva azt kapjuk tehát, hogy minden neuron több tüzelési hellyel rendelkezik, a bevezetett tórusz topológia miatt pedig ezen tüzelési mezők szabályos négyzetgrács alakzatba rendezettek (2.8 ábra).

Összefoglalva: fenti véges, de nyílt tórusz felülettel már képesek vagyunk „lecsempézni” a síkot, azonban ez a csempézés azzal a hátránnyal jár, hogy egy adott hálózati aktivitás nem egyértelműen fogja kódolni a helyet, hanem a síkon egy periodikus, négyzet alakú neuronlap esetén szabályos négyzet-grác minden rácspontját reprezentálja, tehát ezen rácspontok bármelyikében tartózkodhat az állat (2.8 ábra).

A hippocampusz helysejtjei elég nagy területen rendelkezhetnek több tüzelési mezővel, de még soha nem tapasztaltak periodikus tüzelési mezőket helysejteknel. Persze egyértelműen előállíthatnánk a helyet, ha számolnánk a domb oldalakon való áthaladásainak számát, és a hely visszakódolása során ezen számok alapján meghatároznánk a tóruszlapunk eltoltságát a síkban, ezzel kiválasztva a megfelelő rácspontot. Csakhogy a mi célunk



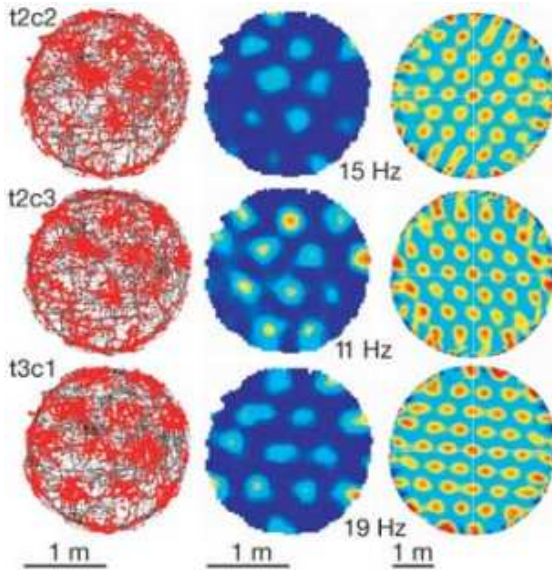
2.8. ábra. *Mozgás a tóruszon és a keletkező tüzelési helyek.* Bal oldal: ahogy az állat mozgását követő aktivitásdomb eléri a tórusz-lap egyik szélét (piros nyíl), a másik oldalon jelenik meg (pontozott fekete nyíl) a periodikus kapcsolat-mátrix miatt. Jobb oldal: az előzőek alapján, ha az állat alaposan bejárt egy megfelelően nagy területet, az ilyen típusú kapcsolat-mátrix a térben szabályosan távolságonként ismétlődő tüzelési mezőket ad eredményül, amiben a aktivitás-maximumok (négyzet alakú neuronlap esetén) egy négy-szöggrácst határoznak meg. (forrás: *McNaughton és munkatársai* [5])

az idegrendszer minél realiztikusabb modelljének létrehozása, így mindaddig megpróbálunk ezen az úton haladni, amíg találunk biológiailag elfogadható, esetleg kísérlettel is alátámasztott idegrendszeri viselkedést az adott probléma megoldására. Tehát felmerül a kérdés: találunk-e az agyban a hely függvényében periodikus tüzelési mintázatot mutató neuron-hálózatokat?

2.6.2. A gridsejtek a MEC-ben

Azon korábbi feltételezésekkel összhangban, melyek szerint az emlősök agyában az útintegráció megvalósításában agykérgi hálózatok is szerepet játszanak, a Hafting és munkatársai által 2004-ben folytatott kísérleti tanulmányok (lásd [6]) rámutattak a mediális entorhinális kortexre (MEC), mint az agyban található útintegrációs hálózat potenciális helyére. Korábbi kísérletek során felfedeztek a MEC-ben olyan sejteket, melyek kis területű kísérleti környezetekben a helysejtekhez (1.3.4 pont) hasonlóan élesen határolt tüzelési mezővel rendelkeznek az állat pozíciójának függvényében. Hafting és munkatársai viszont arra az eredményre jutottak, hogy megfelelően nagy kísérleti környezetben ezen sejtek olyan tüzelési jellemzőket mutatnak, amelyet a hippocampusban nem fedezhetünk fel: az egyes sejtek tüzelési mezői a navigációs területen rácsszerű struktúrába rendeződnek (2.9 ábra).

A rácspan az egymást követő sorok fél periódussal el vannak tolva egymáshoz képest, így a rácspontokat csúcspontoknak tekintve a sík szabályos háromszögekkel vagy $60^\circ - 120^\circ$ fokos rombuszokkal való lefedését kapjuk. Mivel bármely rácsponthoz tartozó legközelebbi csúcspontok szabályos hatszöget alkotnak, a rácst hatszöggrácsnak is tekinthetjük. A



2.9. ábra. A *gridsejtek aktivitása a pozíció függvényében*. A három sorban három vizsgált sejt térbeli tüzelési adatainak különböző kiértékelései látszanak. Az 1 méter sugarú, körlap alakú területen futtatott patkány útvonalát az első oszlop ábráinak fekete görbéje jelzi, piros ponttal ellátva azokat a helyeket, ahol a vizsgált sejt tüzelt. A második oszlopban a színkódolt sejtaktivitás (a sejt tüzelési rátáját) látható a hely függvényében (kék: 0, piros: maximális, ez a frekvencia látható a jobb alsó sarokban). A harmadik oszlop az aktivitásokra egy autokorrelációs függvényt alkalmazva a kapott korrelációs értékek mutatja (a piros szín az eredeti aktivitás-térkép magas tüzelési korrelációját jelöl a körlap középpontjából az adott pontba mutató vektorral eltoltt aktivitás-térképpel). (forrás: *Hafting és munkatársai* [6])

vizsgált sejteket tüzelési helyeik rács-alakzatba szerveződése miatt *gridsejteknek* nevezték el.

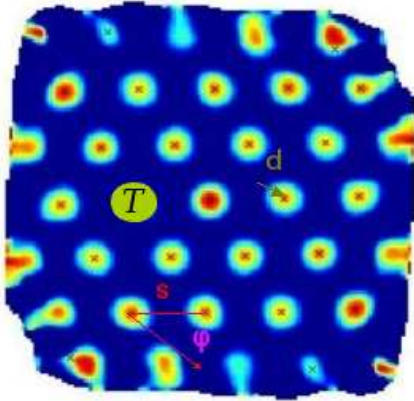
Az ilyen típusú rácsokat négy jellemzővel írhatjuk le (2.10 ábra), amelyeket Haftingék kimerítő kísérletekkel vizsgálták meg. A négy jellemző a következő:

Spacing: két szomszédos rácspont közötti távolság. A rácspontok sűrűségét, a rács frekvenciáját adja meg. A kísérletek alapján értéke 39 és 73 cm között mozgott.

Orientáció: egy rögzített referenciairány és azon két rácspontot összekötő vektor által bezárt szög, amely a referenciairányunkkal, pozitív irányban haladva a legkisebb szöget zárja be. Az orientáció tehát a rács elforgatottságát adja meg. A definíció alapján az orientáció értéke a különböző *gridsejtekben* 0° és 60° fok közötti lehet, amit a kísérletek alátámasztottak.

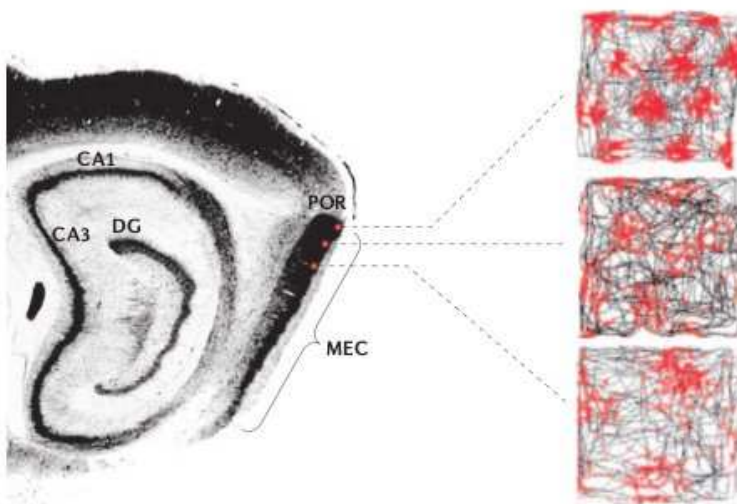
Fázis: Egy kijelölt referenciapont és a legközelebbi rácspont távolsága. A fázis tehát a rács eltoltságát adja meg. Értéke a kísérletek alapján 0 és a spacing fele között mozgott.

Tüzelési mező-méret: Azon összefüggő terület nagysága, amelyen belül a neuron rátája egy adott küszöbérték felett van. A mező-méret tehát az egyes rácspontokhoz tartozó tüzelési mező területe, amelyet az egyszerűbb leírás miatt konstans értékűnek tekintünk. Ezen terület nagysága a kísérletek alapján $326 - 709 \text{ cm}^2$ -ig terjedhet a *gridsejtek* között.



2.10. ábra. A *grid*sejtek helyfüggő tüzelési jellemzői. Az ábrán s : spacing, φ : orientáció, d : fázis, T : tüzelési mező-méret. (forrás: *Hafting és munkatársai* [6])

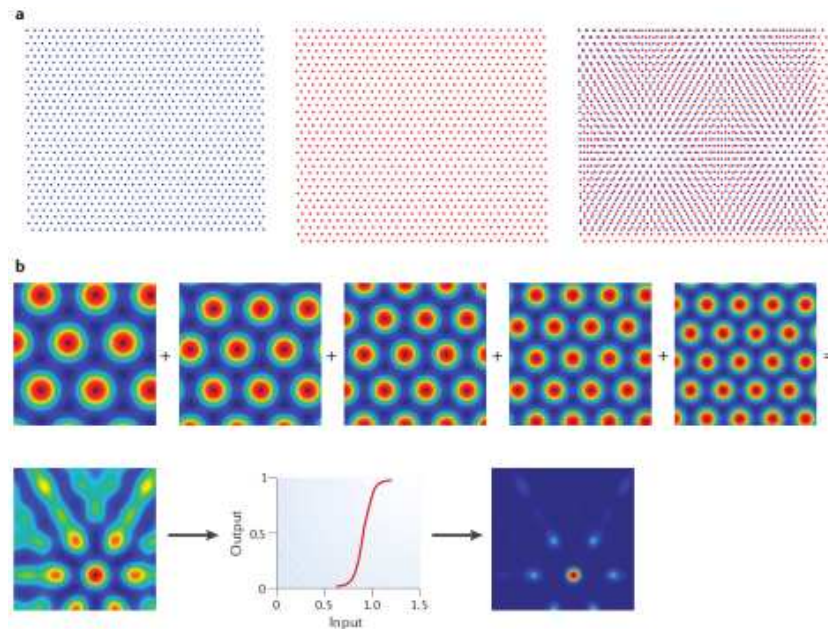
A jellemzőkkel végzett kísérletek az alábbi eredményekre vezettek. A *grid*mezők geometriai struktúrája és spacingje független a kísérleti környezet nagyságától és alakjától. Szomszédos sejtekben a spacing, orientáció és mezőméret értékek közel azonosak, azonban a rácsok látszólag véletlenszerű módon el voltak tolva egymáshoz képest. A fázisok további vizsgálata során kiderült, hogy a kéreg kis régióiban a *grid*sejtek fázis-értékeit a teljes lehetséges tartományukból veszik fel, nagyjából egyenletes eloszlás szerint, valamint arra is fény derült, hogy a hippokampuszban talált ortogonális helykóddal ellentétben, két *grid*sejt rácsainak relatív fázisa különböző környezetek között is állandó értéket mutat. Ezen régiók vizsgálata arra az eredményre vezetett, hogy a *grid*sejtek növekvő spacing paraméterű rétegekbe rendeződtek a MEC ún. dorzoventrális (hátról előre mutató) iránya mentén, és az egy rétegben található sejtek azonos spacing, orientáció és mezőméret értékekkel rendelkeznek (2.11 ábra).



2.11. ábra. A *grid*sejtek rétegekbe rendeződése a *patkány* agyában. Az ábrán három neuron tüzelési mintázatán figyelhetjük meg hogyan változik a spacing a MEC dorzoventrális iránya mentén. A CA1, CA3 és DG régiók már a hippokampusz területei. (forrás: *McNaughton és munkatársai* [5])

A bemutatott sejt és rétegjellemzők nagy hasonlóságot mutatnak a 2.6.1 pontban bevezetett általános útintegrációs modell működésével, ami elméleti oldalról erős alapot nyújt

a MEC navigációs szerepének feltételezésében. Amennyiben valóban az ott ismertetett aktivitás-eloszlása és dinamika valósul egy MEC rétegben, akkor a hálózat egyes rétegeiben található aktivitás-eloszlás minden időpontban egy olyan hely-reprezentációt valósít meg, amely a rétegre jellemző spacing *periódussal* ismétlődő helyeket jelöl ki a síkon. Elegendő lenne ez az állat számára saját helyének meghatározásához? Nagy környezetben a többszörös tüzelési helyek miatt nem lehet elég. A 2.12 ábrán bemutatott módszer viszont, kihasználva a spacing jellemző rétegek közötti változását, több rétegben található információt vesz figyelembe, ezzel megnöveli a gridrendszer által egyértelműen kódolható terület nagyságát. Az összegzés és küszöbözés neurális mechanizmusai után helysejtekre jellemző tüzelési mezőt kapunk; így ez a folyamat egy valószerűnek látszó elképzelés a grid-rendszernek a hippocampális aktivitás kialakításában játszott szerepére.



2.12. ábra. Több *gridsejt*-réteg együttes hely-reprezentációja. **a**, A kék és a piros, 6%-os *frekvenciakülönbséggel* rendelkező, kétdimenziós periodikus jelek egymásra helyezésével (*összegezés*) a jelek fedési helyei (*küszöbözés*) szintén periodikus jelet alkotnak, melynek frekvenciája a két jel frekvenciájának különbsége. **b**, Öt, különböző spacing paraméterű réteg *összege* egy nemlineáris *küszöbfüggvény* használata után sokkal nagyobb periódussal képes a hely kódolására, elég nagy környezetben is képes a helyre jellemző egyértelmű tüzelésre, tehát a pozíció ábrázolására. (forrás: *McNaughton és munkatársai* [5])

Az eredményeket összegezve a következőket állapíthatjuk meg:

- *egy gridsejt* a spacing paramétere által meghatározott periódus szerint mutat aktivitást, így képes azon információ ábrázolására, hogy az állat éppen a sejthez tartozó tüzelési-rács valamelyik rácspontjában tartózkodik-e

- *egy grid-réteg* az öt alkotó gridsejtek közös spacing paraméterének megfelelő periódussal képes kódolni a helyet gridsejtjeinek aktivitásán keresztül, ezzel egy szintén hatszögrács alakú reprezentációt létrehozva
- *egy több rétegből álló gridsejt-populáció*, az egyes rétegek által szolgáltatott periodikus hely-reprezentációkat összegezve, a konkrét frekvencia értékektől függő, de biztosan nagyobb periódussal képes a pozíció ábrázolására (2.12 ábra)

3. fejezet

Tervezési eredmények

3.1. A diplomamunka feladat bemutatása

3.1.1. A feladat háttere, az ICEA projekt

A megvalósítandó diplomamunka témát a RMKI (Részecske- és Magfizikai Kutató Intézet) Biofizikai osztályának Budapest Computational Neuroscience (CNS) csoportjától kaptam [15]. A CNS csoport a Magyar Tudományos Akadémia KFKI (Központi Fizikai Kutató Intézet) kampuszának területén dolgozik; azonos érdeklődésű, de különböző formális képzettséggel rendelkező (biológus, fizikus, informatikus, kémikus) kutatókat fog össze. A csoport fő kutatási területei az idegrendszer funkcionális szerveződésének és bizonyos ki-tüntetett neurális struktúrák működésének megértése; valamint hálózatok, különösképpen a növekvő hálózatok analízise, jellemzése és modellezése.

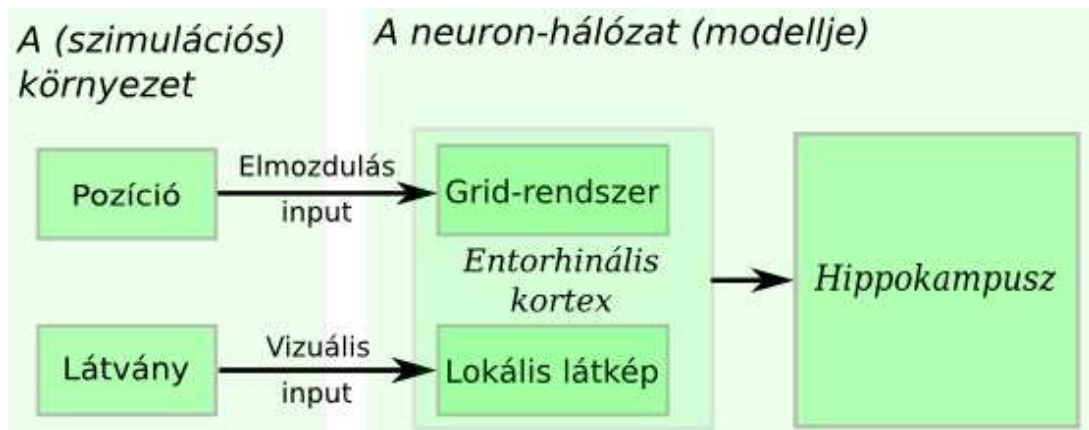
A CNS csoport részt vesz a 2005-ben elindult, négy éves lefutású ICEA (Integrating Cognition, Emotion and Autonomy) projektben [16]. A projekt az Európai Unió Information Society Technology kutatás-fejlesztő intézménye Cognitive Systems Unit részle-gének támogatása alatt 10 kutató-csoportot és céget fog össze Európa-szerte. A projekt fókuszában az agy-inspirálta kognitív architektúrák, a robotika és a testbe-zárt kogníció (*embodied cognition*); valamint a kognitív tudományos, idegtudományos, pszichológiai és robotikai szakemberek közötti együttműködés erősítése áll. Az ICEA projekt fő célja egy, az emlősök agyának anatómiáján és fiziológiáján alapuló rendszer-architektúra kifejleszté-se, mely működése során kognitív, emocionális és bioreguláris (öfenntartó) folyamatokat foglal egységbe.

A kutatás mögötti kettős hipotézis a következő:

- Az élő „kognitív rendszerek” organisztikus megtestesülésével járó öfenntartó és emo-cionális mechanizmusok kritikus szerepet játszanak a magasszintű kognitív folyama-tok kialakulásában is

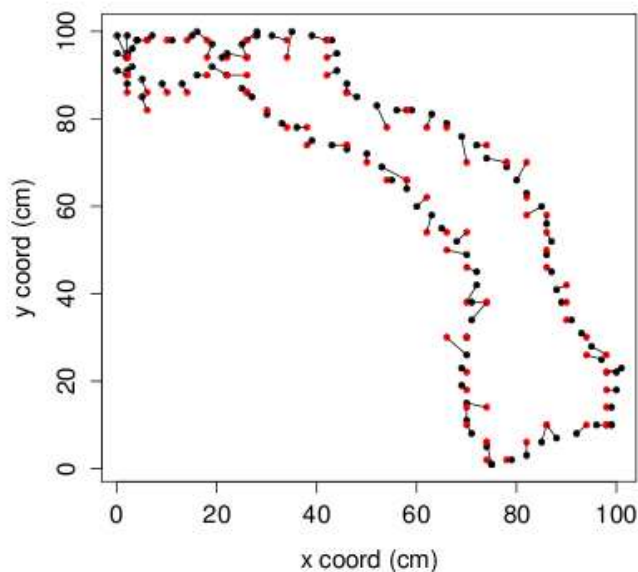
- Az ilyen mechanizmusok modelljei eredményesen integrálhatóak mesterséges kognitív rendszer-architektúrákba, ami jelentős előrelépést fog jelenteni az igazán autonóm, kognitív robotikus rendszerek felé, amelyek az energia- és egyéb öfenntartó követelményeiknek megfelelően viselkednek és érvelnek.

Az ICEA konzorcium egy új, általános autonóm ágens architektúrát fejleszt ki, melynek vezérlési sémái a patkány agyának fiziológiáján és anatómiáján alapuló bioreguláris, emocionális és kognitív irányítási hurkokra épülnek. A Budapest CNS csoport projekten belüli feladatai között szerepel ezen robot-architektúrában megvalósítandó mesterséges idegrendszer helymeghatározó és navigációs funkciókat ellátó neurális rész-modelljének megalkotása; szimulációs környezetben belüli megvalósítása és tesztelése; majd ezen és a konzorcium többi tagja által megvalósított rész-modellek közös keretbe integrálása.



3.1. ábra. A CNS csoport által megvalósított hely-reprezentációs modell blokkvázlata, a hippokampusz további részekre bontása nélkül. A megvalósításban a neuronok működését folytonos rátamoddellel írták le. Az egyes területek sejtszámai: *gridrendszer*: 125, *lokális látkép*: 120 (*EC*: 245), *hippokampusz*: 1000. Az entorhinális kortexből a hippokampuszba mutató nyíl a hálózatok közötti, kezdetben *all-to-all* kapcsolatot jelöli, amely egy tanulási szakasz során hozza létre a hippokampális helysejtek stabil pozíció-ábrázolását.

A csoport feladatának megvalósításához kézenfekvő választás volt a hippokampális formáció modellezése (1.3.4 pont), mely multimodális információkat integráló helysejtjei miatt megfelelő alapot szolgáltat egy biológiailag realiztikus navigációs rendszer döntéshozó rétege számára. Hely-reprezentációs rendszerük blokkvázlata a 3.1 ábrán látható, hippokampális modelljükhöz Treves és Rolls 1994-ben publikált hippokampusz-modelljét használták fel [8]. A megvalósításában sikerült kialakítaniuk a hippokampuszon belüli stabil hely-reprezentációt (3.2 ábra).



3.2. ábra. A CNS csoport hippocampusz-modelljének helymeghatározása. A CNS csoport által megvalósított hippocampusz-modell egy szimulációja során az *animat* (mesterséges állat) a fekete pontok által kijelölt útvonalat tette meg. Minden pozíció össze van kötve az adott pontban a helysejtek populációjának hely-reprezentációjából meghatározott pozícióval (piros pontok). A valós és a becsült pozíciók különbségének várható értéke 2.5 cm, szórása 1.4 cm-nek adódott. (forrás: ICEA KFKI-Deliverable D13. [9])

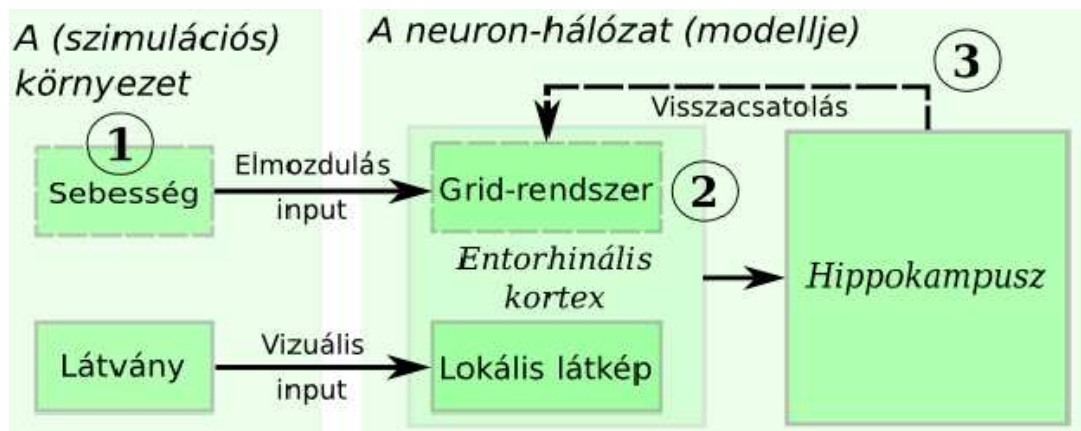
3.1.2. A feladat ismertetése

A CNS csoport hippocampusz-modellje a 2.5 pontban bemutatott modell-vázra épül. Fő inputjai tehát az útintegrációt megvalósító gridsejt-rendszer állapota és a lokális látképet alkotó vizuális bemenet. Mivel az első lépésben a hippocampusz modelljére és annak megfelelő működésére koncentráltak, a gridsejt rendszer megvalósításához a Blair és munkatársai által alkotott egyszerű mechanisztikus modellt, az ún. koszinusz rácsozás (*cosine grating*) modellt használták fel (lásd [10]); melynek bemenetét, a pozíció koordinátákat a szimulációs környezetben egy GPS eszköz szolgáltatta.

A rendszer ezen részének megvalósítása több problémát is felvetett a későbbi feladatok szempontjából. Egyrészt az ICEA projektben létrehozandó robot-architektúra nem alkalmazhat GPS eszközt, még az egyébként biológiailag realiztikus belső működésének elmozdulás-inputjaként sem, azt az állatok vesztibuláris (motoros) jeleinek mintájára a robot motoros alkatrészeinek kell szolgáltatnia (1). Másrészt a fenti koszinusz rácsozás modell nem felelt meg az ICEA projekt és a CNS csoport azon követelményének, mely szerint az egyes alrendszerek a modellezett agyterület funkcióját neurális mechanizmusok által valósítsák meg (2). Végül a megvalósítandó robot mozgató rendszeréből eredő, szükségszerűen pontatlan elmozdulás-információ következtében az útintegrátorban akumulálódó hiba problémája is megoldásra várt; ezen feladat elemzése az elméleti idegtudomány számára is érdekes kérdés, az állatokban fellépő identikus probléma miatt (3).

Összefoglalva, a diplomamunka során megvalósítandó három fő feladatom a következők voltak (3.3 ábra):

1. A GPS eszköz leváltása az elmozdulás input sebesség és irány alapján történő meghatározásával



3.3. ábra. A CNS csoport modelljén végrehajtandó módosítások. A modellnek a diplomamunka során megváltoztatandó komponensei szaggatott éleket kaptak.

2. A gridsejt-rendszer koszinusz rácsozás modelljének egy realiztikusabb modellre cserélése
3. A hippocampusból a gridsejt-rendszerbe mutató visszacsatolás hiba-eliminációjának elemzése és tesztelése zajos elmozdulás input esetén

A felsorolt három feladat közül az első megoldását erősen befolyásolja a rendszer többi részének megvalósítása és nem igényel komolyabb modellezési lépéseket, így azt a 4. fejezetben fogom ismertetni; a második és harmadik feladat modellezési részét a következő két alfejezetben mutatom be.

3.2. A megvalósított gridsejt-rendszer modell bemutatása

3.2.1. A Fuhs- és a Guanella-féle modellek összehasonlítása

A stabil hely-reprezentációt kialakító hippocampális rendszer egyik bemenetét adó realiztikus gridsejt-rendszer modelljének kiválasztásához az irodalomban fellelhető modellek közül két megvalósítás összehasonlító vizsgálatát végeztem el. Az egyik a Fuhs és Touretzky által 2006-ban publikált, ún. spin-glass megközelítést felhasználó modell [11], a másik Guanella és Verschure megvalósítása [12], amely a 2.6.1 pontban bemutatott attraktordinamika elvére épülve modellezi a gridsejteknél tapasztalt útintegrációs funkciót. Mindkét modell a gridsejtek helyre jellemző tüzelésének eléréséhez azonos spacing jellemzővel rendelkező *grid-rétegek* modelljét hozza létre, amelyekben a spontán módon kialakuló, a modellektől függő jellegzetes aktivitás-eloszlás a bemeneti sebesség-vektorral mozgatható, a útintegrációs alapú hely-reprezentáció eléréhez.

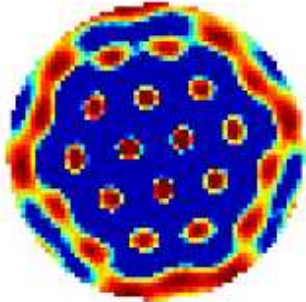
Első lépésben mindkét megoldás egy-egy *távolságmértéket definiál* a modellezett neuron-populáción, ami esetünkben szemléletesen a neuronok egy *kétdimenziós képzeletbeli lapra rendezését* jelenti. Guanelláéknál távolságmértéke egy csavar tórusz topológiával rendelkező téglalapot ad meg (lásd 3.2.2 pont), míg Fuhsék modelljükben egy zárt körlapra helyezik neuronjaikat. A 2.6.1 pontban ismertetett határ-probléma elkerülése érdekében ők tehát nem az ott bemutatott módon, a kapcsolat-rendszernek megfelelő *topológia nyílttá* tevésével védekeznek. A probléma elkerüléséhez egyrészt a neuronok kimeneteire egy elhalkulási faktort alkalmaznak, amely a lap széle felé haladva nullához tart; másrészt az alábbiak szerinti többsejtes hely-reprezentációval biztosítják a hálózati aktivitás folytonos mozgását.

Miután az egyes modellekben definiált távolságmértékek segítségével bármely két neuron távolsága számolható, második lépésben ezek felhasználásával meghatározzuk a populáció szinaptikus kapcsolat-mátrixát. A két modell működése között a legnagyobb eltérést különböző jellegű kapcsolat-mátrixaik okozzák. A Guanella-Verschure modell a 2.6.1 pontban bemutatott ötleten alapszik, kapcsolatainak erőssége a neuronok távolságának növekedésével csökken. Ezzel ellentétben a Fuhs-Touretzky modellben a neuronok csak lokális befolyással rendelkeznek, tehát itt a távoli neuronok nem gátolják egymást; valamint az egyes neuronok kapcsolat-erősségeit egy-egy kétdimenziós csillapodó szinusz-hullám írja le, melynek középpontja az adott neuron körlapon található pozíciója. Az ilyen típusú hálózatokat spin-glass modelleknek nevezzük a mágneses rendszerek rezgéseinek statisztikus mechanikájával való analógiájuk miatt.

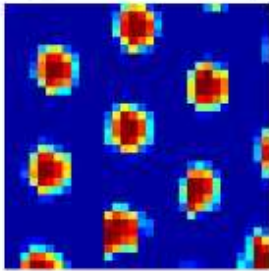
A Fuhs modell spontán módon kialakuló hálózati állapota minden időpontban, így a minden pozícióban több aktivitás-dombot fog tartalmazni, tehát több sejt fogja ugyanazt a helyet kódolni (lásd 3.4 ábra); ellentétben a Guanella modellel, ahol, a 2.6.1 pontban bemutatott módon, a hálózat egy dombot képes csak fenntartani. Ebből következően a Fuhs modell egy terület azonos *spacing*-gel történő reprezentálásához sokkal több neuron felhasználását igényli: cikkünkben egy 61 egység átmérőjű körlapot 2861 darab neuronnal fedtek le, míg Guanella és Verschure szimulációik során 90 neuront használtak fel $9 * 10$ -es téglalapjaiknál egy gridsejt-réteg modellezéséhez. A belső attraktor-dinamika által kialakuló stabil hálózati állapot elérése után a modellek a gridsejt-rendszer feltételezett útintegrációs funkciójának megvalósításához a hálózati aktivitást egy sebesség-vektor jellegű inputtal mozgatják. A cikkekben szereplő eredmények alapján kijelenthetjük, hogy mindkét modell megvalósítja célját: *útintegrációs alapon* a hálózati állapotok helyre jellemző aktivitást mutatnak (*hely-reprezentáció*), a hálózatot alkotó neuronok pedig a gridsejtekénél megfigyelt *háromszögrács mintázatú tüzelési helyekkel* rendelkeznek.

A két modell számítás igénye a modellezett neuronok száma miatt jelentősen eltér. Fuhs és Touretzky megvalósításukban körülbelül 32-szer annyi neuront használnak fel, mint Guanella és Verschure. A Fuhs modellben a neuronok lokális hatása miatt az egyes neuronok nagyjából ugyanannyi kapcsolattal rendelkeznek mindkét modellben, így előbbiben a szinaptikus kapcsolatokról érkező aktivitások meghatározása nem $32 * 32 = 1024$ -szeres,

a, a hálózati állapot
a $T=500$ időpontban



b, a (35,35)-ös
sejt tüzelési helyei



3.4. ábra. A *Fuhs-Touretzky* hálózat egy állapota és egy neuronjának tüzelési helyei. **(a)** A 61 egység átmérőjű körlapon mind a 2861, megfelelő pozícióba elhelyezett neuron spontán módon kialakult aktivitásának színekódolt tüzelési rátája látható (piros: magas, kék: nulla). A hálózat a kialakult aktivitás-jelleget a navigáció során végig megtartja, azonban az a sebesség-inputtal, mint bemenettel mozgatva „követi” az aktuális pozíciót (*útintegrációs alapú hely-reprezentációs funkció*). Látható, hogy a szélső sejtek, asszimmetrikus bemenetek miatt, megtörik a hálózati aktivitás szabályos rács alakzatát. A hálózatban több aktivitás-domb található, ezen egyszerre aktív sejtek ugyanazokra a pozíciókra érzékenyek, tehát azonos tüzelési-mező rácsaik azonos paraméterekkel (spacing, orientáció, fázis és tüzelési mező méret) rendelkeznek. **(b)** Miután Fuhs és Touretzky szimulálták a fenti hálózat aktivitását egy négyzet alakú arénában, a körlap (35,35) koordinátájához (nagyjából a középpontjához) tartozó neuron tüzelési helyei az elvárt háromszögrács mintázatot mutatták (*gridsejt-tüzelés szimulációs funkció*). (forrás: *Fuhs & Touretzky* [11])

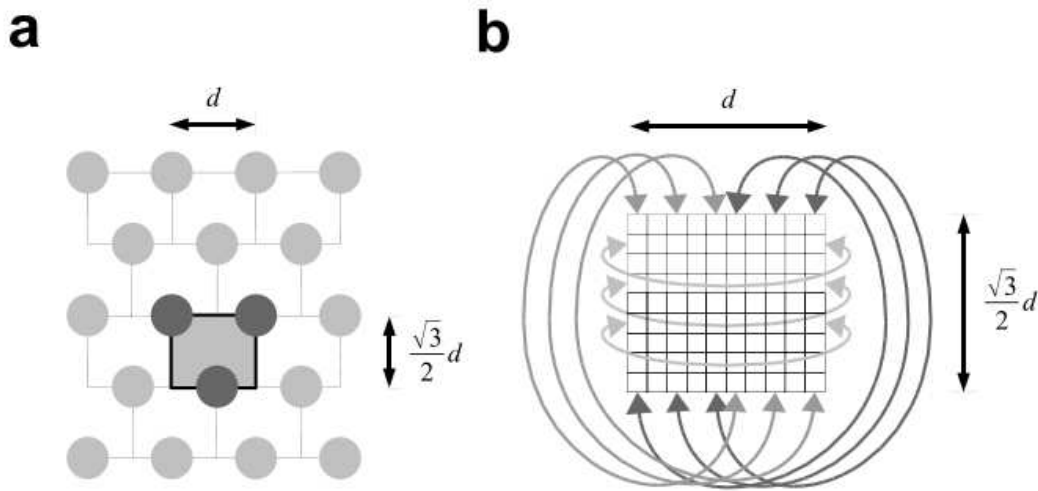
hanem csak mintegy 32-szeres időt vesz igénybe a Guanella modellhez képest, azonban ez is jelentős számítási többletet jelent. A későbbi valós környezetben való implementálhatóság miatt az előbbi érveket figyelembe véve a két bemutatott modell közül a megvalósításhoz Guanella és Verschure modelljét választottam, amelyet a következő pontban részletesen is ismertetek.

3.2.2. A Guanella-Verschure-féle gridsejt-rendszer modell bemutatás

Hafting-ék tanulmányával (lásd 2.6.2 pont) tehát kísérleti megerősítést nyert azon elméleti úton kapott eredmény, mely szerint egy útintegráción alapuló általános navigációs rendszer létrehozásának egy lehetséges módja, hogy a hely függvényében rácsszerű tüzelési mintázatot mutató neuronokból álló hálózat aktivitásában kódoljuk a helyet az elmozdulás-vektor, mint bemenet integrálásával. A 2.6.1 pontban bemutatott általános modell és a kísérleti eredmények közötti legnagyobb különbséget a gridsejtek rács-szerkezetében találjuk: a levezetéssel nyert neuronok, a választott tórusz topológia miatt, négyszögrács elrendezésű tüzelési helyekkel rendelkeznek a kísérletekben talált háromszögrácscsal szemben.

A diplomamunka során megvalósított, most bemutatandó modellt Guanella és Verschure publikálta 2006-ban [12]. A fent említett rács-struktúra probléma megoldására a neuronlapot nem tórusz, hanem csavart-tórusz topológiával látták el (3.5 ábra jobb oldala). A

csavarást a függőleges kapcsolatok létrehozásánál végezték el: a lap alsó és felső oldalát is megfelezték és kapcsolatukat megcsavarták, így például a felső oldal bal fele az alsó oldal jobb felével van összeköttesben. Ez a csavarás a függőleges lapszélek szomszédságában egy fél oldalhosszal való eltolásnak felel meg, ami a sík lefedésében is ugyanezt eredményezi: a szomszédos vízszintes sorok a 3.5 ábra bal oldalán látható módon, szintén egy fél oldalhosszal vannak eltolva egymáshoz képest (a 2.6.1 pontban bemutatott módon gondoljuk végig, hogyan mozog az „aktivitás-domb” ezen a neuronlapon a navigációs síkon való mozgás követése közben). Az így definiált topológiával a lapon található neuronok tüzelési térképén már háromszögrácsot kapunk; ha pedig a lapunk oldalhosszainak arányát $\sqrt{3}/2$ -nek választjuk, rácsunkat a várt szabályos háromszögek fogják alkotni (a lap vízszintes oldalhossza lesz a háromszögelem alapja, függőleges oldalhossza pedig a háromszög magassága, innen származik az arány).



3.5. ábra. A sík lecsempézése és a neuronlap belső topológiája. **a**, A sík lefedése az elvárt, d spacing jellemzővel rendelkező, szabályos háromszögrács (tüzelési-hely) mintázattal (szürke körlapok) valamint $d, \sqrt{3}/2 * d$ oldalhosszú téglalapokkal azonos „periódusú” lefedést biztosítanak. **b**, Egy $10 * 9$ -es gridsejt populáció mátrixa. A struktúra szélein található neuronok szomszédsági viszonyait szürke nyilak jelzik. Például egy sor két szélén található neuronok szomszédosak. Figyeljük meg a neuronlapon kialakított szélső szomszédságokat valamint az **a**, ábrán a szomszédos téglalapok kölcsönös helyzetét. (forrás: *Guanella és Verschure: A model of grid cells based on a path integration mechanism.* [12])

A neuronok távolságainak kiszámításához definiálunk egy speciális normát. A norma ellenőrzéséhez tartsuk szem előtt, hogy esetünkben a távolság annak a legrövidebb útnak a hossza, amely megtételével az egyik neuron pozíciójából a másik pozíciójába juthatunk a csavart tórusz lapunkon. A távolságot $dist_{tri}(\cdot, \cdot)$ -vel, a normát pedig $\|\cdot\|_{tri}$ -vel jelöljük, utalva arra, hogy háromszögrács tüzelési mintát eredményeznek. Két sejt távolságának meghatározásához szükség van a sejtek koordinátáira, melyek c_{ix} és c_{iy} értékeit a következő

képletekkel állíthatjuk elő:

$$c_{ix} = \frac{i_x - 0.5}{N_x} \quad (3.1)$$

$$c_{iy} = \frac{\sqrt{3}}{2} * \frac{i_y - 0.5}{N_y}, \quad (3.2)$$

ahol N_x és N_y a neuronlapon található sorok és oszlopok száma, i_x és i_y pedig az i . sejt sor- és oszlopszáma. A koordináták meghatározása után a távolság kiszámítására a csavart-tóruszon a következő képletet használjuk:

$$\text{dist}_{tri}(\mathbf{c}_i, \mathbf{c}_j) := \|\mathbf{c}_i - \mathbf{c}_j\|_{tri} = \min_{k=1}^7 \|\mathbf{c}_i - \mathbf{c}_j + \mathbf{s}_k\|, \quad (3.3)$$

ahol

$$\begin{aligned} \mathbf{s}_1 &:= (0, 0), \\ \mathbf{s}_2 &:= \left(-.5, \frac{\sqrt{3}}{2}\right), \\ \mathbf{s}_3 &:= \left(-.5, -\frac{\sqrt{3}}{2}\right), \\ \mathbf{s}_4 &:= \left(.5, \frac{\sqrt{3}}{2}\right), \\ \mathbf{s}_5 &:= \left(.5, -\frac{\sqrt{3}}{2}\right), \\ \mathbf{s}_6 &:= (-1, 0), \\ \mathbf{s}_7 &:= (1, 0), \end{aligned} \quad (3.4)$$

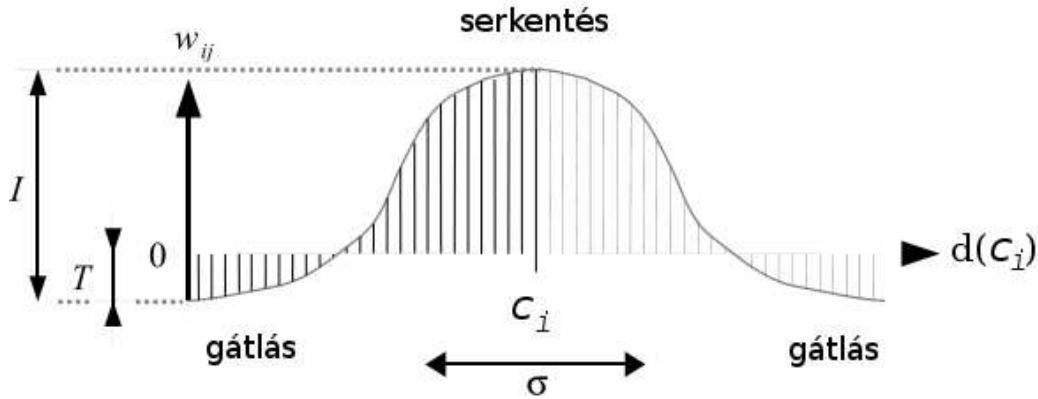
és ahol $\|\cdot\|$ az Euklideszi normát jelöli. Ezzel tehát elvégeztük az előző pontban bemutatott első lépést, a neuronokon értelmezett távolságmérték definiálását. A következő bekezdésekben ismertetem a fent említett második feladatot, a szinaptikus kapcsolat-mátrix létrehozását.

A kapcsolat-mátrix megadása maguknak a kapcsolat-erőségeknek a meghatározását jelenti. A 2.6.1 pontban csak azt a megszorítást tettük, hogy a súlyoknak a távolság növekedésével csökkenniük kell. Ezt szem előtt tartva a hálózat súlyait megadó képlet:

$$w_{ij} = I * \exp\left(-\frac{\|\mathbf{c}_i - \mathbf{c}_j\|_{tri}^2}{\sigma^2}\right) - T, \quad (3.5)$$

ahol w_{ij} az i . sejtből a j . sejtbe futó kapcsolat erőssége. A képlet egy rögzített \mathbf{c}_i -re egy kétdimenziós, függőleges irányban T -vel eltolt Gauss függvényt ad (3.6 ábra), melynek mi-

nimuma T , magassága I , szórása σ , maximumát pedig a $\mathbf{c}_j = \mathbf{c}_i$ pontban veszi fel. Vegyük észre, hogy a függvény által definiált szinaptikus kapcsolat-erőségek megfelelnek a 2.6.1 pontban említett követelménynek: „a neuronok közötti serkentő kapcsolat erőssége csökken a neuronok síklapon vett *távolságának* növekedésével (az esetleges negatív serkentést is értelmezve)”.



3.6. ábra. A *Guanella-Verschure-féle szinaptikus súlyfüggvény*. A függvény a \mathbf{c}_i sejt szinaptikus kapcsolatainak erősségét szemlélteti a neuronlapon vett *távolság* függvényében. Az egyenlet kétdimenziós függvényét a szimmetria miatt az ábra görbéjének $(c_i, 0)$ ponton átmenő függőleges tengely körüli képzeletbeli megforgatásával kaphatjuk meg. A függvényről leolvasható a (3.5) képlet paramétereinek szerepe is. (forrás: *Guanella és Verschure: A model of grid cells based on a path integration mechanism*. [12])

Miután kiszámítottuk a szinaptikus kapcsolat-mátrixot, a következő lépés a hálózati aktivitás meghatározása. Az i . gridsejt $(t + 1)$. időpontbeli aktivitása a t . időpontbeli aktivitásokról egy B lineáris átviteli függvény felhasználásával kapható meg:

$$B_i(t + 1) = A_i(t) + \sum_{j=1}^N A_j(t) * w_{ij} \quad (3.6)$$

ahol N a neuronlapon modellezett sejtek száma, valamint $i, j \in \{1, \dots, N\}$. Miután minden sejtre kiszámítottuk a $B_i(t + 1)$ függvényértéket, egy normalizáló függvény segítségével biztosítjuk a hálózat aktivitásának stabilitását (ez a függvény felel meg a 2.6.1 pontban leírt globálisan visszacsatolt gátló mechanizmusnak):

$$A_i(t + 1) = B_i(t + 1) + \tau * \left(\frac{B_i(t + 1)}{\langle B_j(t + 1) \rangle_{j=1}^N} - B_i(t + 1) \right) \quad (3.7)$$

ahol $\langle . \rangle_{j=1}^N$ az átlagképzés művelete, és τ határozza meg a rendszer stabilitásának erősségét (minél nagyobb, annál kisebb lesz az eltérés a legjobban és a legkevésbé tüzelő két sejt között).

Az (3.1)-(3.7) képletekkel megadtuk a hálózat input nélküli viselkedését. Ezek után hálózatot véletlenszerű kezdő-állapotból indítva abban stabil, domb formájú aktivitás fog kialakulni az alkalmazott attraktor-dinamika miatt (lásd (3.5), (3.6) és (3.7) képleteket). A navigáció során tehát ezen spontán módon kialakuló reprezentáció fogja ábrázolni a kezdőpozíciót.

A modell célja, hogy a helyet útintegráció segítségével reprezentálja, tehát az elmozdulásvektor függvényében (az állat mozgásával összhangban) frissítse állapotát. Ehhez a sebességvektort, mint hálózati inputot $\mathbf{v} = (v_x, v_y)$ alakban kapja meg. Az elmozdulás követésének érdekében a *sebesség-inputnak* a hálózati aktivitásdombot „önmagával konzisztensen” kell mozgatnia: a domb elmozdulásának nagysága arányos kell legyen a sebesség nagyságával, szöge pedig a sebesség szögével (miután mindkét vektor számára rögzítettünk egy-egy pozitív irányt). Tehát adott aktivitás esetén azonos szögű, de nagyobb sebesség-vektorral azonos irányú, nagyobb domb-elmozdulást kell kapnunk, míg azonos nagyságú, de más szögű bemenetre azonos mértékű, de más irányú dombelmozdulás kell legyen a hálózat válasza, az elmozdulás követésének érdekében.

Innen származik az egy MEC-beli grid-réteget modellezni kívánó neuron-lap két jellemző paramétere: a gain és a bias. A gain skalár a bemeneti sebesség szorzó-faktora, ami a sebesség-vektor nyújtásával egy rétegre jellemző „domb-mozgékonytságot” határoz meg. A bias pedig egy szög, ami a sebesség-vektor elforgatásával az aktivitásdomb mozgásának irányultságát adja meg.

A paraméterek hálózatra gyakorolt hatásának jobb megértése érdekében gondoljuk végig, hogy mi történik, akkor ha egy réteg gain paraméterének értékét megnöveljük. Ebben az esetben a hálózat sebesség-inputját jobban megnyújtjuk, ezáltal a grid-rétegen gyorsabban fog mozogni a hálózati aktivitás-domb, így kisebb elmozdulás során jut a hálózat azonos állapotba. Emiatt a modellezett gridsejtek rácsaiban a tüzelési helyek kisebb távolságra lesznek egymástól a síkon, tehát kisebb *spacing* jellemzővel rendelkező réteget kapunk. Látható tehát, hogy a neuronlap gain paramétere és a lapon található sejtek *spacing* jellemzője fordított arányosságban áll egymással.

Most gondoljuk végig, miben különbözik két olyan hálózat viselkedése, amelyek csak bias paraméterükben különböznek. Ebben az esetben a sebesség-inputok más irányú dombelmozdulást fognak eredményezni, de az azonos gain értékek miatt a hálózatok kezdőállapotukba az állat ugyanolyan hosszú útja során térnek vissza. Ez azt eredményezi, hogy neuron-lapjainkkal a sík azonos területű részét tudjuk egyszeresen lefedni, viszont az eltérő irányú aktivitás-mozgás miatt lapjainkat egymáshoz képest elforgatva kell letennünk az állat navigációs síkjára, tehát a sík lefedései a rétegek bias-ainak különbségével vannak elforgatva egymáshoz képest. Ez két neuronlap gridsejtjeinek rácsában is azonos mértékű elforgatást jelent, amire pedig az orientáció fogalmát vezettük be. Gondolatmenetünk végén tehát arra a következtetésre jutottunk, hogy a bias-ok különbsége megadja a *rétegek* egymáshoz viszonyított orientációját, így a réteg bias paramétere (megfelelő referencia-

irányok rögzítése esetén) egyenlő lesz sejtjeinek orientációjával.

A továbbiakban a gain-t α -val, a bias-t pedig β -val fogjuk jelölni. Az előző bekezdések megfontolásai után az $\alpha \in \mathbb{R}^+$ és $\beta \in [0, \pi/3)$ megkötéseket tehetjük paramétereinkre a hozzájuk tartozó rácsjellemzők lehetséges értékei miatt.

A réteghez tartozó gain és bias paraméterek rögzítése után tehát a bemeneti \mathbf{v} sebességvektorral a következő transzformációt végezzük el:

$$\mathbf{v} \rightarrow \alpha * \mathbf{R}_\beta * \mathbf{v} \quad (3.8)$$

ahol \mathbf{R}_β a kétdimenziós vektorok β szögű elforgatás-mátrixa:

$$\mathbf{R}_\beta = \begin{pmatrix} \cos(\beta) & -\sin(\beta) \\ \sin(\beta) & \cos(\beta) \end{pmatrix} \quad (3.9)$$

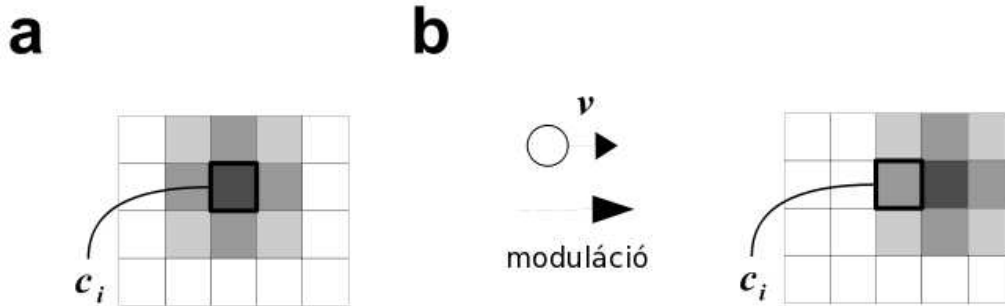
Az elmozdulás-vektornak a hálózati állapotba való integrálását a fenti, transzformált sebességvektor felhasználásával végezzük el, mégpedig oly módon, hogy a sejtek egymásra gyakorolt serkentő/gátló hatását ezen vektorral közvetlenül moduláljuk:

$$w_{ij}(t+1) = I * \exp\left(-\frac{\|\mathbf{c}_i - \mathbf{c}_j - \alpha \mathbf{R}_\beta \mathbf{v}(t)\|_t r_i^2}{\sigma^2}\right) - T \quad (3.10)$$

A súlymátrixunk kiszámítása tehát annyiban változott az input nélküli esethez képest, hogy a gridsejtek neuronlapon vett távolságát most már befolyásolja az aktuális sebességvektor, mintegy folyamatosan változtatva neuronlapunk geometriáját. Ezzel a 3.6 ábra \mathbf{c}_i pont körül forgásszimmetrikus függvénye, és ezáltal neuron-lapunkon a sejtek serkentő hatása is a transzformált sebességvektorral eltolódik (3.7 ábra). Ezzel megadtuk a 2.6.1 pontban bemutatott modell-sémára épülő, folytonos attraktor-dinamikát megvalósító, útintegrációs funkcióval rendelkező neuronhálózatunk ott nem tárgyalt, modell-specifikus részét is: a hálózati aktivitás sebességvektorral való módosításának módját.

A sebesség-input felhasználásával kapcsolatban a modell legszembetűnőbb sajátossága, hogy a szinaptikus mátrixunk időfüggő lett. Ez önmagában nem probléma, hiszen például a neuronhálózatok tanítását is a súlyok „tanításával”, időbeli változtatásával érhetjük el (jelenlegi ismereteink szerint a természetes idegrendszerben is ez a tanulás alapvető mechanizmusa, lásd 2.4). Azonban modellünkben nem egy tanulási folyamat eredményeként változnak meg a szinaptikus súlyok, hanem az állat adott pillanatbeli sebessége határozza meg őket. Természetesen nincsenek erre utaló kísérleti eredmények, és a neurológusokat igencsak meglepné egy hasonló jellegű idegrendszeri viselkedés felfedezése. Ezen a ponton modellünk tehát szakít a realiztikusságra való törekvéssel, amit a gridsejt-viselkedés és az útintegrációs funkció elérésének viszonylagos egyszerűsége kompenzál számunkra.

Ebben a pontban megismerkedtünk a Guanella-Verschure-féle grid-rendszer modellel. Cikkünkben [12] szimulációs eredményekkel is szolgáltunk, amelyek azonosak voltak az általam kapottakkal (lásd 4.3.2 és 5.1 pontok), így azokat itt nem ismertetem.



3.7. ábra. *Egy sejt szinaptikus kapcsolatainak modulációi.* (a) A moduláció előtt az i . sejt szinaptikus kapcsolat-erősségeinek maximuma a c_i pontban volt, tehát legerősebben önmagát gerjesztette. (b) Moduláció után a szinaptikus minta a sebességgel arányosan és azzal azonos irányban csúszott el. Megjegyzés: a moduláció és a sebesség-vektor iránya azonos, ezért vagy elvégeztük már az ábrán jelölt v sebesség-vektoron a (3.8) transzformációt, vagy a réteg orientációja nulla. Sötét: magas kapcsolat-erősség, világos: alacsony kapcsolat-erősség. (forrás: *Guanella és Verschure: A model of grid cells based on a path integration mechanism.* [12])

3.3. Az útintegrátorban akkumulálódó hiba kiküszöbölésének elemzése

3.3.1. A probléma bemutatása

A 3.1.2 pontban említett (3.) probléma megoldásához feladatom a vélhetően a biológiai rendszerek által is használt megközelítés elemzése, modellezése, megvalósítása és tesztelése volt. A probléma alapja, hogy a mobil robotok (élőlények) mozgató szervei nem képesek az irányító rendszer (az idegrendszer) által kiadott utasításokat teljes pontossággal végrehajtani, például a beavatkozók tehetetlenségéből adódó holtidő illetve holtjáték miatt. A kizárólag ezen utasítások által végzett, belső útintegrációs folyamattal meghatározott pozícióban található hiba a beavatkozók fehér zajjal közelíthető pontatlanságának függvényében folyamatosan növekedni fog. Így, legyen bármely kicsi is a mozgató rendszer hibája, megfelelően hosszú idő után az útintegrátor pozíció-becslése használhatatlan lesz, a benne halmozódó hiba szórása az idő függvényében nem korlátos. Ezt, a műszaki tudományokban klasszikusnak nevezhető problémát *hiba-akkumulálóciónak* nevezzük. Több, például hangyákon és madarakon végrehajtott kísérlet megmutatta, hogy az állatoknak is szembe kell nézniük az akkumulálódó hiba okozta pontatlan helymeghatározással (bővebben lásd *Redish* [1]).

Jelenlegi ismereteink szerint ezen probléma megoldására a rágcsálók (emlősök) idegrendszere egy visszacsatolást (*topdown connection*) alkalmazhat. Azt már láttuk, hogy a MEC-ben felfedezett gridsejtek tekinthetőek az útintegrációs funkció kimeneteinek, a bel-

ső elmozdulás-jel alapján mozgatott hely-reprezentáció megvalósítóinak. A 2.5-ös pontban megismertük a hippokampális rendszer egy valószerű modelljét, amely multimodális bemenetei (főleg az útintegrátor és a lokális látkép) által, valamint autoasszociatív memória tulajdonsága miatt robusztusan, tehát nagyobb hibával rendelkező vagy jelentősen hiányos input esetén is képes a pozíció konzisztens ábrázolására, ahogyan azt a kísérletek is alátámasztják (például a helysejtek a sötétben is megfelelően működnek). Anatómiai vizsgálatok szerint a hippokampusz rendelkezik visszacsatoló kapcsolattal (*vetít*) a MEC egyes rétegeibe, ezen szinaptikus kapcsolatok pedig alkalmasak lehetnek a MEC grid-rétegeiben akkumulálódó zaj alacsony szinten tartására vagy a hely-reprezentáció újraindítására (*reset*) a hippokampusz stabil pozíció-ábrázolása alapján.

Az inkrementálódó hiba eliminálásához tehát ezen visszacsatolás funkcionális elemzése, majd a már megvalósított modellben a lehetséges kapcsolat-változatok szimuláció általi összehasonlítása a feladat. A következő pontban ismertetett elemzést, amennyire csak lehetett, megpróbáltam a modell konkrét megvalósításától független alapokra helyezni, így a tárgyalás során minél kevesebb, az adott implementáció sajátosságait felhasználó következtetést tenni. A funkcionális elemzés az állatok és a megvalósított modell hippokampális rendszerének következő (feltételezhető) jellemzőiből indul ki (3.1 ábra):

1. A helyfelismerés alapját jelentő lokális látkép és a grid-rendszerben található útintegrációs reprezentációk kissé zajos bemeneteket kapnak
2. Ez a grid-rendszer pozíció-ábrázolásában hiba akkumulálódásához vezet
3. Az entorhinális kortexen keresztül az útintegrációs és lokális látkép reprezentációk is a hippokampuszba jutnak
4. A hippokampusz ezen multimodális bemenetek valamint autoasszociatív működése által a zajos vagy hiányos inputok alapján is képes a megtanult reprezentációk (emlékek) előhívására
5. Az útintegrációs reprezentációt és a hippokampális helykódot a gridsejtek és a helysejtek a megismert helyfüggő tüzelési jellemzőkkel ábrázolják

A modell implementációs részleteit a 4. fejezetben fogom bemutatni.

3.3.2. A visszacsatolás funkcionális elemzése a megvalósítási eszközök figyelembevételével

A hippokampuszból a gridsejt-rendszerbe mutató visszacsatolás feladata a grid-rendszerben zajos bemenetei miatt akkumulálódó hiba alacsony szinten tartása a stabil hippokampális hely-reprezentációja alapján. Ez a két hálózat közötti egyirányú, a hippokampuszból a gridsejt-rendszerbe mutató szinaptikus összeköttetés létrehozását követeli meg a 2.3-as pontban bemutatott kapcsolat-mátrix megadásával.

A mátrix egy leképezést definiál a hippokampális aktivitásról a gridsejt-rendszerre, minden eleme egy helysejt-gridsejt pár közötti kapcsolat-erősséget ad meg, ahol a helysejtek a kapcsolatok pre-, a gridsejtek pedig a poszt-szinaptikus neuronjai. A visszacsatolásnak a gridsejtek aktivitásához való hozzájárulását szintén a 2.3-as pontban bemutatott képlet alapján számítjuk:

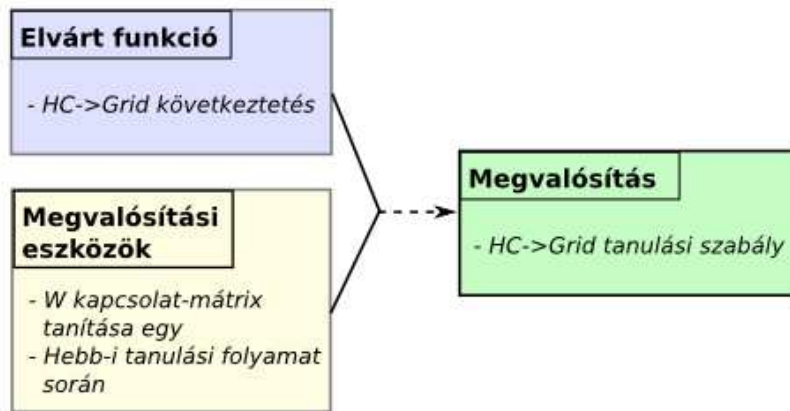
$$h_j^{\text{HC} \rightarrow \text{Grid}} = \sum_i \mathbf{W}_{i,j}^{(\text{HC}, \text{Grid})} \text{HC}_i, \quad (3.11)$$

ahol $h_j^{\text{HC} \rightarrow \text{Grid}}$ a j . gridsejt aktivitásának hippokampuszból érkező komponense, $\mathbf{W}^{(\text{HC}, \text{Grid})}$ a hippokampuszból a gridsejt-rendszerbe mutató szinaptikus kapcsolat-mátrix, HC_i pedig az i . helysejt tüzelési rátája az adott időpontban. Az egyenletből leolvasható, hogy egy $W_{i,j}$ elemhez magas értéket rendelve (erős kapcsolat definiálása esetén) az i . helysejt gerjeszteni fogja a j . gridsejtet. A feladat ezen erős kapcsolatok megfelelő kialakítása annak érdekében, hogy az egyes pozíciókban fellépő hippokampális hely-reprezentáció a gridsejt-rendszert az adott pozíciót reprezentáló állapota felé mozgassa. A visszacsatolás $\mathbf{W}^{(\text{HC}, \text{Grid})}$ szinaptikus kapcsolat-mátrixa működése közben tehát egy implikációt hivatott megvalósítani: feladata az aktuálisan fellépő hippokampális aktivitásból a gridsejt-rendszer elvárt aktivitására következtetni, ezzel a két hely-reprezentáció között egy leképezést végrehajtani.

A kapcsolatok-erősségeknél a realiztikusság szem előtt tartása miatt nem szabad, a hippokampális helymezők navigáció közbeni kialakulása miatt pedig nincs is lehetőségük előre meghatározottan, „bedrótoltan” létrejönniük; egy on-line tanulási folyamat alatti kialakulásra van csak lehetőség. Mivel eltérő módon ugyan, de mindkét hálózat állapotával a helyet reprezentálja, a cél a kapcsolat-mátrix kialakítása oly módon, hogy abban a tanulás során az egyidejűleg, tehát az azonos pozíciókban tapasztalt hippokampusz és gridsejt-rendszer hálózati állapotok *egy megfelelő módszerrel* egymáshoz asszociálódnak. Ekkor ugyanis a tanulási szakasz után az aktuális pozícióban fellépő hippokampális helysejt-aktivitások az adott pozícióhoz kapcsolt gridsejt-aktivitásokat fogják előidézeni a megtanított kapcsolat-mátrixon keresztül. A *megfelelő módszerek* elsősorban az irodalomban található szinaptikus plaszticitási szabályok közül kerülhetnek ki, először mégis egy saját, az alábbi gondolatmenet alapján alkotott szabályt használtam a visszacsatolás szinaptikus erősségeinek meghatározásához. Az érvelés elég általános ahhoz, hogy a többi tanulási szabály vizsgálatánál, paramétereik meghatározásánál is segítségünkre legyen.

A tanulási folyamat célja, hogy a visszacsatolás kialakítandó szinaptikus kapcsolat-mátrixán keresztül a stabil hippokampális helysejtek minden pozícióban minél pontosabb következtetést tudjanak tenni a gridsejt-rendszer elvárt állapotára vonatkozóan. A biológiai realiztikusság szem előtt tartása miatt ehhez egyrészt egy Hebb-i mechanizmusokon alapuló, LTD/LTP folyamatokat formalizáló szinaptikus plaszticitási szabály bevezetésére van szükség, amely tehát az egyes kapcsolat-erősségek változásait a pre- és poszt-szinaptikus neuron adott időponthoz közeli tüzeléseinek (adott időpontbeli tüzelési rátájának) függvényében adja meg (lásd 2.4 pont). Másrészt a megvalósítandó funkció, a hippokampuszból

a gridsejt-rendszer elvárt állapotára való következtetés egyéb kényszerekkel is szolgál, így a modellalkotásához szükség van ezen funkció részletes vizsgálatára is (lásd 3.8 ábra).



3.8. ábra. A visszacsatolás meta-modellje: a megvalósítással szembeni kritériumok és következményeik. A visszacsatolás kialakításához az elvárt funkció és a megvalósítási eszközök közös elemzése szükséges, amelyek együttesen egy hippocampális és gridsejt-rendszerbeli sajátosságokat is figyelembe vevő tanulási szabály keresésére szűkítik a problémát.

Induljunk ki az általam a 3.8 ábra kék dobozába tett kényszerekből. Ezek a hippocampusz és a gridsejt-rendszer működési sajátosságai, valamint maga a következtetési feladat. A helysejtek és a gridsejtek valós kísérletekben tapasztalt (valamint a létrehozandó modellben elvárt) helyfüggő tüzelési jellemzőit megvizsgálva a következő kijelentéseket tehetjük:

1. *A helysejtek egy (kevés) helymezővel rendelkeznek.* A kísérleti eredmények szerint a patkányok hippocampuszának girusz dentátusz nevű területén nem ritka az egyes környezetekben kettő, három, vagy akár négy helymezővel rendelkező helysejt sem; a hippocampusz központi régióiban (CA3, CA1) azonban ezek a többszörös helymezővel rendelkező helysejtek már sokkal ritkábbak. A CNS csoport modelljében az összes helysejt egy helymezővel rendelkezik a szimulációs környezetben.
2. *A gridsejteknek több tüzelési mezőjük van.* A Hafting-ék kísérletei során mért maximális spacing 73 cm volt (lásd 2.6.2 pont vagy [6]), így egy átlagos területű környezetben a gridsejtek periodikus tüzelési helyeik miatt több tüzelési mezővel rendelkeznek. Az állítás a szimulációs környezetben minden gridsejtre igaz:

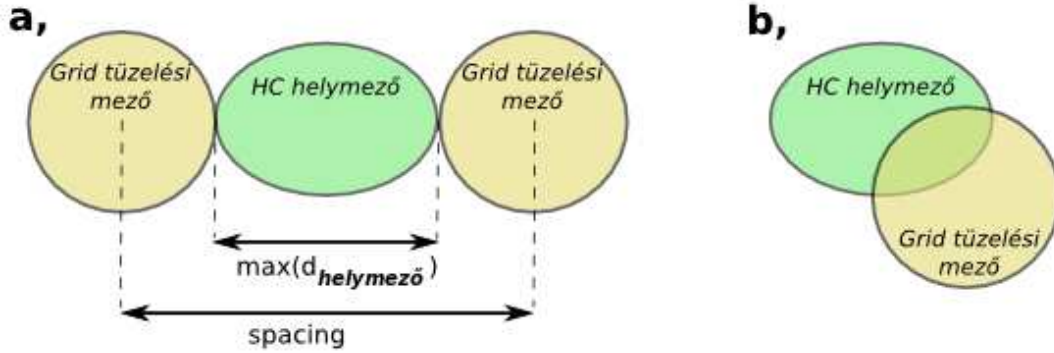
$$\max(\text{spacing}) < d_{\text{environment}} = 1m \quad (3.12)$$

(a navigációs terület egy 1m oldalhosszú négyzet).

3. *Bármely helysejt-gridsejt sejtpárra a hippokampális sejt helymezőjének a gridsejt tüzelési mezői közül maximum egyvel lehet közös metszete (3.9 ábra). A Haftingék által talált legkisebb spacing paraméter 39cm volt, így az állítás teljesüléséhez a helymezők maximális átmérőjének kisebbnek kell lennie, mint ezen minimális spacing hozzávetőleg 2/3-a (3.9 ábra a, része). Ez a CNS csoport modelljében szintén teljesül:*

$$\max(d_{spacefield}) \approx 20\text{cm} < \sim 2/3 * \max(spacing) = 26\text{cm} \quad (3.13)$$

(a helymezők maximális átmérője hozzávetőleg 20cm).



3.9. ábra. *Egy helysejt és egy gridsejt tüzelési mezőinek lehetséges helyzetei. a,* Az ábra a helyfüggő tüzelési jellemzőkkel kapcsolatos harmadik állítást határ-helyzetben szemlélteti, mely szerint a hippokampális sejt helymezőjének (zöld körlap) nem lehet metszete egy gridsejt két tüzelési mezőjével is (barna körlapok). **b,** Ha vannak olyan pozíciók, melyeken mindkét sejt tüzel, akkor a hippokampális sejt tüzeléséből információt szerezhethetünk a gridsejt tüzelésének valószínűségére vonatkozóan.

A fenti helyfüggő tüzelési jellemzők alapján kijelenthetjük, hogy bármely gridsejt több tüzelési helye közül valamelyik, de csak maximum egy lehet átfedésben bármely helysejt helymezőjével (3.9 ábra).

Az elvárt funkciót és a megvalósítási eszközöket együttesen figyelembe véve az alábbiakat mondhatjuk el egy helysejt-gridsejt sejtpárt összekötő szinapszis *erősségével* kapcsolatban. A (3.11) egyenlet egy sejtpárra a következő alakot adja:

$$h_j^{\text{HC} \rightarrow \text{Grid}} = \mathbf{W}_{i,j}^{(\text{HC}, \text{Grid})} \text{HC}_i, \quad (3.14)$$

Mivel a modell $[0, 1]$ közé normált tüzelési rátákat és szinaptikus kapcsolat-erősségeket használ, így a $\mathbf{W}_{i,j}^{(\text{HC}, \text{Grid})}$ mátrixelem megadja, hogy az i . helysejt tüzelési rátájának hányad részével gerjeszti a j . gridsejtet. A következőekben meg fogom mutatni, hogy (3.14) akkor ad optimális becslést a helysejt-aktivitásból a gridsejt aktivitására vonatkozóan (*következ-*

tetés funkció), ha a $\mathbf{W}_{i,j}^{(\text{HC}, \text{Grid})}$ kapcsolat-erősség értéke egyenlő a helysejt helymezőjében található gridsejt tüzelési mező relatív (a helymezőhöz viszonyított) nagyságával ((3.18)). A gondolatmenetben 0 – 1 értékű bináris aktivitásokkal rendelkező neuronokból indulok ki, majd a végén általánosítok a folytonos, $[0, 1]$ rátákkal leírt sejtekre.

Jelöljük pc -vel a helysejt (place cell) aktivitását, gc -vel pedig a gridsejt (gridcell) aktivitását, és $P(c = 1)$ -gyel annak a valószínűségét, hogy a c sejt tüzel egy adott pillanatban. Először is, ha a helysejt-gridsejt sejt párra nincsen közös tüzelési pozíció, akkor a helysejt tüzelésének nem szabad gerjesztenie a gridsejtet, ugyanis előbbi tüzelésekor az utóbbi biztosan nem tüzel. Ekkor tehát nincs közöttük szinaptikus összeköttetés, a kapcsolatmátrixban a nekik megfelelő erőselem értéke nulla kell legyen. Ha a két sejtnek létezik közös tüzelési pozíciója és a helysejt nem tüzel, akkor a (3.14) képlet használata miatt nem serkentheti a gridsejtet, így nem tud közvetlen (csak közvetett) információval szolgálni a gridsejt állapotával kapcsolatban. Ha viszont tüzel, akkor a gridsejt aktivitására vonatkozó optimális becslést a $P(gc = 1 \mid pc = 1)$ feltételes valószínűség adja meg („Mekkora a valószínűsége annak, hogy a gridsejt aktív, ha a helysejt tüzel?”).

Az előző három esetet összevonva, ha egy általános pozícióban a $P(gc = 1 \mid pc = 1) * P(pc = 1)$ szorzattal számítjuk ki a gridsejt aktivitásának valószínűségét (az adott helyen $P(pc = 1) = 1$, ha ott a helysejt tüzel és $P(pc = 1) = 0$, ha nem), akkor egy optimális becslést hajtunk végre a helysejt aktivitása alapján. Ez a Bayes-tétel tétel értelmében pont a $P(gc = 1 \& pc = 1)$ valószínűséggel azonos; ami azt jelenti, hogy egy hippokampális sejt aktivitásából ezen módszerrel ((3.14) egyenlet) csak a közös tüzelési helyeken tudunk gridsejt aktivitását jelezni, tehát csak ott fog tudni serkenteni a helysejt.

Amennyiben egyenlő valószínűséggel tartózkodunk a navigációs környezet minden pontjában, tehát véletlen bolyongást folytatunk, akkor

$$P(gc = 1 \mid pc = 1) = \quad (3.15)$$

$$P(\text{a gridsejt tüzelési helyén} \mid \text{a helysejt helymezőjében}) = \frac{\mathbb{T}_{(\text{helymező} \cap \text{grid tüzelési hely})}}{\mathbb{T}_{\text{helymező}}},$$

így a gridsejt aktivitására vonatkozó becslésünk a helysejt tüzelése alapján:

$$P(gc = 1 \& pc = 1) = \frac{\mathbb{T}_{(\text{helymező} \cap \text{grid tüzelési hely})}}{\mathbb{T}_{\text{helymező}}} * P(pc = 1). \quad (3.16)$$

Ezzel a (3.14) egyenletet a fenti alakra hoztam a

$$h_j^{\text{HC}_i \rightarrow \text{Grid}} := P(gc = 1 \& pc = 1), \quad (3.17)$$

$$\mathbf{W}_{i,j}^{(\text{HC}, \text{Grid})} := \frac{\mathbb{T}_{(\text{helymező} \cap \text{grid tüzelési hely})}}{\mathbb{T}_{\text{helymező}}}, \quad (3.18)$$

$$HC_i := P(pc = 1) \quad (3.19)$$

szereposztás mellett, amivel elérkeztünk a bináris eset általánosításához. HC_i az i . hipokampális sejt tüzelési rátáját jelöli, ami a $[0, 1]$ intervallumból veheti fel értékeit. Egy lehetséges értelmezése szerint a tüzelési ráta az adott időablakban a többi neuronhoz viszonyított relatív aktivitást (tüzelési frekvenciát) adja meg; azonban egy ehhez közel álló alternatív definíció alapján gondolhatunk rá úgy is, mint annak az eseménynek a valószínűségére, hogy a neuron tüzel az adott időablak egy időpontjához *közeli* intervallumon belül (lásd *Dayan és Abbott: Theoretical Neuroscience* [2]). A megvalósított modell működése során kapott folytonos tüzelési ráták pontosan ezen utóbbi értelmezését formalizálja a (3.19) egyenlet.

A levezetés során felhasználtam, hogy a hippokampuszból érkező aktivitás-komponenst a (3.11) képlettel szeretnénk megadni. Az ezen megszorítás mellett kapott fenti a szereposztásból leolvasható, hogy

- csak az egyes helysejtek helymezőin belül tudunk a gridsejtek aktivitásaira következtetni, így csak együttes valószínűségük becslésére van lehetőség [(3.17)], valamint hogy
- sejt-szinten akkor lenne következtetésünk optimális, ha a kapcsolatok értékének a helysejt helymezőjében található gridsejt tüzelési mező relatív (a helymező területéhez viszonyított) nagyságát adnánk [(3.18)].

Az eddigieket összefoglalva, ha a gridsejt-rendszer elvárt állapotára a hippokampális aktivitásból a (3.11)-es egyenlettel szeretnénk következtetni, akkor az egyes helysejt-gridsejt párok kapcsolat-erősségeinek meghatározására van szükség. A hely-reprezentációkból eredő jellemzőket kihasználva, egy adott helysejt aktivitása esetén egy konkrét gridsejt elvárt állapotára vonatkozóan a legjobb becslést a helysejt helymezőjében található grid tüzelési terület relatív nagysága adja meg. Azonban mi egy Hebb-i folyamatokat szimuláló tanulási szakasz után szeretnénk a következtetéseket elvégezni, a környezet szisztematikus feltérképezése vagy a súlyok off-line beállításának mellőzésével, így ezen (3.18)-ban szereplő információ pontos értékének „absztrakt” módon történő meghatározása nem megengedett, a tanulás során ennek a terület-aránynak csak a közelítése lehet a cél.

A tanulási folyamatnak, Hebb-i mechanizmusai miatt, alapvetően az összes helysejt-gridsejt pár minden időpontbeli egyenkénti vizsgálatára kell épülnie; ez valamennyi használt szabályra igaz. A 3.1 táblázat összefoglalja az aktivitás-párok négy lehetséges esetét (első és második oszlop), a szinaptikus kapcsolat-erősség módosításának jellegét és az esetek értelmezését funkcionális és megvalósítási szempontból. A választott sejt szintű funkciót a sejtek helyfüggő tüzelési jellemzői, a tanulási folyamat és a megvalósítási eszközök egyaránt befolyásolták. A táblázat ugyan kétfajta sejtaktivitást különböztet meg, ezeket könnyen

Helysejt	Gridsejt	Kapcsolat	Értelmezés	
			Funkcionális szempont ($HC_j=1$) \Rightarrow ($Grid_i=1$)?	Megvalósítási szempont ($Grid_i = W_{ij} * HC_j$)
aktív	aktív	erősödik	igaz	nagy W_{ij}
aktív	nem aktív	gyengül	nem igaz	kis W_{ij}
nem aktív	aktív	nem vált.	nem értelmezhető	$\exists W_{ij}$
nem aktív	nem aktív	nem vált.	nem értelmezhető	$\forall W_{ij}$

3.1. táblázat. *A helysejt-gridsejt párok aktivitásai és értelmezésük.* A táblázat szemlélteti a négy lehetséges aktivitás-párra a szinaptikus kapcsolat-erősség változásának jellegét, valamint azok (sejtszintű) értelmezéseit funkcionális és megvalósítás szemszögből. Az értelmezéseknél feltett kérdések: Funkcionális szempont: Az adott esetben igaz-e, hogy a helysejt aktivitásból következtethetünk a gridsejt aktivitásra? Megvalósítási szempont: A két sejtet összekötő kapcsolat milyen erősségére adja meg a szorzat a két elem tapasztalt viszonyát?

előállíthatjuk a folytonos rátákból egy küszöbözési művelettel (lásd (3.20) képlet); valamint az alább bemutatandó folytonos tanulási szabályok is ezen esetek elkülönítésén alapulnak. A táblázatból leolvasható, hogy a funkcionális és megvalósítási szempontok szorosan összefüggnek: a kívánt funkció (az aktivitásból történő következtetés) elérhető a megvalósítási eszközökkel, ha a táblázat 'kapcsolat' oszlopában jelölt változtatásokat hajtjuk végre a szinaptikus súlyokon. Mivel a modellben csak serkentő kapcsolatokat értelmezünk, a harmadik esetben megvalósítási szempontból a nem tüzelő helysejt nem tud aktív gridsejttel előállítani, így ezt a sejtszintű funkcióban sem követeljük meg (a hálózati szinten jelen lévő globális gátlás közvetett módon eredményezheti egy gridsejt nagyobb aktivitását egy helysejt alacsonyabb aktivitása miatt is). Ehhez hasonló a negyedik eset, ami önmagában nem ad információt az összeköttetés erősségével kapcsolatban. Ezen két esetben az elvárt funkciót nem tudjuk értelmezni, így nem is módosítunk a kapcsolat-erősségen. Összefoglalva, a táblázatban bemutatott tanulási folyamat-séma egy helysejt-gridsejt párra növeli a kapcsolatuk erősségét, ha a helymezőn belül a gridsejt is tüzel és csökkenti, ha a nem; ezzel megfelelő alapot nyújt az előzőekben bemutatott, a helymezőn belüli grid tüzelési terület relatív nagyságának on-line tanulási szabállyal való közelítéséhez.

Megjegyzések:

1. Ha a funkciónak a helysejt állapotából, és nem pedig annak *aktív* állapotából való következtetést választottam volna, akkor a harmadik és negyedik esetek is hordozhatnának információt a predikcióval kapcsolatban, azonban a megvalósítási eszközökkel ezek az információk nem nyerhetőek ki elég pontosan (tanulás véletlen bolyongással) vagy nem használhatóak fel (serkentő kapcsolat-mátrix).
2. A harmadik esetben az erősség csökkentése jelentene alapvetően Hebb-i folyamatot, mivel azonban ez az eset a sejtek helyfüggő tüzelési jellemzői miatt minden sejt-párra nagyjából azonos mértékben (és igen nagy számban) fordul elő, a csökkentés kö-

vetkezménye csak egy globális gátlás lenne a kapcsolat-erősségeken, a következtetés jóságát nem növelné.

3.3.3. A használt tanulási szabályok bemutatása

Az előző pontban bevezetett terület-arány közelítését hajtja végre az általam alkotott, küszöbözésen és számláláson alapuló tanulási szabály, amely a lehető legegyszerűbb módon próbálja megvalósítani a 3.1 táblázat tanulási-folyamat sémáját. A rendszer-modell $[0,1]$ folytonos tüzelési rátákat használ (jelölése: c jobb felső indexben (continuous)), így a sejtek 0-1 bináris aktivitásának (jelölése: b jobb felső indexben (binary)) előállításához először is szükség van két tüzelési-küszöb (*threshold*) paraméter rögzítésére. Legyen th_{place} és $th_{grid} \in (0,1]$, a helysejtek és a gridsejtek aktivitásának küszöbértéke. Segítségükkel a bináris ráták meghatározása:

$$HC_i^b = \begin{cases} 0 & \text{ha } HC_i^c < th_{place} \\ 1 & \text{ha } HC_i^c \geq th_{place} \end{cases} \quad (3.20)$$

és

$$Grid_i^b = \begin{cases} 0 & \text{ha } Grid_i^c < th_{grid} \\ 1 & \text{ha } Grid_i^c \geq th_{grid} \end{cases} \quad (3.21)$$

A tanulási folyamat során minden helysejt-gridsejt sejtpárra számon tartottam a 3.1 táblázat első két esetének előfordulásait (3.2 táblázat), majd a folyamat végén a súlyokat a

$$\mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)} = \frac{cors}{cors + acors} \quad (3.22)$$

képlettel számítottam ki (*cors*: mindkét sejt aktív, *acors*: csak a helysejt aktív). A hányados a tanulás során tapasztalt együtt-tüzelések és helysejt tüzelések számainak arányát adja meg, ami véletlen bolyongást feltételezve a keresett terület-arányt közelíti.

helysejt	gridsejt	számlálás
aktív	aktív	<i>cors</i> ++
aktív	nem aktív	<i>acors</i> ++
nem aktív	aktív	-
nem aktív	nem aktív	-

3.2. táblázat. A „Küszöböz és Számlál” szabály működése a tanulási folyamat alatt. A bináris aktivitások küszöbözéssel történő meghatározása után minden időlépésben megvizsgáljuk az egyes helysejt-gridsejt párokat, és a számlálásban táblázat megfelelő sora szerint járunk el. Jelölés: *cors*: a korrelációs eseteket számláló változó, *acors*: az anti-korrelációs eseteket számláló változó, ++: a változó növelése eggyel.

A „Küszöböz és Számlál” módszer legnagyobb problémája félig off-line volta: ugyan egy tanulási folyamat zajlik le, amelynek végeredményére minden időpontjában tapasztalt szituáció hatással van, a kapcsolat-erőségek módosulásai gyakorlatilag nem valós időben mennek végbe. Ezáltal a szabály a neurális hálózatok tanulását formalizáló jelenlegi eszközeinkhez képest sem mondható realiztikusnak; azonban egy jó kiindulási alapot nyújtott a folytonos, teljes mértékben on-line tanulási szabályok vizsgálatához.

Három folytonos tanulási szabályt vizsgáltam meg, melyeket a 3.3 táblázatban foglaltam össze. A szabályok alapvetően a tanulási szakasz egyes időpontjaiban a pre- és poszt-szinaptikus sejt rátáinak függvényében hivatottak megadni a sejtpár közötti kapcsolat-erősség változását, így on-line tanulást valósítanak meg. A tanulás „sebességét” mindhárom szabálynál a konstans $\gamma \in (0, 1]$ *tanulási állandó* határozza meg; minél nagyobb értékkel rendelkezik, annál nagyobb változást eredményeznek az egyes időpontokban tapasztalt sejt-aktivitások a kapcsolat-erőségeken. Mindegyik szabály gerincét a pre- és poszt-szinaptikus neuronok rátáinak szorzata, $HC_j * Grid_i$ alkotja, így alapvetően a Hebb szabályra épülnek. A szabályok kiválasztásánál a 3.1 táblázatban bemutatott négy eset elvárt kapcsolat-változásait vettem figyelembe, a paramétereket pedig a modell tulajdonságai alapján határoztam meg. Külön vizsgálatot igényelt annak eldöntése, hogy a szabályok kielégítik-e a 2.4 pontban megismert versengési és stabilitási követelményeket. Ezen, és más tanulási szabályokról is egy részletesebb összefoglalót ad Dayan és Abbott [2].

Szabály	Képlet	Stabilitás és kompetíció
Stabilizált Hebb	$\Delta \mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)} = \gamma * (HC_j * Grid_i - \mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)})$	implicit
Kovariancia	$\Delta \mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)} = \gamma * HC_j * (Grid_i - th_{Grid})$	stabilitás: lineáris normalizáció
Pre-szinaptikus kapuzás	$\Delta \mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)} = \gamma * HC_j * (Grid_i - \mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)})$	implicit

3.3. táblázat. *A megvizsgált folytonos tanulási szabályok* A stabilizált Hebb és a pre-szinaptikus kapuzás szabályok a szinaptikus kapcsolat-erőségek stabilitásának és kompetíciójának megőrzéséhez nem követelik meg kiegészítő mechanizmusok alkalmazását, ezen tulajdonságokat a szabályok belső működése garantálja.

A stabilizált Hebb szabály (*stabilized Hebb rule*) áll legközelebbi rokonságban az alapvető Hebb szabállyal. Annak korlátlan növekedését a kapcsolat-erősség aktuális értékének

a ráták szorzatából való kivonásával kerüli el. Ezen kiegészítés azzal eredménnyel jár, hogy egy adott időpontban a kapcsolat erősödni fog, ha pre- és poszt-szinaptikus sejtek rátáinak szorzata nagyobb, mint a kapcsolat értéke, és csökkenni, ha kisebb; így a kapcsolatok erősségei aszimptotikusan a ráták szorzatainak átlagához, tehát a teljes tanulási folyamatból vett rátavektorok kereszt-korrelációihoz fognak tartani, a γ tanulási állandótól függő sebességgel. Mivel a ráták 0 és 1 közöttiek, a szorzataik átlaga sem lehet 1-nél nagyobb, ez tehát garantálja a stabilitást. A kompetícióról ugyanezen tulajdonság gondoskodik: a többször együtt-tüzelő sejtek (a 3.1 táblázat első sorának esete) magasabb kapcsolat-erősségekkel fognak rendelkezni (ahogy a 3.1 táblázat alapján el is várjuk), ami megőrzi a poszt-szinaptikus sejt különböző bemeneti mintákra mutatott szelektáló képességét.

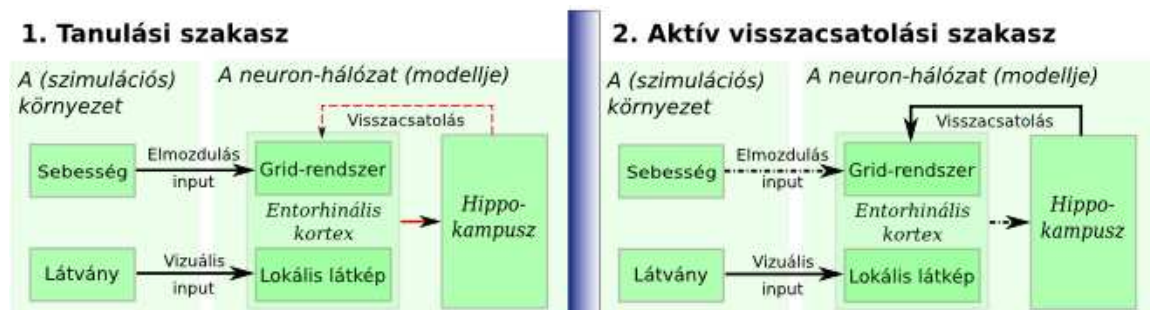
A második szabálynak, a kovariancia szabály (*covariance rule*) általam használt változatának működése képezhető le legegyszerűbben a 3.1 táblázat tanulási folyamat sémájára. Az összehasonlítás alapján (bináris sejt-aktivitási terminológiával élve) megállapíthatjuk, hogy a szabály a helysejtekre a pozitív, gridsejtekre pedig a th_{Grid} -nél nagyobb rátákkal rendelkező sejteket tekinti aktív sejteknek. Ezek után a szabály képletét megvizsgálva látszik, hogy kapcsolat-változások előjelei egyeznek a 3.1 táblázat egyes eseteiben megjelöltekkel: ha a helysejt nem tüzel, akkor nem történik változtatás, pozitív helysejt rátára pedig a gridsejt aktivitása fogja meg határozni a kapcsolat-erősség megváltozásának előjelét. A th_{Grid} paraméter tehát az összeköttetés erősítéséhez elvárt minimális gridsejt tüzelési rátát adja meg. A kompetíció helyesen megválasztott th_{Grid} paraméter mellett a stabilizált Hebb szabálynál bemutatott tulajdonság miatt itt is fennáll, az egyes súlyok stabilitását azonban nem garantálja konstans negatív tag: ha egy sejt-pár mindig „tüzel”, akkor a kapcsolat-erősség növekedésének a szabály maga nem szab határt. Ennél az esetnél tehát szükséges volt egy normalizációs mechanizmus bevezetése (lásd 4.3.3 pont).

A harmadik tesztelt folytonos tanulási szabály a pre-szinaptikus kapuzás (*pre-synaptic gating*), amely ez első két szabály egyesítésének tekinthető. Nevét onnan kapta, hogy képletében a pre-szinaptikus neuron aktivitásával „kapuzza” a kapcsolat-erősség változtatásának folyamatát (passzív: nincs változás, aktív: történik változás). Alakja nagyon hasonlít a kovariancia szabályéra, azzal a különbséggel, hogy a grid-aktivitást meghatározó küszöb nem egy konstans, hanem a stabilizált Hebb szabálynál használt módon a sejtek kapcsolatának erőssége az adott pillanatban. Ezen jellemzői miatt egyesíti a két szabály szempontunkból pozitív tulajdonságait: a kovariancia szabályhoz hasonlóan közel áll a 3.1 táblázat tanulási folyamat sémájához, ezzel a fentiekben bevezetett terület-arány közelítését valósítja meg, míg a kapcsolatok stabilitását és kompetícióját a stabilizált Hebb szabálynál leírt egyszerű módon éri el.

3.3.4. A megvalósított visszacsatolási módszerek bemutatása és elemzése

A 2.4 pontban bemutatott módszerek közül a tanulási folyamat típusát a visszacsatolás aktivizálásának időpontja határozza meg. Az általam vizsgált első esetben a hippokampusz

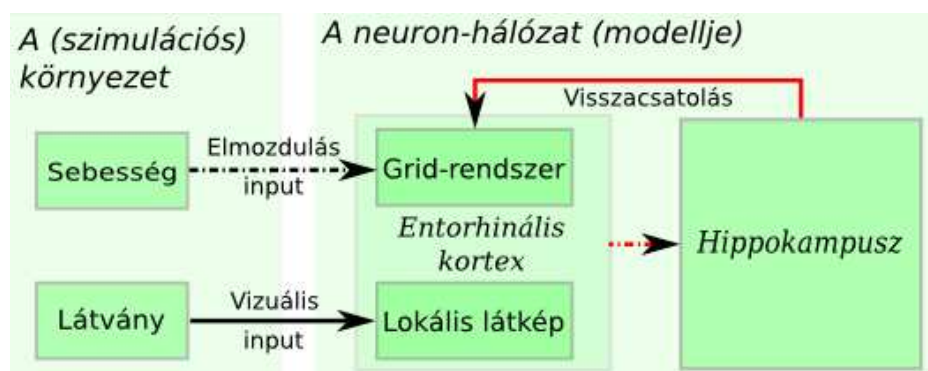
különböző aktivitási módjaihoz hasonlóan a rendszer működését a 3.10 ábrán látható két szakaszra bontottam. A tanulási szakasz alatt csak az előre mutató kapcsolatok közvetítenek aktivitást, ekkor történhet meg a hippokampusz hely-reprezentációjának kialakulása a CNS csoport által már megvalósított módon. A hippokampuszból a gridsejt-rendszerbe mutató visszacsatolás még nem aktív, azonban az egyes pozíciókban egyidejűleg fellépő hippokampális és gridsejt-rendszer reprezentációk alapján egy szinaptikus plaszticitási mechanizmus (az alkalmazott tanulási szabály) összekapcsolja benne a két sejtpopuláció hely-reprezentációit. Ebben az esetben az előremutató kapcsolaton egy felügyelet nélküli tanulás (*unsupervised learning*) játszódik le, hiszen a két sejtpopulációból (EC és HC) álló részhálózat ezen irányú összeköttetése állítja elő a hippokampális sejtaktivitást, a bemene-tek sorozatára belső dinamikája alapján válaszol, tehát egy önszerveződő folyamatot hajt végre. A hippokampusz és a gridsejt-rendszer állapota a visszacsatoló kapcsolat számára külsőleg állítódik be, így benne egy felügyelt tanulási (*supervised learning*) folyamat zajlik le, melyben a tanár szerepét az előremutató kapcsolat játssza. Az aktív visszacsatolási szakaszban nem történik tanulás és az összes kapcsolat közvetít aktivitást. Ebben a szakaszban jelenik meg a hiba a mért sebességeken, ami az elmozdulás inputon keresztül a gridsejt-rendszerbe jut. Az itt történő hiba-akkumulációt és annak a hippokampuszba való továbbterjedését az aktivizált visszacsatolás hivatott kiküszöbölni.



3.10. ábra. A két működési szakaszra bontott rendszer blokkvázlata. **1.** A tanulási szakaszban a hippokampuszból a gridsejt-rendszerbe mutató, szaggatott éllel jelölt visszacsatolás nem aktív. Piros él jelöli a módosítás alatt lévő kapcsolatokat: az entorhinális kortexből a hippokampuszba előremutató (*feedforward*) kapcsolat és a visszacsatolás ebben a szakaszban tanul. **2.** Az aktív visszacsatolási szakasz elején az első szakaszban megtanított visszacsatolás aktivizálódik, ezáltal lehetővé válik a pontozott éleken terjedő zaj kiküszöbölése.

Mivel a hippokampuszban az adott pozícióra jellemző helykód elég gyorsan, 1-2 szimulációs lépés alatt kialakul, felmerül a előző módszer két szakaszának összevonása, a visszacsatolás tanításának és hiba-javításának egy lépében történő megvalósításával (3.11 ábra). A hippokampuszból a gridsejt-rendszerbe mutató visszacsatolás (a többi kapcsolattal együtt) a rendszer elindulásával aktivizálódik, azonban az elmozdulás input zaja is

megjelenik már a szimuláció kezdetén. Az EC-ből a hippocampusba mutató szinaptikus összeköttetés ebben az esetben is belső kapcsolatai alapján határozza meg a kimeneti sejtpopuláció, a hippocampus aktivitását, tehát itt továbbra is felügyelet nélküli tanulás megy végbe. A visszacsatoláson azonban egy félig felügyelt – félig felügyelet nélküli tanulási folyamat (*semi-supervised learning*) játszódik le. Ennek oka, hogy a kapcsolat kimeneti hálózata többfelől kap bemenetet: az elmozdulás input mozgatja a gridsejt-rendszert annak belső dinamikája alapján, míg a visszacsatolás hivatott a zaj-eliminálációt elvégezni. Így a grid-rendszer aktivitását nem kizárólag a visszacsatoló kapcsolat határozza meg, tehát nem lehet felügyelet nélküli a tanulás; de szerepet játszik benne, tehát a hippocampus–gridsejt-rendszer hálózati aktivitás-párok asszociációs folyamata nem is mondható teljes mértékben felügyeltnek sem. A „Küszöböz és Számol” szabály ebben a módban nem használható, ugyanis ez a módszer tanulás közben is megköveteli a (még csak részlegesen kialakított) kapcsolat-mátrix használatát, ezért a kapcsolat-erősségeket meghatározó tanulási folyamatnak on-line-nak kell lennie. Habár az ábrán nem szerepel külön módként, természetesen egy megfelelően hosszú tanulási szakasz után (a környezet elégséges felderítése esetén) már nem szükséges folytatni a kapcsolat-mátrixok tanítását.



3.11. ábra. Az egy működési szakasszal rendelkező rendszer blokkvázlata. Ebben az esetben már a szimuláció elejétől aktív a visszacsatolás, valamint a pontozott éleken haladó információ zajjal terhelt. Szinaptikus plaszticitás (kapcsolat-erősség változás) a piros élekkel jelölt kapcsolatokon megy végbe.

Elméleti szempontból a második módszer realiztikusabbnak tűnik, ugyanis a valós rendszerek nyilván nem tudják a zaj jelenlétét ki és be kapcsolni, valamint nem követel meg két működési módot a visszacsatolástól. Azonban ezen módszer valószínűleg csak rosszabb teljesítményt képes elérni, mint az első eset, éppen a zaj folyamatos jelenléte miatt. Ez ugyanis a hippocampális hely-reprezentációkhoz, ha kis mértékben is, de zajos gridsejt-rendszer állapotok asszociálását eredményezi a visszacsatolás kapcsolat-mátrixában, így várhatóan a kapcsolat-erősségek is zajjal terheltek lesznek az első módszerhez képest.

Valójában a visszacsatolás is egy pontatlan aktivitás-komponenst jelent a gridsejt-

rendszer számára mindkét esetben, így tanulási szakasz alatti aktivitása szintén zajjal terheli kapcsolat-mátrixát. Nem várhatjuk el ugyanis, hogy ezen létrehozandó összeköttetés minden helyen tökéletesen képezze le a hippokampális helysejt-aktivitásokat a pozíciónak megfelelő gridsejt-rendszer reprezentációkba. Azonban a hippokampuszból érkező bemenet ezen pontatlansága nem fog halmozódó hibát generálni a gridsejt-rendszerben, ugyanis nem az útintegrációs folyamat bemenetét terheli, hanem a grid-aktivitásban egyszerű additív komponensként megjelenő inputon található. A tanulás során ez utóbbi zaj-komponens ellen természetesen nem lehet a visszacsatolás aktivizálásának elhalasztásával védekezni, a hippokampuszból érkező hibajavítás nélkül ugyanis a gridsejt-rendszerben akkumulálódó hiba rövid idő alatt „elsodorja” az egyes grid-rétegek állapotát, a tanulási folyamat teljes tönkretételét eredményezve.

Megállapíthatjuk tehát, hogy a hiba-javító visszacsatolástól a zaj-tényezők, a felderítési módszer részleges volta, valamint a tanulásával és működésével kapcsolatos megszorítások miatt nem várhatjuk el a gridsejt-rendszerben akkumulálódó hiba teljes eliminálását. Ezek a realiztikusságot növelő tényezők nehezítik a következtető funkció megvalósítását, így végső célunk csak a gridsejt-rendszerben halmozódó hiba minél alacsonyabb szinten tartása lehet.

4. fejezet

Megvalósítási részletek

4.1. A szimulációs és tesztkörnyezet bemutatása

Mivel a diplomamunkában a gridsejt-rendszer és visszacsatolási modelleknek a CNS csoport által megvalósított rendszerbe integrálása volt a feladat, a munkát az általuk használt szimulációs és tesztkörnyezetben végeztem.

A csoport az ICEA projekt rendszer-modelljeinek működését a *Webots* platformon szimulálja [17]. Ez egy háromdimenziós mobil-robot szimulációs környezet a Cyberbotics Ltd. fejlesztésében és forgalmazásában. Kifejlesztésének célja egy, a különböző mobil robotikai irányítási algoritmusok vizsgálatára használható kutatási eszköz létrehozása volt. A felhasználó összetett virtuális világokat hozhat létre, majd ezekben a környezetekben szimulálhatja a kerekkel, lábakkal rendelkező, de akár úszó vagy repülő robotjainak viselkedését is. A környezetek létrehozására VRML (*Virtual Reality Modelling Language*) nyelven van lehetőség, a szimulált robotokat irányító *kontrollerek* pedig C, C++ vagy Java nyelven implementálhatóak. A kontrollerek megvalósítását kiterjedt programozási könyvtárak segítik, amelyek használatával egyszerűen beolvashatók a robot szenzorainak (távolság-érzékelő, kamera, szervó, nyomás-érzékelő, stb.) értékei, vagy motoros utasítások adhatóak ki. A munka során a modellek *szimulációira* használhattam a CNS csoport által a Webots platformon megvalósított modell-környezetet, valamint az egyes részfeladatok implementációinak ezen modell-környezetbe *integrálása* is feladatomból volt.

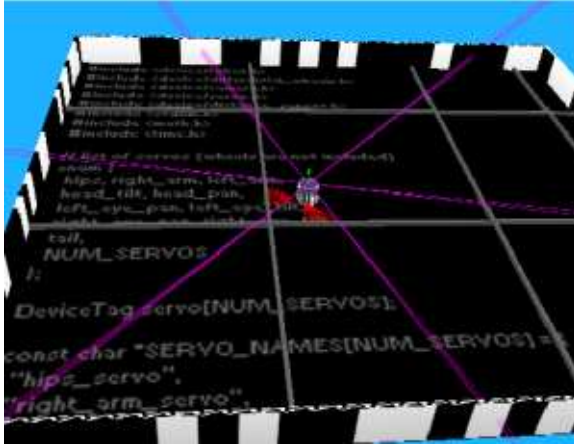
A megvalósított modellek teszteléséhez, az eredmények kiértékeléséhez szimulált neuronok számainak akár több ezer időlépésen keresztül mutatott tüzelési jellemzőit kellett összeítani, követni. A Webots-ot természetesen nem az ilyesfajta feladatok elvégzéséhez tervezték, ez egy statisztikai elemző program használatát követelte meg. A CNS csoport erre a célra az *R* rendszert használja ([18]), amely egy statisztikai számításokra és azok grafikus megjelenítésére alkalmas platform. A rendszer egy számítógép-nyelvből és egy futás-idejű környezetből áll, szkript fájlokban tárolt programok futtatására, grafikus és egyéb funkciók végrehajtására. Az *R* rendszer alapja az *R* értelmezett számítógép-nyelv, ami támogatja az

elágazások és hurkok használatát, valamint a moduláris programozást is függvények létrehozásán keresztül. Az R disztribúció kiterjedt statisztikai műveletek elvégzésére alkalmas függvény-könyvtárakat tartalmaz, mint például lineáris modellek, nemlineáris regressziós modellek, idősor-analízis, klasszikus parametrikus és nem-parametrikus tesztek, klaszterezés és simítás. A *disztribúció* részét képezi az a nagy számú függvény is, amelyek egy flexibilis grafikus környezetet biztosítanak a különböző típusú adat-megjelenítések létrehozásához. Az R egy GNU licenz alatt szabadon terjeszthető szoftver.

A diplomamát tehát a fenti két szoftver használatával valósítottam meg: a neuron-hálózati modellek működését a Webots implementációjuk virtuális környezetben történő futtatásával szimuláltam, majd a szimulációk során elmentett adatokat (időlépés, pozíció, neuron-hálózatok állapotai, stb) R szkriptek segítségével értékeltem ki (adott időpontbeli hálózati aktivitások, helyfüggő tüzelések, stb).

4.2. Az modell-környezet bemutatása

A diplomamunka során a megvalósítás modell-környezetét a CNS csoport hippokampális modelljének Webots implementációja adta. A szimulációs környezetet jelentő virtuális világ egy $1m \times 1m$ -es négyzet alakú arénából állt, melyben a vizuális információt a falak fekete-fehér, vonalkód-szerű csíkozottsága adta (4.1 ábra). A robot szenzoros jeleinek beolvasását, annak mozgatását, valamint a neuron-hálózatok állapotának frissítését a Webots-ban a C nyelven megírt kontroller végzi. A szimulációk során az animat (mesterséges állat) mozgása és a hippokampális rendszer állapota szét volt kapcsolva; a rendszer-modellben a hippokampális kódot felhasználó, a vezérlést végrehajtó modul megvalósítása ugyanis nem a CNS csoport feladata az ICEA projekten belül. Az animat mozgása két komponensből tevődött össze: az aréna belső területein egy kvázi-véletlen bolyongást, a falak közelében pedig akadálykerülést végzett. Az eredmények pontosabb összehasonlíthatóságának érdekében a robot minden szimuláció során ugyanazt az utat járta be (lásd ábrák a szimulációs futásokról), amely egyébként a környezet egy megfelelően részletes bejárását eredményezte. Az animat sebessége hozzávetőleg 25cm/s volt, ami nagyjából egyezik a rohanó patkány gyorsaságával, a neuron-hálózati kód pedig hozzávetőleg 125ms -onként futott le, ami nagyjából a hippokampusz theta ciklusának felel meg. Az egyes időlépésekben a neurális kódrész frissítette a hálózatok állapotát, a tanulási folyamat során pedig a kapcsolat-erősségek módosítása is ekkor történt meg. A tanulási szakaszok általában 300 másodpercig tartottak, ami az animat számára a környezetből 2400 „pillanatkép” feldolgozását tette lehetővé. A sejt-aktivitások minden szimulációs lépésben elmentettem, majd azokat a szimuláció futásának végeztével az R statisztikai elemző-szoftverrel off-line értékeltem ki.



4.1. ábra. A CNS csoport Webots szimulációs környezete és modell-robotja. A kép a Webots grafikus felületéről származik. A platform közepén fehér élekkel kiemelve látható a szimulált mobil-robot, 6 darab 60°-os kamerájának látószögeit lila élek jelzik, a robot elejének két oldalára pedig 10-10 távolság-érzékelő szenzor van felhelyezve (piros pálcikák) a patkány bajszainak mintájára. A navigációs területet a belső szürke négyzög határolja, melynek oldalhossza 1m; a platform falain található fekete-fehér csíkozottság pedig vizuális információt ad a robot navigációja közben.

4.3. A feladatok megvalósítási részletei

4.3.1. A GPS bemenet helyettesítése a kerék-elfordulás jeleivel

A realiztikusabb gridsejt-modell rendszerbe integrálása előtt feladatom volt a GPS bemenet kerék-elfordulási jelekkel való kiváltása a 3.1.2 pontban ismertetett okok miatt. A Webots-ban szimulált animat két differenciált hajtású kerékkel rendelkezik, melyek sebességét minden szimulációs kör elején beállítva lehet a robot adott időablakbeli mozgását meghatározni. A Guanella-Verschure-féle gridsejt-rendszer modell bemeneteit viszont Descartes koordinátákban kifejezett elmozdulás-vektorok jelentik. Mivel a szimulációk kiértékeléséhez egyébként is szükség van az robot egyes időpontokban felvett egzakt pozíciójának ismeretére, ezen vektor-konverziót az útintegráció klasszikus végrehajtásával végeztem el: a kiadott kerék-sebességek segítségével folyamatosan frissítettem egy Descartes koordinátájú pozíció-változót, majd a pozíció előző értéke alapján meghatároztam az adott időablakbeli elmozdulást, és ezzel az idő ismeretében a sebességet is. A CNS csoport megvalósításában a robot egy időablakban vagy egyenes irányú mozgást végez (ekkor a kerék-sebességek azonosak), vagy elmozdulás nélküli fordulást hajt végre (a kerék-sebességek ekkor egymás ellentettjei). Ezt kihasználva a pozíció frissítéséhez elegendő a robot irányának nyomon követése, valamint a megtett útjának kiszámítása minden szimulációs lépés után a következő képletekkel:

$$\Delta\phi[i] = \frac{R_{wheel}}{R_{body}} \Delta T \frac{(v_{right}[i] - v_{left}[i])}{2} \quad (4.1)$$

$$s[i] = R_{wheel} \Delta T \frac{(v_{right}[i] + v_{left}[i])}{2} \quad (4.2)$$

ahol R_{wheel} a robot kerekének sugara, R_{body} a robot testének sugara, valamint ΔT az időablak nagysága konstansok; $v_{right}[i]$ és $v_{left}[i]$ pedig a jobb és a bal kerék sebessége az i . időablakban. Mivel a kerék-sebességek vagy ellentett értékűek, vagy azonosak, (4.1) az elfordulás esetében, míg (4.2) egyenes irányú mozgás esetében nem nulla. A fenti két képlet kompaktnak nevezhető abban az értelemben, hogy mindkét esetben a megfelelő értékeket adja, így nem szükséges elágazással vizsgálni az aktuális mozgás-típust. Ezek után a pozíció és az irány frissítését a

$$\begin{bmatrix} x[i] \\ y[i] \end{bmatrix} = s[i] \begin{bmatrix} \cos(\Delta\phi[i]) \\ \sin(\Delta\phi[i]) \end{bmatrix} \quad (4.3)$$

$$\phi[i] = (\phi[i-1] + \Delta\phi[i]) \bmod 2\pi \quad (4.4)$$

képletekkel végeztem el. Ezzel a szimulációk kiértékeléséhez szükséges pozíció-adatot és a Guanella-Verschure-féle gridsejt-rendszer modell sebesség bemenetét is előállítottam a GPS szenzor használata nélkül, így a modell működéséhez annak további használatára nincs szükség.

4.3.2. A Guanella-Verschure-féle modell implementációja

Második implementációs feladatom a 3.2.2 pontban ismertetett Guanella-Verschure-féle gridsejt-rendszer modell C nyelvű megvalósítása és annak a CNS csoport Webots kontrollerébe integrálása volt (lásd 3.1.2 pont). Guanella-ék célja egy grid-réteg modellezése és vizsgálata volt, míg a CNS-modellben egy több rétegből álló mesterséges gridsejt-rendszer megvalósítása volt szükséges a rétegek 2.12 ábrán bemutatott együttes hely-reprezentációs mechanizmusának eléréséhez. Ebből adódóan Guanella-ék modelljéhez képest további paraméterként jelent meg a grid-rétegek száma, N_{layer} , valamint minden egyes grid-réteg különböző gain és bias értékekkel rendelkezik. A 4.1 táblázat összefoglalja a megvalósított modell paramétereit.

A táblázatban szereplő paraméterek egy szimuláció lefutása során konstans értékeket jelentenek. Ezen értékeket, valamint a sejtek véletlen kezdeti aktivitását a modell futásának elején egy inicializáló függvény állít be. A megvalósított gridsejt-rendszer több sejt-rétegből áll, ezek azonban a szimuláció futása során azonos bemeneteket kapnak és teljesen azonos belső működésük is. Az egyetlen eltérést egyedi $Gain_i$ és $Bias_i$ paraméterek jelentik, amelyek a 3.2.2 pontban bemutatott módon, az adott rétegre jellemzően határozzák meg a benne található sejtek spacing és orientáció tulajdonságait. Ezáltal a szimulációs lépések során az egyes grid-rétegek állapotának frissítésére azonos kódrészlet használható, annak csak a réteg sorszámának ismeretére van szüksége a megfelelő gain és bias paraméter kiválasztásához.

Paraméter	Érték	Egység	Leírás
N_{layer}	$\in \{2,3,4,5\}$	[nincs]	grid-rétegek száma
N_x	= 8 vagy 10	[sejt]	a „neuronlapok” szélessége sejtekben mérve
N_y	= 7 vagy 9	[sejt]	a „neuronlapok” magassága sejtekben mérve
$Gain_i$	$\in [1,2]$	[nincs]	i . réteg gain paramétere
$Bias_i$	$\in [0, \frac{\pi}{3})$	[radián]	i . réteg bias paramétere
τ	= 0.8	[nincs]	stabilitási erősség (lásd (3.7) egyenlet)
I	= 0.3	[nincs]	a távolság-függvény magassága (lásd (3.6) ábra)
σ	= 0.24	[méter]	a távolság-függvény szórása (lásd (3.6) ábra)
T	= 0.05	[nincs]	a távolság-függvény minimuma (lásd (3.6) ábra)

4.1. táblázat. *A megvalósított gridsejt-rendszer paramétereit.* Az első öt paraméter értékeit változtattam a szimulációk során, az utolsó négy paraméternél a Guanella és Verschure cikkében bemutatottakat használtam.

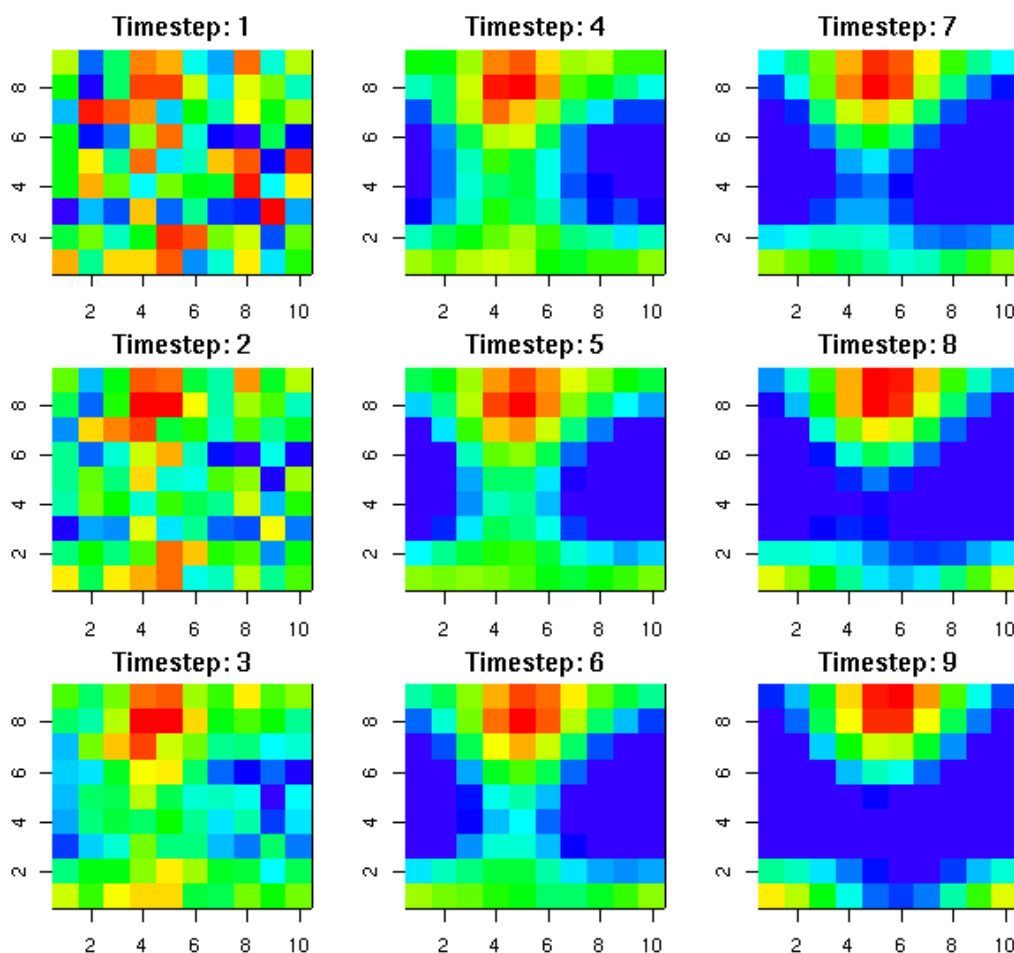
A Guanella-Verschure modellben az egyes gridsejtek rátáinak értéke nincs a $[0, 1]$ tartományra korlátozva, ami viszont a CNS csoport modelljében elvárás a neuronokra nézve. Emiatt a frissítési folyamat végén az egyes rétegek aktivitás-vektorait a

$$Grid_{(x,y)}^i \leftarrow \frac{Grid_{(x,y)}^i - \min(Grid^i)}{\max(Grid^i) - \min(Grid^i)} \quad (4.5)$$

lineáris normalizációval a $[0, 1]$ tartományra szűkítettem le, ahol $Grid_{(x,y)}^i$ az i . grid-réteg (x, y) sorszámú sejtje, $\max(Grid^i)$ az i . rétegben található maximális, $\min(Grid^i)$ pedig az abban levő minimális tüzelési ráta a normalizáció előtt.

Összefoglalva, a több rétegből álló gridsejt-rendszer az útintegrációs funkció megvalósításához minden időlépében bemenetként megkapja a 4.3.1 pontban bemutatott módon meghatározott elmozdulást, állapotát rétegenként külön-külön frissíti a 3.2.2 pontban ismertett algoritmus szerint, majd a $[0, 1]$ tartományra történő normálás után alakul ki belőle az entorhinális kortex útintegrációs alapú információ-komponense, ami a hippocampusba továbbterjedve részt vesz a helysejtek tüzelési jellemzőinek kialakulásában.

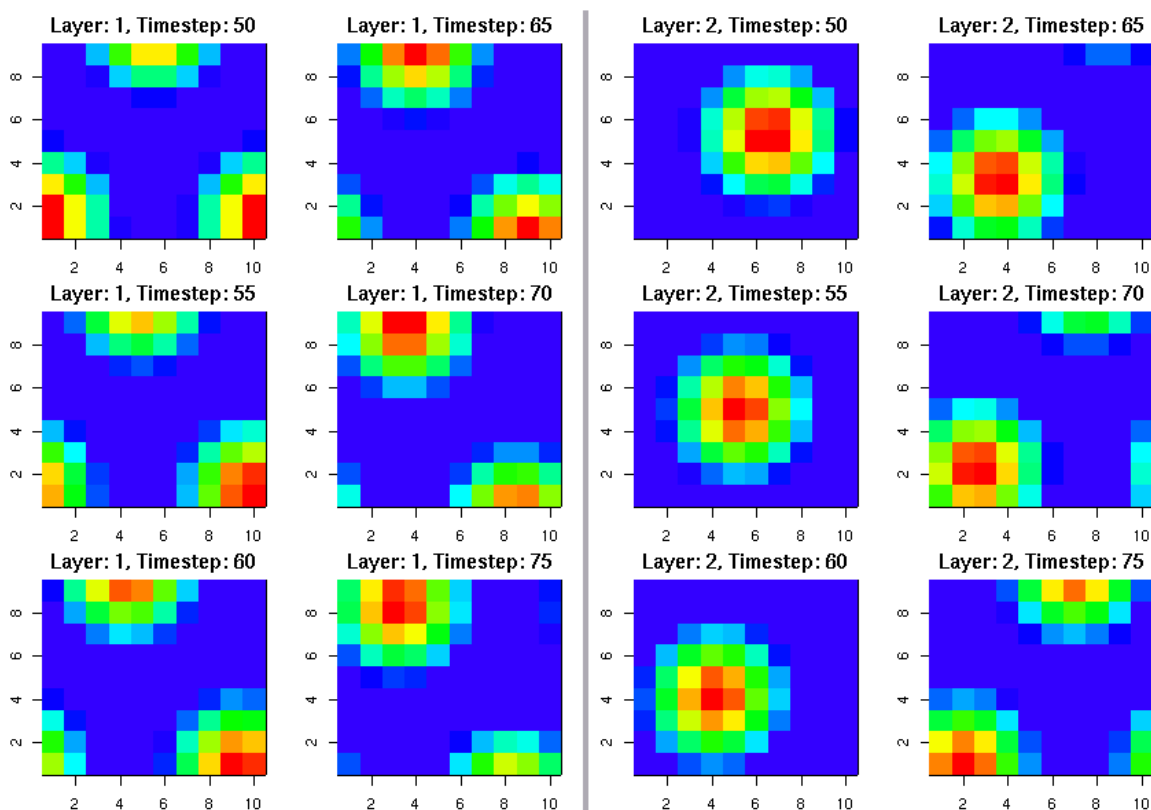
Az egyes rétegekben az aktivitás-domb kialakulását a 4.2 ábra mutatja be. Jól látható, ahogy a véletlen eloszlásból, az alkalmazott attraktor-dinamika és az eloszlásban található egyenetlenségek miatt, a lap közepének felső részén rövid idő alatt egy „aktivitás-domb” alakul ki, a távolabbi területeken található sejtek aktivitásainak eltűnésével egyidőben. Az aktivitás-domb kialakulása után megfigyelhetőek az ellentétes oldal sarkaiban található kisebb aktivitás-komponensek, ezek a csavart tórusz szomszédosági viszony következtében kapnak serkentést a legaktívabb területektől (lásd 3.5 ábra **b**, része). Az ábrákon a domb mozgása nem szignifikáns, a vizsgált idő-intervallum rövidege mellett részben a grid-réteg



4.2. ábra. Az aktivitás-domb kialakulása a gridsejt-rendszer egy rétegében. Miután egy megvalósított Guanella-Verschure-féle grid-réteg 9×10 db neuronját a képzeletbeli lapon található pozíciójuk szerint tömb alakzatba rendeztük, az ábra egy szimuláció első kilenc időlépése során előállt aktivitás-mintázatokat mutatja. Kék szín: alacsony tüzelési ráta, piros szín: magas tüzelési ráta.

kicsi, 1 értékű gain paraméter miatt (lásd lentebb), részben azért, mert az animat több forgást is végzett ezen időlépések alatt, amikor is pozícióját nem változtatta.

A 4.3 ábrán két rétegben a már kialakult „aktivitás-domb” mozgása követhető nyomon. A rétegek különböző gain paraméter értékekkel rendelkeznek ($Gain_1 = 1, Gain_2 = 2$); azonban bias paraméterük azonos ($Bias_1 = Bias_2 = 0$), az azonos sebesség-bemenetekre mutatott mozgások irányainak összevethetősége érdekében. Mindkét „aktivitás-dombon” azonos, délnyugati irányú mozgást figyelhetünk meg, ahogyan azt az azonos bias-ok miatt várhatjuk. A bal oldali rétegben lassabb aktivitás-vándorlást látunk, mint a nagyobb gain-nel rendelkező jobb oldalánál, ugyanis kisebb gain esetén a (3.10) egyenlet alapján a valós, navigációs térben több mozgásra van szükség a neuronlap virtuális síkján található „aktivitás-domb” azonos mértékű elmozdulásához. Az ábrákon az egy időpontban aktív te-



4.3. ábra. Az „aktivitás-domb” mozgása a gridsejt-rendszer két rétegében. Az egyes grid-rétegek 9×10 db neuronját a képzeletbeli lapon található pozíciójuk alapján tömb alakzatba rendeztem. Az ábra egy szimuláció 50. és 90. időlépése között 5 szimulációs lépésenként mintavételezett aktivitás-eloszlásokat mutatja két különböző gain, de azonos bias paraméterrel rendelkező rétegben. Az első rétegben $Gain_1 = 1, Bias_1 = 0$ (bal oldal), a második rétegben $Gain_2 = 2, Bias_2 = 0$ (jobb oldal). Kék szín: alacsony tüzelési ráta, piros szín: magas tüzelési ráta.

rületeknek a lapon található elhelyezkedéséből jól láthatóak a neuronlap egymást serkentő szomszédosági viszonyai. A szélső területek speciális topológiáját mutatja az „aktivitás-dombnak” a szimuláció során tapasztalható mozgása is: ahogy a domb eléri a neuronlap egyik szélét, az a 3.5 ábrán látható szomszédos területen visszatérve folytatja adott irányú mozgását. Vegyük észre, hogy (1) ezt a jellemző aktivitást a szimulációs során az alkalmazott attraktor-dinamika végig fenntartja: az egyes dombok a szimulációk során állandó nagyságúak; valamint hogy (2) a rétegek gain (és bias) paramétere nincs hatással a bennük kialakuló aktivitás-eloszlásra: egy időpontban az ábra két rétegében található „dombok” azonos méretűek. Ezekből következően, a megvalósított modellben egy adott pillanatban tapasztalható réteg-aktivitásból nem tudunk következtetni a benne található sejtek helyfüggő tüzelési jellemzőire (spacing és orientáció), ahhoz az egyes sejtek teljes szimuláció alatt mutatott aktivitásainak kiértékelésére van szükség (lásd 5.1 pont).

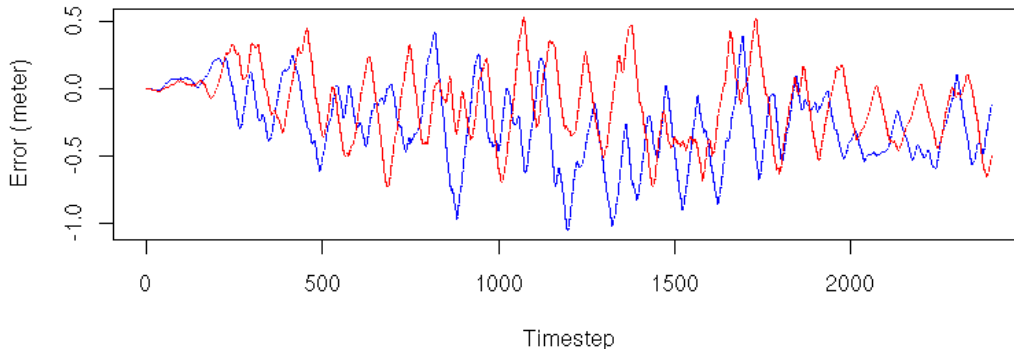
Elmondható, hogy a megvalósított gridsejt-rendszer rétegeiben a kezdeti véletlen aktivitás-

eloszlásból nagyon gyorsan (6-8 szimulációs lépés alatt) az 3.2.2 pontban bemutatott aktivitási domb alakul ki. A domb alakját a modell teljes működési ideje alatt megtartják, mozgásának sebességét és irányát pedig a bemenetként kapott elmozdulás-vektor határozza meg az adott grid-rétegek gain és bias paraméterén keresztül. Összefoglalva, a gridsejt-rendszer implementációja megvalósítja a Guanella-Verschure modellben bemutatott attraktor-dinamikát, az egyes sejtek helyfüggő tüzelési jellemzői, valamint a rétegek spacing és orientáció tulajdonságainak meghatározása azonban további vizsgálatokat igényel (lásd 5.1 rész).

4.3.3. A zaj-szimuláció és a tanulási szabályok megvalósítása

A gridsejt-rendszerben akkumulálódó zajjal szemben mutatott hippokampális hibajavító képesség elemzéséhez a megvalósításban szükség volt a grid-rendszerbe az elmozdulás-inputon keresztül érkező zaj szimulálására. A Webots szimulációs környezetben belül van lehetőség a kiadott kerék-sebességeket meghatározott paraméterű fehér zajjal terhelni. Ezzel a módszerrel azonban a Webots kontrollernek nincs információja a zaj pontos értékeiről, ami a 4.3.1 pontban bemutatott mechanikus útintegrációs módszer használatával lehetlenné teszi a robot egzakt pozíciójának követését és így a helyfüggő tüzelési jellemzők meghatározását. Erre a problémára megoldást jelentene a GPS eszköznek a jelenlegi megvalósításba való időleges visszahelyezése, azonban a zaj pontos értékeit ezután sem ismernénk, pedig azokra az alkalmazott hiba-függvény ellenőrzéséhez és elemzéséhez, valamint szimulációk összehasonlításához és kiértékeléséhez is szükség van. További nehézségként merül fel ezzel a megoldással szemben, hogy a GPS szenzor kiküszöbölésének megvalósításában kihasználtam, hogy az egy időlépésre kiadott kerék-sebességek abszolútértékei azonosak, ami az eltérő zajokkal terheltég után már nem lenne igaz, így a modell-környezetben belül is akkumulálódó hibával találnák szembe magunkat.

Ezen okok miatt a hiba szimulálását a Webots kontrolleren belül végeztem el: a kerekek sebességeinek továbbra is az egyszerű bolyongást végző algoritmusból érkező értékeket adtam ki, míg a grid-rendszer ezen értékek zajjal terhelt módosításait kapta meg bemenetként. A zaj generálásához a *GNU Scientific Library (GSL)* [19] függvény-könyvtárt használtam fel. Ez egy C nyelven megírt, numerikus számítások elvégzésére alkalmas rutinyűjtemény, többek között kiterjedt véletlenszám generálási funkcióval. A normál eloszlású véletlen számsorozatok létrehozásához a Tausworthe véletlenszám-generátor GSL implementációját használtam, amely minden futás során azonos paraméterekkel inicializálódott (*seed-elt*), ezzel lehetővé téve a visszacsatolások teljesítményének egyszerű összehasonlíthatóságát. A tanulási szabályok tesztelése során a létrehozott generátorral egy 0 várható értékű, 0.05 szórásiú Gauss-függvényt mintavételeztem, amely a 4.4 ábrán látható hiba-akkumuláció eredményezte a zajos elmozdulásokkal végzett „klasszikus” útintegrációs algoritmus kimenetén. Ezzel a módszerrel tehát lehetőségem volt a pontos hibaértékek nyomonkövetésére a későbbi kiértékelések végrehajtásához.



4.4. ábra. Az alkalmazott hiba-függvény zaj-akkumulációja. A 2400 lépéses szimulációs szakasz során klasszikus útintegrációs módszerrel minden időlépésben meghatároztam a pozíció-koordinátákat a pontos kerék-sebességek, valamint azok zajos változata alapján is. A függvény a kétfajta bementettel előállított pozíciók x (kék) és y (piros) koordinátáinak különbségét mutatja a szimulációs idő függvényében.

A hippocampusból a gridsejt-rendszerbe mutató visszacsatolás létrehozása egy $|Grid| \times |HC|$ méretű tömb inicializálását, tanítását és aktivizálását jelentette. A különböző tanulási szabályok használata során a mátrix inicializálása és tanítása eltérő módon ment végbe; az aktivizálás azonban mind a négy esetben ugyanúgy zajlott. Először a visszacsatolási módszertől függő időponttól kezdve (vagy a tanulási szakasz befejeződésével, vagy már a szimuláció kezdetétől, a tanulással egyidőben) minden időlépés után a (3.11) egyenlet alapján meghatároztam a hippocampusból érkező aktivitás-komponenst, majd a kapott vektorral módosítottam grid-rendszer belső dinamikája által előállított állapotát:

$$Grid[t] \leftarrow Grid'[t] + \mathbf{W}^{(HC, Grid)} HC[t] \quad (4.6)$$

A kapcsolat-mátrix inicializálása a „Küszöböz és Számol”, a stabilizált Hebb és a preszinaptikus kapuzás szabályoknál minden egyes kapcsolat-érték 0-ba állítását jelentette, a súlyok a tanulási folyamat során szabadon nőhettek a szabályok beépített stabilitása miatt. A kovariancia szabály mellett azonban szükséges volt egy stabilitást garantáló mechanizmus alkalmazására is, ezért ott először minden kapcsolat értékét egy átlagos $\mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)}[0] = \mathbf{W}_{average}^{(HC, Grid)} = 0.1$ értékre állítottam be. Erre azért volt szükség, mert a tanulási szakasz minden időlépésében a kovariancia szabály lefutása után az egyes helysejtek kimeneti kapcsolat-erősségeit úgy skáláztam lineárisan, hogy azok összege, $\sum_j \mathbf{W}_{i,j}^{(HC, Grid)} = |Grid| * \mathbf{W}_{average}^{(HC, Grid)}$ konstans maradjon, ezzel biztosítva a súlyok és ezzel az általuk közvetített aktivitás stabilitását.

Mivel a rendszer-modell csak serkentő kapcsolatokat tartalmaz, ha a bármelyik tanulási szabály alkalmazása után egy összeköttetés erőssége negatív értékre módosult volna, akkor azt nullával helyettesítettem. Ezáltal csak a magas értékű kapcsolatok határozták meg a visszacsatolásból érkező aktivitás-komponenst, amit már a modell megalkotásánál is

figyelembe vettem (lásd 3.1 táblázat).

A kétfajta visszacsatolási mód megvalósítása a hippokampális rendszer két szakaszra bontott működésén alapult. Az eredeti modellben a hippokampuszba mutató kapcsolatok tanulása az első szakaszban történt (*tárolás* a 2.5 ábrán), majd a kialakult kapcsolatok által mutatott tüzelési jellemzők tesztelés a második szakasz során zajlott (*visszahívás* a 2.5 ábrán). A hippokampusz ezen működésén nem változtattam, azonban a visszacsatolási módok teszteléséhez az egyes szakaszokban a $\mathbf{W}^{(\text{HC}, \text{Grid})}$ kapcsolat-mátrix tanulását, annak aktivitását, valamint a zaj jelenlétét paramétereznem kellett. Az első, szintén két szakaszos mód első periódusában a zaj és a visszacsatolás nem voltak aktívak, csak az előre és a visszafele mutató kapcsolatokon történt tanulás, így ezt továbbra is egy tanulási szakasznak neveztem. A mód második periódusban a zaj jelenlétében aktivizáltam a visszacsatolást, így ennek az „aktív visszacsatolási szakasz” nevet adtam (3.10 ábra). A visszacsatolás tesztelésének második módjában egy szakaszon belül zajlott le a kapcsolatok tanulása, a zaj terjedése és a visszacsatolás aktivizálása (3.11 ábra), így ebben az egyszakaszos módban a hiba-elimináció rosszabb teljesítménye volt várható. Paraméterezhetővé tettem továbbá az egyes szakaszok szimulációs idejét, a tesztek során 2400 lépésből álló periódusokkal dolgoztam. A tanulási szabályokkal és visszacsatolási módszerekkel elért eredményeket a 5.2 pontban mutatom be.

5. fejezet

Szimulációs eredmények

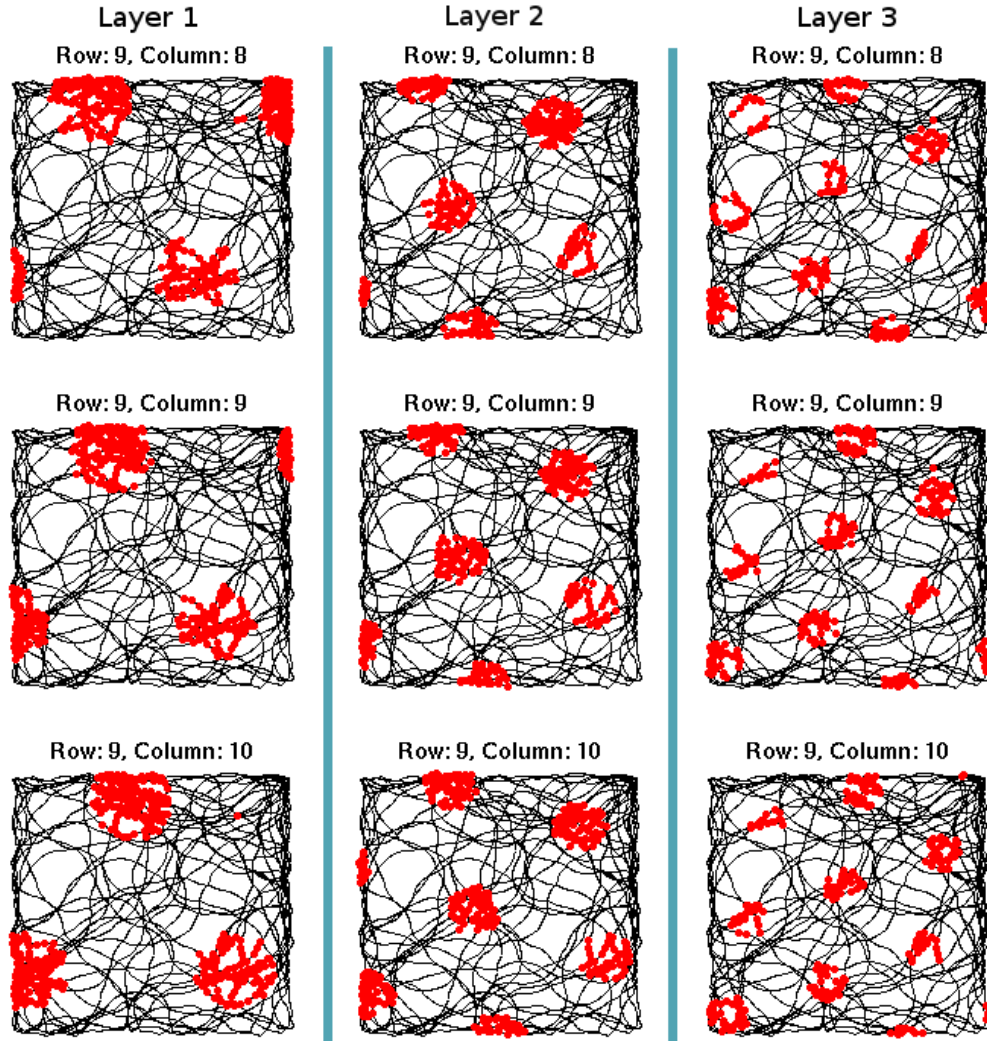
5.1. A zajmentes grid-rendszer

Annak ellenőrzéséhez, hogy a megvalósított grid-rendszer modell sejtjei valóban a 2.9 ábrán bemutatott speciális helyfüggő tüzelési jellemzőkkel rendelkeznek, egy R szkript segítségével kirajzoltam azok szimuláció során mutatott tüzelési helyeit. A 5.1 ábrán 9 sejt tüzelési pozíciót láthatjuk egy 2400 lépéses szimuláció lefutása után. A szimuláció során az animat útvonalát a fekete vonal mutatja; pirossal jelöltem meg azokat a helyeket, ahol az adott sejtet egy $th_{Grid} = 0.6$ paraméterű küszöbözés aktívnek találta. Minden oszlopban egy réteg három, virtuális neuronlapján szomszédos sejtjének ilyen kiértékelését láthatjuk (mindegyik rétegből a legelső sorban és az utolsó három oszlopban található sejteket emeltem ki). A rétegek *gain* és *bias* paraméterei az ábra címsorában olvashatóak. Látható, hogy mindegyik sejt tüzelési helyei jól körülhatárolt kompakt mezőkbe szerveződnek, és ezen tüzelési mezőkből kialakuló alakzatok megfelelnek egy végtelen háromszögrács néhány szomszédos rácspontjából álló részének. A megvalósított grid-rendszer sejtjei tehát valóban a várt gridrács alakzatú, periodikus tüzelési helymezőkkel rendelkeznek.

Első ránézésre szembeötlő a rétegek gridrácsai közötti periódushossz különbség: minél nagyobb *gain* paraméterrel rendelkezik egy gridréteg, annál kisebb lesz az őt alkotó sejtek spacing-je; ahogyan azt a (3.10) egyenlet alapján vártuk. Az általam tesztelt *gain* paraméterekre kapott spacing jellemzőket a 5.2 ábra foglalja össze. Az illesztett görbéről leolvasható a függés exponenciálisan csökkenő jellege. Guanella és Verschure regressziós analízis használatával cikkükben a

$$spacing = -0.90 + (-0.39)\log_2(gain) \quad (5.1)$$

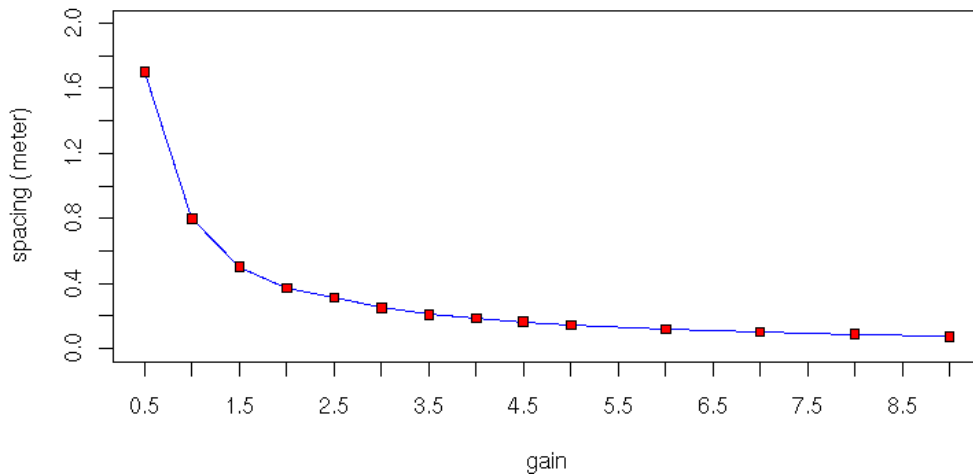
összefüggést adták meg, 0.00016 átlagos legkisebb négyzetes maradékkal. Az általam kapott *gain*-spacing függés szerint 1-es *gain* értékre kb. 37cm a modell gridsejtjeinek spacing-je, ami azonos a Hafting-ék kísérletében talált legkisebb értékkel; 2-es értékű *gain* paraméterrel pedig kb. 80cm-es spacing jellemzőjű gridsejteket kaptam, amely nagyjából megfelel



5.1. ábra. A zajmentes grid-rendszer 9 sejtjének helyfüggő tüzelése. Az ábra mindhárom oszlopa egy-egy grid-réteg három gridsejtjének tüzelési helyeit mutatja. Az animat véletlen bolyongása során a négyzet alakú navigációs területet a fekete görbével jelzett útvonalon járta be. Piros ponttal jelöltem meg azokat a pozíciókat, ahol az adott sejt az útvonal azon pontjában tüzelt ($th_{Grid} = 0.6$). A sejteket a képzeletbeli neuronlapon elfoglalt pozíciójuk (sor- és oszlopszám) alapján azonosítottam. A paraméterek: $Gain_1 = 1, Gain_2 = 1.5, Gain_3 = 2; Bias_1 = 0, Bias_2 = \frac{1}{3}\pi, Bias_3 = \frac{2}{3}\pi$.

a Hafting-ék által mért legnagyobb, 73cm-es spacing-nek. A továbbiakban szélsőértékeknek ezt a két *gain* értéket választottam.

A rétegek közötti második feltűnő eltérés a sejtek tüzelési rácsainak *állásában* vehető észre, amely jellemzőt orientációnak neveztünk el. Ez a különbség is a sebesség-vektor bemenet eltérő modulációja miatt keletkezik: a *bias* paraméter által meghatározott R_{β} elforgatás-mátrixok (lásd (3.9) egyenlet) különböző irányú aktivitás-eltolásokat eredményeznek. Az ábráról is leolvasható, hogy az egymáshoz viszonyított orientáció a *bias*-ok



5.2. ábra. A megvalósított gridsejt-modell gain-spacing függése.

különbségével azonos, vagyis a rétegek *bias* paraméterei a közös referencia-irányhoz értelmezett orientációt is megadják. A 5.1 ábrán bemutatott rétegek *bias* paraméter-értékeit úgy osztottam el a $(0, \frac{\pi}{3}]$ értelmezési tartományon ($Bias_1 = 0 = 0^\circ$, $Bias_2 = \frac{1}{3}\frac{\pi}{3} = 20^\circ$ és $Bias_3 = \frac{2}{3}\frac{\pi}{3} = 40^\circ$), hogy a kapott orientációk páronként egyenlő távolságban legyenek egymástól (*bias* = 0 és *bias* = $\frac{\pi}{3}$ már azonos orientációt eredményez).

A 5.1 ábrán vegyük észre azt is, hogy az egyes rétegekben belül a sejtek tüzelési rácsai el vannak tolvva egymáshoz képest, más a *fázisuk*. Ezen eltolás biztosítja, hogy a réteg sejtjei együttesen lefedik a navigációs síkot, így a réteg állapota minden pozíció kódolására képes, igaz a periodikusság miatt nem egyértelműen. Az eltolás *irányát* a réteg *bias* paramétere, *nagyságát* pedig annak *gain* értéke határozza meg. Ennek magyarázatához például képzeljük el azt, hogy végighaladunk a neuronlap egy sorában található gridsejteken és figyeljük, ahogy a szomszédos sejtek navigációs térben egymáshoz legközelebbi tüzelési mezői is ezzel együtt haladnak. Ekkor egyrészt, a tüzelési mezőknek a fentiek miatt a réteg orientációjának irányába kell mozogniuk, amelyet a *bias* ad meg. Másrészt, mire a neuronlapon speciális topológiánk miatt visszajutunk a kezdeti gridsejthez, a tüzelési mezők sorozatának pontosan egy periódusnyi utat kell megtenniük, ami egyenlő a sejtek *spacing* jellemzőjével. Mivel modellünkben minden grid-réteg sejt száma azonos, így az előbb értelmezett eltoltság szomszédos sejtek közötti nagysága

$$d_x = \frac{spacing}{N_x} \quad (5.2)$$

lesz.

Ha a neuronlapnak nem egy sora, hanem egy oszlopa mentén haladunk végig, akkor a tüzelési mezők is az előző mozgásra merőlegesen, az „alaphelyzetbe” forgatott gridrács észak-déli tengelyén mozognak. Ebben az esetben a csavart-tórusz topológia miatt a lapun-

kon két oszlopnyi távolságot kell megtennünk (vizsgáljuk meg a 3.5,**b** ábrán a függőleges irányú mozgást annak bármely pontjából kiindulva), így $2N_y$ darab neuront fogunk érinteni a kiindulási sejthez való visszaérkezésig. Ezzel egyidőben a navigációs térben a grid tüzelési rácsok nem egy spacing-nyit, hanem annak $2\frac{\sqrt{3}}{2} = \sqrt{3}$ -szorosát fogják megtenni a szabályos háromszögrács tulajdonság miatt (ha a spacing a háromszög oldala, akkor két magasságnyi utat). Azt kaptuk tehát, hogy

$$d_y = \frac{\sqrt{3}spacing}{2N_y}. \quad (5.3)$$

Egy gridréteget alkotó sejtek tüzelési mezőinek egymásra helyezésével akkor érjük el a navigációs tér *egyenletes* fedését, ha a neuronlapon két, egymással merőleges irányban szomszédos sejt-pár legközelebbi tüzelési mezőinek távolsága azonos, tehát $d_y = d_x$. A kapott egyenleteket összevetve ez $N_y = \frac{\sqrt{3}}{2}N_x$ esetben teljesül, amivel eljutottunk Guanella-nak és Verschure-nek a neuronlap oldal-arányaival kapcsolatos választásához. A használt arány az elméleti ideálistól nem sokkal tér el, $\frac{9}{10}/\frac{\sqrt{3}}{2} \sim 1.039$, így a 9×10 -es gridrétegekkel nagyjából egyenletes „felbontással” tudjuk kódolni a navigációs síkot. Az előző gondolatmenetből az is látszik, hogy a sejtek fázis jellemzőit azok neuronlapon elfoglalt pozíciója, valamint a réteg *gain* és *bias* paramétere együttesen határozzák meg.

A gridsejtek negyedik jellemzője, a tüzelési-mező mérete a megvalósított modell τ stabilitási-erősség paraméterével egyenesen arányos (lásd (3.7) egyenlet), az alkalmazott th_{Grid} küszöb-rátával és a rétegre jellemző *gain* paraméterrel pedig fordítottan arányos (minél nagyobb a *gain*, annál gyorsabban halad az „aktivitás-domb” a képzeletbeli neuronlapon, így egyhuzamban annál kevesebb ideig tüzelnek a réteg sejtjei). A modellen belül a τ paraméter rögzítése mellett tehát a *gain* az adott réteg sejtjeinek spacing-jét és mező-méretét is meghatározza.

Összefoglalva elmondhatjuk, hogy a megvalósított Guanella-Verschure modellben egy réteg gridsejtjei azonos spacing, orientáció és tüzelési-mező méret jellemzőkkel rendelkeznek, melyek a modell *gain*, a *bias* és a τ paraméterein keresztül állíthatóak; az egyes gridsejtek fázis jellemzőit pedig a rétegük *gain* és *bias* paramétere, valamint a sejtek neuronlapon elfoglalt helyzete határozza meg (5.1 táblázat).

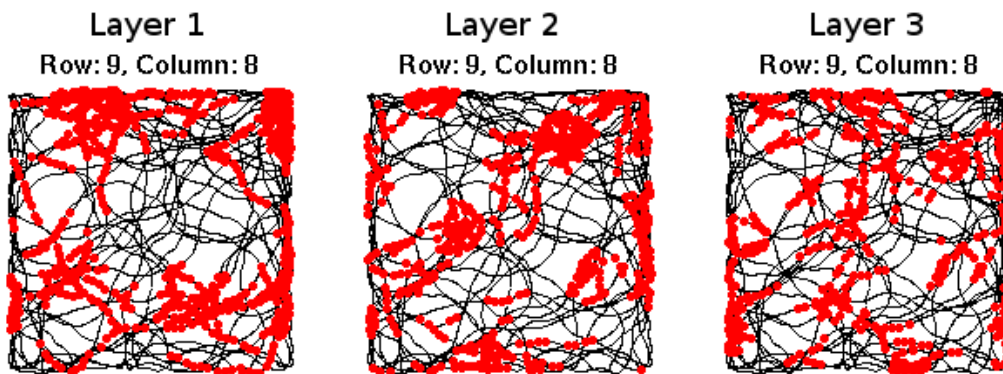
Megjegyzés: A 5.1 ábra néhány sejtjénél (az első réteg (9,8) és (9,10), valamint a harmadik réteg (9,8) és (9,9) sejtjeinél) megfigyelhető a navigációs terület jobb felső sarkának közelében 1-2 „magányos” tüzelési hely. Amikor az animat a szimuláció elején a kezdőpozíciójából elindult, az grid-rendszer attraktor-dinamikája még nem alakított ki teljesen az „aktivitás-dombokat” az egyes rétegek hipotetikus neuronlapjain, azok még a kezdeti véletlen eloszlásukhoz közeli állapotban vannak (lásd 4.2 ábra). Emiatt a szimuláció kezdetén ezen induló pozíciókban rövid ideig olyan sejtek is tüzelnek, amelyeknek a rétegek stabilizálódott állapotában nincs ezeket a pontokat fedő tüzelési mezőjük.

Jellemző	Paramétere(i)	Egyedisége
Spacing	$gain$	rétegre jellemző
Orientáció	$bias$	rétegre jellemző
Mező-méret	$\tau + gain + th_{Grid}$	rétegre jellemző
Fázis	$gain + bias + sejtpozíció$	sejtre jellemző

5.1. táblázat. A *gridsejt-jellemők megvalósulása a Guanella-Verschure modellben*. A $gain$, a $bias$ és a τ stabilitási erősség a modell réteg-szintű paramétere, így egy rétegen belül a sejtek spacing, orientáció és mező-méret jellemzői azonosak, azok csak fázisukban térnek el.

5.2. A zajjal terhelt grid-rendszer

Ha a szimuláció során a gridsejt-rendszer bemenetét a 4.4 ábrán látható hiba-függvény terheli, akkor az egyes sejteknek a zajmentes esetben szabályos háromszögrács alakzatban elhelyezkedő tüzelési mezőikhez képest a 5.3 ábrán látható, szabálytalan tüzelési helyeket kapjuk.



5.3. ábra. *Három gridsejt tüzelési helyei zajjal terhelt bemenetek esetén*. Az ábrán a 5.1 ábra első sorában található sejtek tüzelési helyeit rajzoltam ki, a hiba jelenlétének kivételével azonos szimulációs paraméterek mellett.

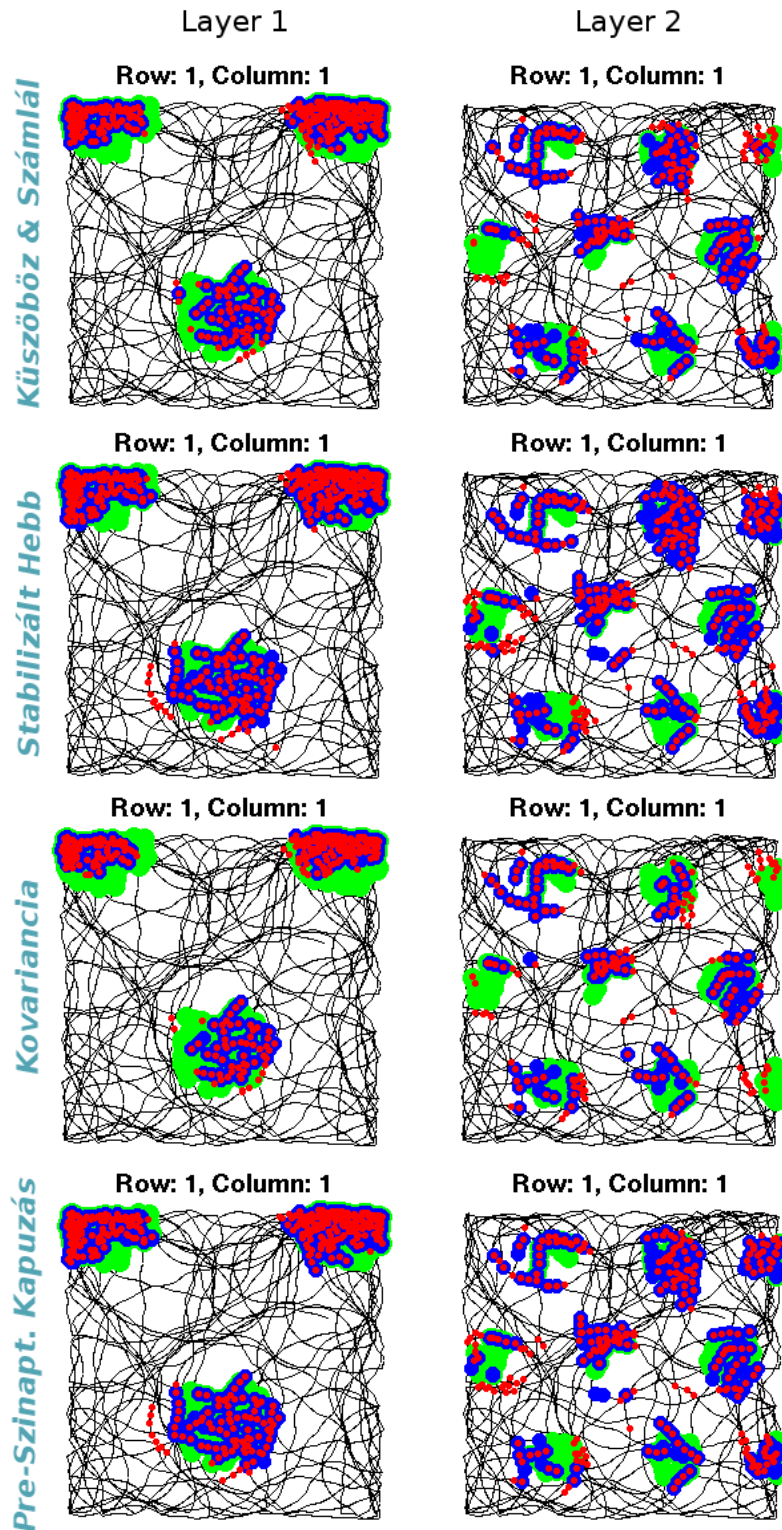
Az egyes rétegek hely-reprezentációja tehát a várt módon elcsúszik, emiatt a navigációs területen mutatott szabályos rácsmintázat elmosódik, ezzel a helytelen pozíció-információt továbbítva a hippokampuszba. A gridsejt-rendszerben így módon halmozódó hiba kiküszöbölése érdekében végzett szimulációs eredményeimet a következő két részben foglalom össze. A szimulációk során a visszacsatolás hiba-elimináló képességét a rétegek $gain$ paraméterének függvényében vizsgáltam; orientáció jellemzőt nem változtattam: a $bias$ paraméter minden rétegben nulla értékű volt. Ennek oka, hogy a 3.3.2 pontban leírtak szerint a helysejt-gridsejt sejt-párok között kialakuló kapcsolatok erősségét azok együttes tüzelési helyeinek száma határozza meg, amely elég nagy területen és sok gridsejt átlagában csak

a sejtek spacing és tüzelési mező-méret jellemzőitől függ; a sejtpárok összeköttetéseiben a gridsejt orientációjának változtatásával bekövetkező eltérések ugyanis populációs szinten kiegyenlítik egymást, így ott nem okoznak teljesítmény-változást. A fentiek miatt tehát a szimulációk során elegendő volt az említett lényeges spacing és mező-méret jellemzők gain paraméteren keresztül történő állítása (lásd 5.1 táblázat).

5.2.1. A tanulási szabályok hiba-eliminációs képességének összehasonlítása

A 3.3.3 pontban bemutatott tanulási szabályok hiba-eliminációs képességének összevetéséhez először mind a négy szabályt lefuttattam azonos szimulációs paraméterek mellett. A CNS csoport hippokampális modelljében a lokális látvány bemenetet 120 darab neuron reprezentálja, amelyek három gridréteg 270 gridsejtjének zajos bementét már nehezen tudták kompenzálni. Ez figyelembe véve a rétegek számát a teljesítmények összehasonlításához kettőre csökkentettem, 180 gridsejtet használva. A rétegek *gain* paramétereit a szélső értékeknek választottam: $Gain_1 = 1$ (*spacing* $\sim 37cm$), $Gain_2 = 2$ (*spacing* $\sim 80cm$), *bias* értékeit pedig nullába állítottam (lásd fent). A visszacsatolási módszerek közül ezen szimulációk során a két szakasszal rendelkezőt választottam, egyenként 2400 lépéses szakasszal. A tanulási szakasz után a második részben engedtem, hogy a robot a zaj jelenlétében folytassa véletlen bolyongását a navigációs területen. Eközben minden időlépésben elmentettem a fellépő releváns aktivitásokat: a hippokampuszból a (3.11) egyenlet alapján érkező aktivitást (*fhc*, *from HC*) és a gridsejt-rendszerben az aktivitás-komponensek (4.6) egyenlet szerinti összeadása után kialakult rátákat (*ahc*, *after HC*). Ezek mellett az elvárt állapottal való összehasonlíthatóság miatt egy, a hippokampális rendszertől függetlenül futó zajmentes gridsejt-rendszer állapotát is frissítettem és elmentettem (*nl*, *noisyless*).

A 5.4 ábrán a szimulált szabályok használatával kapott helyfüggő tüzeléseket figyelhetjük meg nyolc, a neuronlap azonos pozíciójában elhelyezkedő gridsejtnél. Az ábra készítésénél zöld pontot tettem az útvonal azon pozícióiba, ahol a független, zajmentes gridsejt-rendszerben az adott sejt tüzelt: $nl > th_{Grid}$; kék pontokkal láttam el azokat a helyeket, ahol a zajos rendszerben a hippokampális visszacsatolás aktivizálta volna a gridsejtet: $fhc > th_{Grid}$; végül piros pontokat tettem az aktivitás-komponensek összeadódása után kialakult, zajjal terhelt tüzelési pozíciókba: $ahc > th_{Grid}$. Az ábrákon megfigyelhető, hogy a nagyobb spacing-gel rendelkező sejtek tüzelési helyeit mindegyik szabály (helyesebben az általuk tanított visszacsatolás) pontosabban becsülte, mint a kisebb spacing-gel rendelkezőekét; a kis tüzelési mezők mindegyikét csak részlegesen fedik a kék és a piros pontok, néhányat pedig egyáltalán nem sikerült jeleznie a hippokampuszból érkező aktivitásnak. Gyakoriak voltak a helytelen pozícióban való tüzelések is, azonban összességében, a 5.3 ábra szabálytalan aktivitási helyeihez viszonyítva, a gridsejtek a zaj mellett is megtartották háromszögletes jellegű tüzelési helyeiket.



5.4. ábra. A tanulási szabályok használatával kapott tüzelési helyek zaj jelenlétében. Az ábra a neuronlap (1,1)-es pozíciójú gridsejtjének háromféle aktivitási helyeit mutatja a rétegben használt $gain$ paraméter és az alkalmazott tanulási szabály szerint. $Gain_1 = 1$, $Gain_2 = 2$. Az aktivitási helyeket egyszerű küszöbözéssel határoztam meg, $th_{Grid} = 0.6$. Az aktivitási pozíciókban található pontok szín-kódja: *zöld*: zajmentes tüzelési hely; *kék*: a hippokampuszból érkező aktivitás-komponens általi gerjesztési hely; *piros*: az összegzett grid-aktivitás tüzelési helyei.

A kapott tüzelési adatok teljes időtartománybeli kvantitatív kiértékeléséhez minden szimulációs lépésre meghatároztam a zajos szimulációból származó ráta-vektorok és a zajmentes, ideális ráta-vektor korrelációját; ezzel megkaptam az egyes pozíciókban visszacsatolásból érkező, illetve a gridsejt-rendszerben összegként előálló ráták ideálishoz való hasonlóságát ($\text{cor}(nl, fhc)$ és $\text{cor}(nl, ahc)$). Végül ezen szimulációs lépésnyi számú korreláció-érték átlagát vettem, ezzel egy $[0, 1]$ intervallumba tartozó, a tanulási szabállyal elérhető, rétegre jellemző átlagos hasonlóság-mérőszámhoz jutottam ($\text{mean}(\text{cor}(nl, fhc))$ és $\text{mean}(\text{cor}(nl, ahc))$). A kapott eredményeket a 5.2 táblázat foglalja össze.

Tanulási szabály	$Gain_1 = 1$		$Gain_2 = 2$	
	$\overline{\text{cor}(nl_1, fhc_1)}$	$\overline{\text{cor}(nl_1, ahc_1)}$	$\overline{\text{cor}(nl_2, fhc_2)}$	$\overline{\text{cor}(nl_2, ahc_2)}$
Küszöböz és Számlál	.898	.899	.764	.673
Stabilizált Hebb	.940	.911	.762	.674
Kovariancia	.839	.873	.696	.614
Pre-szinaptikus kapuzás	.942	.912	.772	.682

5.2. táblázat. *A tanulási szabályok hiba-eliminációs teljesítményének összehasonlítása.* A táblázat két réteg zajjal terhelt tüzelési jellemzőinek kiértékelését tartalmazza, $Gain_1 = 1, Gain_2 = 2, Bias_1 = Bias_2 = 0$. Operátorok: *felülvonás*: átlag-képzés, *cor*: korreláció-képzés. Réteg-aktivitás vektorok: *nl*: *noisyless*, zajmentes tüzelések; *fhc*: *from HC*, a hippocampusból érkező aktivitás; *ahc*: *after HC* a grid-rendszer összegződött aktivitása.

Az eredményeket összegezve, az egyes tanulási szabályok következtető képessége között kis *gain* értékeknél (nagy spacing jellemzőknél) nagyobb eltéréseket figyelhetünk meg (1. oszlop). A szabályok teljesítménye a *gain* növekedésével (a spacing csökkenésével) jelentős romlásokon megy keresztül (1. és 3., valamint 2. és 4. oszlopok különbségei), a nagy *gain* értékeknél tapasztalt teljesítmény-különbség relatív csökkenésével (3. oszlop). A nagy spacing-nél tapasztalt jobb következtető képesség oka a nagyobb tüzelési mezők könnyebb megtanulhatóságában rejlik; ekkor ugyanis sok hippocampális sejt helymezője teljes vagy nagy mértékben benne lesz a gridsejt egyik tüzelési mezőjében, biztosabb következtetést hozva létre (lásd 5.4 ábra). Vegyük észre azt is, hogy az első rétegnél a hippocampusból érkező és az összegződött aktivitások (1. és 2. oszlop) különbsége nem volt olyan nagy, mint a második réteg esetében. Ez azt jelenti, hogy nagyobb spacing jellemző esetén lassabban „csúszik” el réteg hely-reprezentációja, ahogy azt a (3.10) képlet alapján el is várjuk, hiszen a hálózat állapotát kisebb *gain* esetén kevésbé befolyásolja annak (zajos) bemenete.

A szabályok egymáshoz viszonyított teljesítményét vizsgálva először is megemlítendő, hogy a Küszöböz és Számlál szabály félig off-line volta ellenére minden összehasonlításban alul maradt az on-line szabályokkal szemben. A szabályok közül a kovariancia szabály rossz teljesítménye kiugró, azonban az ebben az esetben fellépő két további paraméter (th_{Grid} és

$W_{\text{average}}^{(\text{HC, Grid})}$ optimalizálásával ezen a különbségen lehetne csökkenteni. A visszacsatolás a pre-szinaptikus kapuzás szabály használatával érte el a legjobb következtetési képességet, azonban a második, a stabilizált Hebb szabállyal szembeni különbségek nem voltak számottevőek. Ezen okok miatt egyik szabályt sem lehet egyértelmű legjobbnak kijelenteni, a elvárt funkció végrehajtására a választott tanulási szabályok mindegyike nagyjából azonos képességekkel rendelkezik. Teljesítménye és a 3.3.3 pontban ismertetett tulajdonságai miatt a hibátűrési tesztek elvégzésére a pre-szinaptikus kapuzás szabályt választottam.

A második visszacsatolási mód zajmentes szimulációs vizsgálatánál a grid-rétegek spacing jellemzőjének növekedését tapasztaltam. Ebben a módszerben tehát a tanulás és a visszacsatolás egyidejűsége miatt a hippocampusból érkező aktivitás-komponens lassítja a grid-réteg „aktivitás-dombjának” mozgását. Ennek oka a hippocampális aktivitás-komponens és a kapcsolat-erőségek kialakulásának kölcsönös egymásra hatása: ha egy pozícióban a helysejtek „megtanulják,” a grid-réteg aktivitás-dombjának helyzetét, akkor a következő szimulációs lépés ehhez közeli pozíciójában a hasonló helysejt-aktivitás a megerősödött kapcsolaton keresztül az előző „domb-pozícióra” fog következtetni. Ez a pozitív visszacsatolású folyamat lelassítja a grid-rétegek aktivitásának elmozdulás-input általi mozgását, nagyobb spacing jellemzőt eredményezve. Valószínűtlen, hogy az állatok hippocampusza befolyásolja a gridsejtek tüzelési periódusának nagyságát, ezzel ugyanis információ-közvetítés esetén teljesen megváltoztatná a gridsejt-rendszerben található hely-reprezentációt. Ezen visszacsatolási mód használata a gridsejtek *gain*-spacing függésének megtartásához tehát egy kiegészítő mechanizmus létrehozását követeli meg, így a módszer vizsgálatát nem folytattam.

5.2.2. A pre-szinaptikus kapuzás szabály hibátűrése

A pre-szinaptikus kapuzás tanulási szabálynak az alkalmazott zaj, valamint a szimulációs és visszacsatolási paraméterek különböző értékei mellett mutatott viselkedését három tényező változtatásával vizsgáltam meg. Ezen paraméterek: a zaj szórása, a hibátűrési ellenőrzéséhez; a tanulási állandó nagysága valamint a tanulási szakasz hossza, a tanulási gyorsaság és a megtanult bemenetekből való általánosítás képességének vizsgálatához.

A 5.3 táblázat az egy szimuláció során elért átlagos következtetési teljesítményeket mutatja az alkalmazott fehér-zaj szórásának függvényében. Az 1. és 3. oszlop alapján kijelenthetjük, hogy a visszacsatolás becslési képessége nagy szórású hiba esetén sem romlik jelentősen; tehát a hippocampusz állapota számottevően zajos bemenet esetén is stabil marad, ahogyan azt előzetesen vártuk. Az összegzett grid-aktivitás (2. és 4. oszlop) pontosságában a jelentősebb romlás miatt jobban észrevehető a pontatlanabb bemenetre való érzékenység: a grid-rendszer egyre nagyobb hibával terhelt elmozdulás-bemenetéből származó aktivitás-komponensét egyre kevésbé tudja a hippocampális következtetés a megfelelő irányba „terelni”.

A fehér-zaj szórása, σ	$Gain_1 = 1$		$Gain_2 = 2$	
	$cor(nl_1, fhc_1)$	$cor(nl_1, ahc_1)$	$cor(nl_2, fhc_2)$	$cor(nl_2, ahc_2)$
0.05	.942	.912	.772	.682
0.10	.937	.871	.769	.676
0.25	.940	.877	.768	.609
0.50	.934	.852	.754	.565
0.75	.935	.854	.756	.568
1.00	.932	.849	.743	.546

5.3. táblázat. A *pre-szinaptikus kapuzás teljesítménye az alkalmazott fehér-zaj szórásának függvényében*. A szimulációk során használt egyéb paraméterek: tanulási szakasz hossza: 2400 lépés, tanulási állandó: $\gamma = 0.1$.

A tanulási folyamatok két fontos jellemzője a gyorsaság és a megtanult *minták*ból történő következtetési képesség. A megvalósított modell ezen tulajdonságairól az előállított átlagos korrelációs értékek egy vegyes mérőszámot adnak, a zajos szakaszban történő véletlen navigáció során ugyanis a megtanított és azoktól jelentősen eltérő inputokat is fel kell dolgoznia a visszacsatolásnak hippokampális bemenetén keresztül, a tanulási és *min-tafelismerési* szakaszok hosszúságaitól függő arányban. Az összehasonlíthatóság érdekében most három szakaszra osztottam a szimulációt: az első szakaszban a változó hosszúságú tanulási folyamat zajlik; a másodikban a robot tanulás, zaj és visszacsatolás nélküli navigációt végez annyi szimulációs lépésen keresztül, hogy a harmadik szakaszban a zaj és az aktív visszacsatolás mellett mindig ugyanazt az útvonalat tegye meg, ezzel ugyanazokat az inputokat kapva minden egyes tanulási időtartam mellett. Az eredmények numerikus értékei a 5.4 táblázatban, grafikus kiértékelései pedig a 5.5 ábrán láthatók.

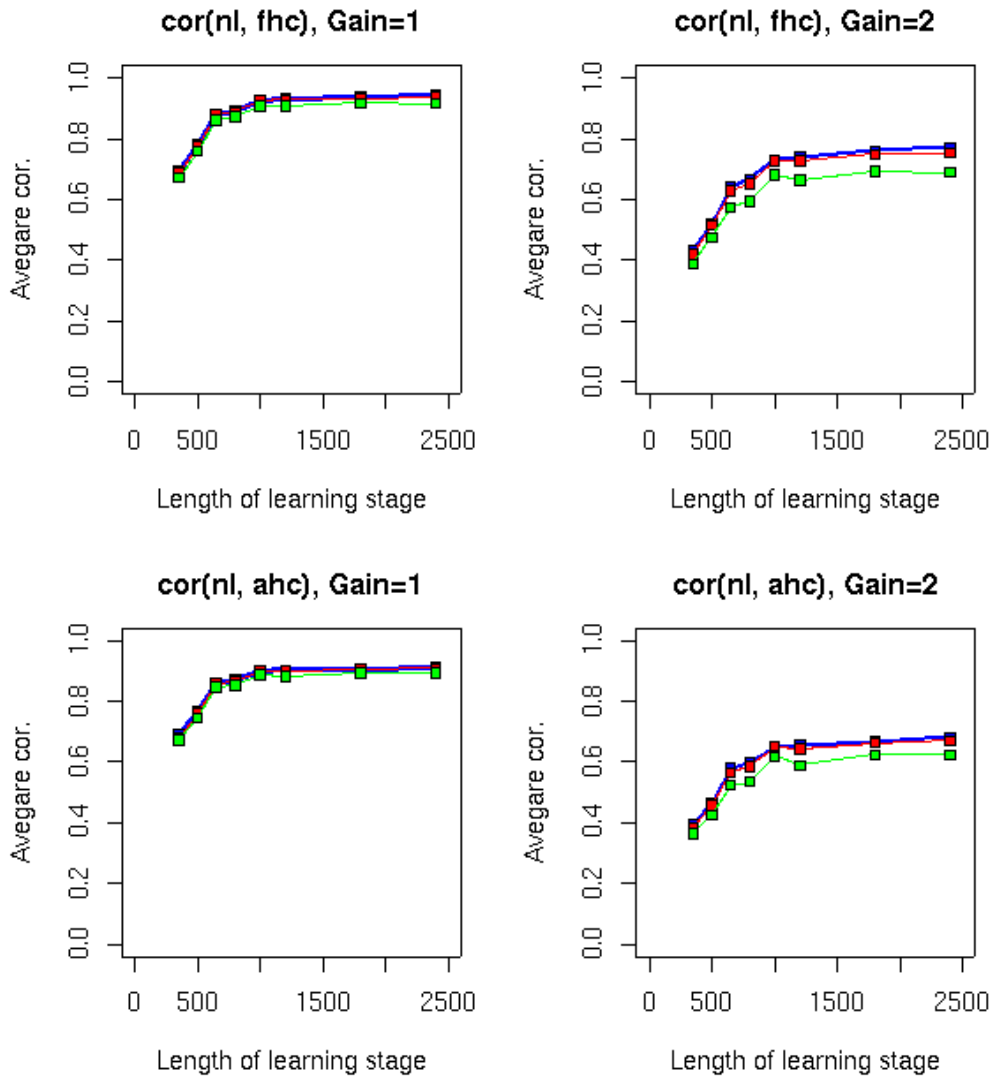
A táblázat soraiból minden tanulási szakasz-hossz és γ paraméter értékpárnál azt látjuk, hogy a kis gain paraméterű réteg nagyobb tüzelési mezőire jobban tud következtetni a tanított kapcsolat-mátrix, ahogy azt az előző kiértékeléseknél is tapasztaluk. A grafikonok a tanulási szakasz hosszának növekedésével a következtetési (1. oszlop) és a hiba-eliminációs képesség (2. oszlop) javulását mutatják, a tanulási szabály tehát a tanulási idő növekedésével aszimptotikusan növeli a kapcsolat-mátrix hatékonyságát. Néhány szakaszokon a tanulási idő növekedésével a visszacsatolás hatékonysága nem változik vagy csökken (650 és 800, valamint 1000 és 1200 között). Az animat véletlen navigációja közben ezen területeken tapasztalt aktivitás-minták átlaga jelentősen eltérhetnek a sejtpárok között a teljes navigációs területen tapasztalható tüzelési arányoktól, ezzel időlegesen csökkentve a kapcsolat-mátrix következtetési képességét. Ezeken a szakaszokon a magas γ érték miatt nagy kapcsolat-erősség változásokat jelző zöld görbe jelentősebb teljesítmény-csökkenést eredményezett, mint a lassabb szinaptikus súly-módosításokat mutató kék és piros görbék. A különböző γ paraméter-értékekre mutatott teljesítményeket összehasonlítva azt

A tanulás hossza	γ	$Gain_1 = 1$		$Gain_2 = 2$	
		$\overline{cor(nl_1, fhc_1)}$	$\overline{cor(nl_1, ahc_1)}$	$\overline{cor(nl_2, fhc_2)}$	$\overline{cor(nl_2, ahc_2)}$
2400	.10	.942	.912	.772	.682
	.25	.937	.908	.753	.670
	.50	.916	.892	.689	.624
1800	.10	.937	.907	.760	.669
	.25	.934	.905	.749	.663
	.50	.917	.893	.692	.624
1200	.10	.932	.903	.741	.656
	.25	.929	.900	.728	.643
	.50	.909	.883	.663	.589
1000	.10	.926	.901	.731	.652
	.25	.926	.900	.728	.652
	.50	.909	.887	.681	.618
800	.10	.893	.872	.667	.596
	.25	.889	.867	.653	.585
	.50	.872	.854	.594	.535
650	.10	.878	.859	.639	.578
	.25	.879	.861	.628	.566
	.50	.862	.847	.574	.523
500	.10	.782	.766	.517	.462
	.25	.776	.760	.514	.458
	.50	.759	.746	.476	.426
350	.10	.693	.689	.433	.396
	.25	.687	.679	.420	.384
	.50	.672	.672	.388	.363

5.4. táblázat. A *pre-szinaptikus kapuzás teljesítménye a tanulási állandó és a tanulási szakasz hosszának függvényében*. Az alkalmazott fehér-zaj szórása: $\sigma = 0.05$.

látjuk, hogy a [0.1, 0.5]-ös tartományon a tanulási állandók csökkenésével a visszacsatolás következtetési képesség kis mértékben nő.

Összefoglalva a spacing jellemző növelése javítja a tanulási gyorsaságot és a tanult min-tákból való következtetés képességet; a vizsgált visszacsatolás pedig az alkalmazott szimulációs környezet és modell-paraméterek mellett igen gyorsan, hozzávetőleg 1000 szimulációs lépés (kb. 2 perc) után már megközelíti következtetési képességének maximumát.



5.5. ábra. A pre-szinaptikus kapuzás teljesítménye a tanulási állandók és a tanulási szakasz hosszának függvényében. Az ábra a 5.4 táblázat numerikus értékeinek grafikus kiértékelését mutatja: az átlagos korrelációs értékeket a tanulási szakasz hosszának függvényében ábrázolja a három γ tanulási állandó érték mellett. Jelölés: kék: $\gamma = 0.1$, piros: $\gamma = 0.25$, zöld: $\gamma = 0.5$.

6. fejezet

Összefoglalás

A következőkben áttekintem a diplomamunka kiírásában szereplő öt részfeladatra adott megoldásaimat, összegzem a megvalósított modell szimulációja során tapasztalt eredményeket, végül felvázolom a rendszer néhány továbbfejlesztési lehetőségét.

A választott gridsejt-rendszer modell létrehozásához és működésének ellenőrzéséhez szükséges volt a modell működési részleteinek megértése (2.6.1 és 3.2.2 pontok). A rendszer hálózati-dinamikájának (4.3.2 pont) és sejt-szintű viselkedésének (5.1 pont) ellenőrzésekor a várt eredményeket kaptam, a megvalósított hálózat neuronjai valóban a gridsejteknél tapasztalt helyfüggő tüzelési tulajdonságokkal rendelkeznek. A négy gridrács-jellemző közül a rendszer hely-reprezentációs képességét leginkább meghatározó spacing és tüzelési mező-méret jellemzők a modell *gain* paraméterén keresztül közvetlenül állíthatók.

A megvalósított grid-rendszernek a munka során rendelkezésemre állt hippokampális rendszerbe integrálása során egyrészt kiküszöböltem a teszteléshez és a korábbi grid-rendszerhez alkalmazott GPS eszközt a keréksebesség információ felhasználásával (4.3.1 pont), másrészt kibővítettem a rendszert a grid-rendszer és a visszacsatolás teszteléshez szükséges paramétereizhetőséggel és működési módokkal.

A modell-tervezési fázisban először funkcionális oldalról megközelítve jutottam el a visszacsatolás optimális szinaptikus kapcsolat-mátrixának tulajdonságaihoz; majd megvalósítási szempontokat elemezve bevezettem egy on-line, Hebb-i folyamatokra alapuló tanulási-szabály sémát, amely sejtpopulációk közötti következtetési funkció megvalósításával alapul szolgálhat a grid-rendszerben halmozódó hiba eliminációjához (3.3 pont).

A bevezetett szabály-séma figyelembevételével három, az irodalomban fellelt folytonos és egy saját, félig off-line, bináris tanulási szabályt valósítottam meg. A szabályoknak a hippokampális aktivitásból a gridrétegek aktivitására vonatkozó következtetési képességük tesztelése során közel azonos eredményeket értek el (5.2.1 pont). A szimulációk megmutatták, hogy mindegyik szabály rosszabb teljesítménnyel képes a kisebb spacing jellemzővel rendelkező gridrétegekben található hiba eliminációjára, azonban még a legkisebb reális spacing-nagyság esetén is sikerült megakadályozni a réteg hely-reprezentációjának elcsú-

szását.

A pre-szinaptikus kapuzás tanulási szabály segítségével létrehozott visszacsatolás hibátűrésének vizsgálata során egyrészt kiderült, hogy a rendszert terhelő fehér-zaj szórásának növekedésével a visszacsatolás következtési teljesítménye csak kis mértékben csökken, azonban ez a kis mértékű csökkenés jelentősebb állapot-eltolódást eredményez a grid-rendszer eredő aktivitásában. Másrészt, a tanulási gyorsaság és a megtanult mintákból való következtési képesség tesztelésénél azt találtam, hogy a hiba-eliminációs képesség a navigációs környezetben történő rövid bolyongás után is megközelíti maximális teljesítményét (5.2.2 pont).

A megvalósított gridsejt-rendszer ezek után már eléggé robusztusnak mondható; a bemenetet terhelő zaj halmozódását a hippocampális állapot visszacsatolásával sikerült megakadályozni, és egy, főleg az egyes grid-rétegek *gain* paraméterétől függő átlagos reprezentációs pontosságot elérni. Ezáltal szimulációs eszközök használatával alátámasztottam, hogy a MEC gridsejt-populációjában akkumulálódó hibának a hippocampális állapot visszacsatolásával történő eliminálása működőképes.

Jövőbeli továbbfejlesztési lehetőségként merül fel (1) a szimulációs modell mechanikus útintegrációjának megvalósítása az általános kerék-sebességekkel történő navigációban az eredmények teszteléséhez; (2) a megvalósított gridsejt-rendszer modell működésének gyorsítása az egyes neuronok között kapcsolaterősség-számítás egy részének off-line elvégzésével; valamint (3) a bemutatott egyszakaszos visszacsatolási módszer esetén azon kiegészítő mechanizmus megalkotása, amellyel a hippocampális visszacsatolás, egyidejű tanulása és aktív állapota mellett, nem növeli az egyes grid-rétegek spacing jellemzőjét.

Irodalomjegyzék

Könyvek

- [1] Redish, A. D., „*Beyond the Cognitive Map*”, The MIT Press, 1999., ISBN 0-262-18194-0
- [2] Dayan, P., Abbott, L. F., „*Theoretical Neuroscience*”, The MIT Press, 2001., ISBN 0-262-04199-5
- [3] Érdi, P., „*Complexity Explained*”, Springer-Verlag, 2008., ISBN 978-3-540-35777-3

Cikkek, kiadványok

- [4] Vann, S. D., Aggleton, J. P.: *The mammillary bodies: two memory systems in one?* Nature Reviews Neuroscience vol. 5, pp 35-44 (January 2004)
- [5] McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I., Moser, M.: *Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'*. Nature Reviews, vol. 7, pp 663-678, (2006)
- [6] Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M., Moser, E. I.: *Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex*. Nature 436, pp 801806 (2005).
- [7] Trullier, O., Wiener, S. I., Berthoz, A., and Meyer, J. A.: *Biologically based artificial navigation systems: Review and prospects*. Progress in Neurobiology, 51(5), pp 483-544. (1997)
- [8] Treves, A., Rolls, E. T.: *Computational analysis of the role of the hippocampus in memory*. Hippocampus, 4, pp 374-391. (1994)
- [9] Erős, P., Kiss, T., Somogyvári, Z., Ujfalussy, B.: *ICEA KFKI-Deliverable D13*. ICEA, IST-027819-IP, Activity 6, WorkPackage 3 (2007)

- [10] 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*. Journal of Neuroscience, 27, pp 3211-3229, (2007)
- [11] Fush, M. C., Touretzky, D. S.: *A Spin Glass Model of Path Integration in Rat Medial Entorhinal Cortex*. Journal of Neuroscience, 26, pp 4266-4276 (2006)
- [12] Guanella, A., Verschure, P. F. M. J.: *A model of grid cells based on a path integration mechanism*. Lecture Notes in Computer Science, 4143, pp 740-749 (2006)

Internet

- [13] Rat Behavior and Biology
URL: <http://www.ratbehavior.org/RatsAndMazes.htm>, 2004.
- [14] Scholarpedia, Models of synaptic plasticity
URL: http://www.scholarpedia.org/article/Models_of_synaptic_plasticity, 2007.
- [15] Budapest Computational Neuroscience Group
URL: <http://cneuro.rmki.kfki.hu/>
- [16] Integrating Cognition, Emotion and Autonomy, ICEA
URL: <http://www.iceaproject.eu/>
- [17] Cyberbotics Ltd., Webots
URL: <http://www.cyberbotics.com/>
- [18] The R Project for Statistical Computing
URL: <http://www.r-project.org/>
- [19] GSL - GNU Scientific Library
URL: <http://www.gnu.org/software/gsl/>

Rövidítések

CA1	a hippocampusz egyik részterülete
CA3	a hippocampusz egyik részterülete
CNS	Budapest Computational Neuroscience Csoport
DG	dentate gyrus, girusz dentátusz
EC	entorhinal cortex, entorhinális kortex
HC	hippocampus, hippocampusz
MEC	medial entorhinal cortex, mediális entorhinális kortex
LTD	long term depression, hosszú távú gyengülés
LTP	long term potentiation, hosszú távú erősödés
PI	path integration, útintegráció