



УДК 612.822.3

EDN YOLZJY

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-18-42>

Возможные механизмы взаимозависимой обработки разномодальной сенсорной и пространственной информации в ЦНС

И. Г. Силькис^{✉1}

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
117485, Россия, г. Москва, ул. Бутлерова, д. 5а

Сведения об авторе

Изабелла Гершовна Силькис, SPIN-код: 7279-2039, Scopus AuthorID: 7004815840, ResearcherID: AAB-9949-2021, ORCID: 0000-0002-7622-2684, e-mail: isa-silkis@mail.ru

Для цитирования: Силькис, И. Г. (2023) Возможные механизмы взаимозависимой обработки разномодальной сенсорной и пространственной информации в ЦНС. *Интегративная физиология*, т. 4, № 1, с. 18–42.
<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-18-42> EDN YOLZJY

Получена 16 января 2023; прошла рецензирование 14 марта 2023; принята 23 марта 2023.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © И. Г. Силькис (2023). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY-NC 4.0](#).

Аннотация. Проведен анализ возможных механизмов влияния разномодальной сенсорной информации на активность «клеток места» и формирование ассоциаций «запах — объект — место» в гиппокампе, а также роль гиппокампальной формации в появлении «клеток места» в разных областях коры. Используются известные данные о том, что кроме потоков информации «что» и «где», поступающих в гиппокамп соответственно через латеральную и медиальную части энторинальной коры, на активность гиппокампа влияют различные области коры через таламические ядра — передние, реуниенс и медиодорзальное. Анализируемая нейронная сеть, обеспечивающая взаимозависимую обработку разномодальной сенсорной и пространственной информации, включающая топографически связанные области коры, гиппокампальной формации, базальных ганглиев, мозжечка, таламических и других подкорковых ядер, представляет собой всеобъемлющий коннектом. Этот коннектом состоит из топографически организованных коннектомов, в каждом из которых происходит обработка свойств сенсорных стимулов определенной модальности. Предполагается, что длительные дофамин-зависимые пластические изменения эффективности синаптической передачи между нейронами в коннектоме могут лежать в основе динамических перестроек в активности «клеток места» в гиппокампальной формации и в коре, обеспечивая адекватную пространственную навигацию с учетом разнообразного сенсорного окружения. Следствия предлагаемого механизма согласуются с известными из литературы результатами экспериментальных исследований.

Ключевые слова: клетки места, гиппокампальная формация, мультимодальная сенсорная информация, коннектом, синаптическая пластичность

Possible mechanisms of interdependent processing of multimodal sensory and spatial information in the CNS

I. G. Silkis✉¹

¹ Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, 5A Butlerova Str., Moscow 117495, Russia

Author

Isabella G. Silkis, SPIN: 7279-2039, Scopus AuthorID: 7004815840, ResearcherID: AAB-9949-2021, ORCID: 0000-0002-7622-2684, e-mail: isa-silkis@mail.ru

For citation: Silkis, I. G. (2023) Possible mechanisms of interdependent processing of multimodal sensory and spatial information in the CNS. *Integrative Physiology*, vol. 4, no. 1, pp. 18–42. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-18-42> EDN YOLZJY

Received 16 January 2023; reviewed 14 March 2023; accepted 23 March 2023.

Funding: The study had no financial support.

Copyright: © I. G. Silkis (2023). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY-NC License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

Abstract. We performed an analysis of possible mechanisms of influence of multimodal sensory information on the activity of “place cells” and the generation of “odor – object – place” associations in the hippocampus, as well as the role of the hippocampal formation in the appearance of “place cells” in different areas of the cortex. The research was based on the readily available data that, in addition to the “what” and “where” information entering the hippocampus through the lateral and medial parts of the entorhinal cortex, respectively, various areas of the cortex influence hippocampal activity through the anterior, reuniens, and mediodorsal thalamic nuclei. The analyzed neural network interdependently processes multimodal sensory and spatial information. This network includes topographically connected areas of the cortex, hippocampal formation, basal ganglia, cerebellum, thalamic and other subcortical nuclei, thus forming a global connectome. This connectome consists of topographically organized connectomes, each of which processes the properties of sensory stimuli of a certain modality. It has been suggested that long-term dopamine-dependent plastic changes in the efficacy of synaptic transmission between neurons in the connectome may underlie dynamic reorganizations in the activity of “place cells” in the hippocampal formation and in the cortex providing adequate spatial navigation based on a diverse sensory environment. The consequences of the proposed mechanism are consistent with the experimental results known from the literature.

Keywords: place cells, hippocampal formation, multimodal sensory information, connectome, synaptic plasticity

Введение

При нахождении животного в определенной области пространства (поле места) в гиппокампе (ГИПП) возбуждаются «клетки места». На активность «клеток места» влияют зрительные, слуховые, тактильные и обонятельные сенсорные сигналы. Полагают, что «клетки места» в ГИПП представляют собой мультимодальный класс нейронов, получающих информацию из множества различных сенсорных источников, и это позволяет правильно отображать в их активности ограниченную область окружающей среды (Jeffery 2007). Разномодальная сенсорная информация поступает в ГИПП из первичных, вторичных и ассоциативных областей коры (Esteves et al. 2021). Считают, что наиболее существенно на активность «клеток места» влияют зрительные сигналы и те, которые

связаны с движением (Gener et al. 2013). Значительный вклад в генерацию разрядов «клетками места» вносит активация зрительной и теменной областей коры (Poucet et al. 2003), а для формирования пространственной памяти необходимо взаимодействие ГИПП с ассоциативной теменной корой (Save et al. 2005). Хотя зрительная информация, когда она доступна, имеет приоритетное влияние на срабатывание «клеток места» в ГИПП, локальные обонятельные и/или тактильные сигналы в сочетании с сигналами, связанными с движением, также могут обеспечивать стабильное срабатывание этих клеток (Poucet et al. 2000). Имеются различные свидетельства того, что у грызунов, у которых относительно плохая острота зрения, но очень развита обонятельная система, запахи способствуют формированию пространственных отображений окружающей среды в активности

нейронов ГИПП и играют важную роль в пространственной навигации (Aikath et al. 2014).

Результаты экспериментальных исследований указывают на то, что метрические и контекстуальные входные данные взаимодействуют в таких структурах, как энторинальная кора (ЭК) и другие области коры, которые обеспечивают более сложный характер обработки информации по сравнению с «клетками места» в ГИПП (Jeffery 2007). В выполнении поведенческих задач, связанных с навигацией, участвует и медиальная префронтальная кора (мПФК) (Sauer et al. 2022). Ранее исследования пространственной памяти в основном были сосредоточены всего на нескольких структурах мозга, включая гиппокампальную формацию и ЭК, однако современные анатомические, поведенческие и электрофизиологические исследования позволили дополнить эту сеть такими структурами, как передние ядра таламуса, срединные ядра таламуса и ограда (клауструм) (O'Mara, Aggleton 2019). В этих областях обнаружены пространственно настроенные клетки, в том числе клетки со свойствами, подобными «клеткам места» ГИПП (O'Mara, Aggleton 2019).

Мы полагаем, что предложенный нами ранее возможный механизм формирования отображений ассоциаций «запах-объект-место» на нейронах ГИПП (Силькис 2021с) может являться одной из составляющих более общего механизма участия сенсорной информации в пространственной навигации, в основе которого лежат пластические перестройки эффективности связей между нейронами различных корковых и подкорковых структур. Анализ некоторых особенностей участия этих перестроек в реорганизации активности нейронов в коннектоме, включающем такие структуры как новая кора, ГИПП, таламус, мозжечок, базальные ганглии и другие подкорковые ядра, был проведен нами ранее (Силькис 2022). Целью настоящей работы являлся анализ возможных механизмов взаимозависимого функционирования различных структур в ЦНС, обеспечивающих участие разномодальной сенсорной информации в пространственной навигации.

Отображения пространственной информации в разных структурах ЦНС (обзор данных литературы)

Отображения полей места в активности «клеток места» в гиппокампе

Запись активности 100 «клеток места» в поле CA1 при выполнении крысами задачи навигации

с вознаграждением позволила показать, что «клетки места», которые кодируют сходные пространственные местоположения, имеют тенденцию к образованию небольших пространственных кластеров (Wirtshafter, Disterhoft 2022). Эти кластеры в основном формируются клетками, которые отображают поля места вокруг локусов, в которых ранее было дано вознаграждение. Однако очевидного топографического отображения местоположения окружающей среды в активности клеток ГИПП, как это наблюдается в зрительной коре, не обнаружено (Wirtshafter, Disterhoft 2022). После перестановки характерных ориентиров в окружающей среде нейроны поля CA3, отображающие поля места, сохраняют более высокую степень когерентности, чем нейроны поля CA1 (Knierim et al. 2006). Этот эффект согласуется с представлением о поле CA3 как об ауто-ассоциативной сети. В поле CA2, как и в поле CA1, имеются «клетки места» (Alexander et al. 2016). Они реагировали на новые положения в пространстве увеличением средней частоты разрядов, хотя в поле CA2 оценка положения в пространстве была хуже, чем в поле CA1 (Bhasin, Nair 2022). Пространственные паттерны возбуждения отдельных пирамидных нейронов в поле CA2, отображающих поля места, существенно отличались по характеристикам от паттернов в поле CA1 (Mankin et al. 2015).

Взаимозависимая обработка зрительной и пространственной информации

С одной стороны, в обработке пространственной информации в ГИПП участвуют зрительные стимулы. Так, в ГИПП обнаружены нейроны, реагирующие на сложные зрительные стимулы или их отдельные свойства. Например, некоторые нейроны ГИПП, как и нейроны зрительных областей новой коры, отвечали на стимулы определенной формы и размера, а также на стимулы, движущиеся в определенном направлении (Kazarian et al. 1995). С другой стороны, положение животного в окружающей среде влияет на вызванные зрительными стимулами реакции нейронов первичной зрительной коры (V1). В активности нейронов в поле V1 кодируются те же пространственные локусы, которые кодируются «клетками места» в поле CA1 (Saleem et al. 2018). Пространственная информация сильнее модулирует и активность нейронов ретроспленальной коры. При этом эффект был выражен сильнее, чем для нейронов поля V1, причем у этих нейронов наблюдали удивительно схожую пространственную настройку (Fischer et al. 2020). На активность

«клеток места» в поле СА1 влияет не только зрение. Например, предпочтение «клеток места» зависело от пройденного расстояния (Ravassard et al. 2013). При одновременной регистрации активности нейронов в зрительном поле V1 и в поле СА1 было обнаружено, что в знакомой среде сенсорная обработка в поле V1 и пространственное кодирование в поле СА1 модулируются не только зрительными сигналами (Fournier et al. 2020).

У крыс в свободном поведении в передней части ограда зарегистрированы «клетки места», в активности которых кодируется информация о месте и границах объекта (Jankowski, O'Mara 2015). Пространственная информация может поступать в ограду из медиальной части энторинальной коры (ЭКМ). Кроме того, активность «клеток места» в ограде крыс модулируется входами из зрительных областей коры. Так, обнаружено, что активность нейронов передней части ограды зависит от окружающего контекста и от скорости передвижения крысы (Jankowski et al. 2017). При удалении зрительных сигналов из окружающей среды активность «клеток места» в ограде крыс менялась, причем эффект зависел от активации НМДА-рецепторов (Rizzello et al. 2022). Из этих данных следует, что в основе этого эффекта лежат пластические перестройки эффективности синаптической передачи между нейронами. С другой стороны, нейроны ограды, которые иннервируют нейроны в различных областях коры, могут напрямую модулировать их активность, предоставляя информацию о положении тела, границах и ориентирах (Jankowski, O'Mara 2015).

Взаимозависимая обработка обонятельной и пространственной информации

Обычно в формировании «полей места» ключевыми элементами являются зрительно-пространственные ассоциации. Однако и в отсутствие визуальной информации как люди, так и другие позвоночные, способны генерировать очень эффективные пространственные отображения. Воздействие запахов усиливает активность нейронов ГИПП, связанных с обработкой пространственной информации. При выполнении задания, требующего участия обонятельной рабочей памяти, в поле СА1 гиппокампа мыши активировались «клетки запаха», причем их рецептивные поля оставались стабильными в течение суток (Taxidis et al. 2020). У голубей, подвергавшихся воздействию запахов, в дорсолатеральной части ГИПП активировалось значительно больше нейронов, чем у голубей,

подвергавшихся воздействию фильтрованного воздуха без запахов (Jorge et al. 2014).

В свою очередь, информация о пространственном расположении запаха может влиять на его восприятие, поскольку она поступает не только в ГИПП, но и в переднее обонятельное ядро, которое получает иннервацию из обонятельной луковицы и передает ее в пириформную кору (ПК) (Aqrabawi, Kim 2020). Рабочую память о запахе поддерживает вентральная часть ГИПП (Kesner et al. 2011). Полагают, что за счет проекций из вентрального ГИПП в переднее обонятельное ядро опосредуется ассоциация запаха с его контекстом (Levinson et al. 2020). Не исключено, что в переднем обонятельном ядре хранятся контекстуально значимые энграммы запахов, и что эта активность необходима и достаточна для поведенческого выражения памяти о запахе (Aqrabawi, Kim 2020). Пространственная память на запах нарушалась после ингибирования топографически организованных путей из ГИПП в переднее обонятельное ядро (Aqrabawi, Kim 2018). Обратимое повреждение либо переднего обонятельного ядра, либо ГИПП после обучения ассоциации запах — зрительно-пространственный контекст нарушало выполнение задачи. При этом дискриминация запахов, не связанных с контекстом, не нарушалась (Levinson et al. 2020).

Современные данные указывают на то, что внутренняя связь между обонянием и пространственной памятью поддерживается взаимозависимым функционированием ГИПП и медиальной орбитофронтальной коры (ОфК) (Dahmani et al. 2018). У пациентов с поражением медиальной ОфК наблюдали дефицит как идентификации запахов, так и пространственной памяти (Dahmani et al. 2018).

Взаимозависимая обработка звуковой и пространственной информации

В слуховой системе пространственная информация кодируется с учетом положения источника звука относительно наблюдателя и считается эгоцентрической на протяжении всего слухового пути (Amaro et al. 2021). В активности нейронов в первичном слуховом поле А1 генерируются отображения таких свойств звукового объекта, как пространственное положение, исходная идентичность и значимость (Nelken et al. 2003). Тонически активные клетки поля А1 реагировали на положение звука изменением частоты (Sakai et al. 2009). Активность нейронов в поле А1 отображает звуки с точки зрения звуковых объектов, а не с точки зрения инвариантных акустических характеристик

(Nelken 2004). Раньше такое восприятие относили к высшим слуховым областям.

При сочетании условного звукового раздражителя и безусловного раздражителя в виде электрического тока «клетки места» в ГИПП крыс начинали отвечать на звуковой условный стимул только тогда, когда крыса находилась в пределах поля места, и не отвечали на этот стимул, если его предъявляли изолированно (Moita et al. 2003). Эти данные указывают на то, что ГИПП способствует формированию контекстно-зависимой памяти во время ассоциативного обучения с участием звука. У большинства пространственно чувствительных нейронов в слуховых областях предпочтение положения источника звука существенно изменялось в зависимости от конкретной задачи (Amaro et al. 2021). При обучении песчанок задаче поиска пищи, которая требовала локализации и идентификации источников звука во время свободной навигации, в поле A1 были выявлены отображения объектов (Aronov et al. 2017). С другой стороны, при одновременной регистрации активности нейронов в ГИПП и в ЭК крыс во время задания, в котором менялась частота звукового тона, в обеих структурах были обнаружены дискретные локусы возбуждения для определенных звуковых частот (Aronov et al. 2017).

Взаимозависимая обработка тактильной и пространственной информации

Исследование активности нейронов в дорзальной части коры мышей, бегущих по беговой дорожке в окружении тактильных стимулов, показало, что 40–80% нейронов, располагавшихся в первичных, вторичных и ассоциативных областях коры, характеризуются выраженными паттернами активности, отражающими пространственную локализацию этих стимулов (Esteves et al. 2021). Такая связанная с локализацией специфичность нарушалась после повреждения ГИПП. Из этих данных следует, что существует значительная широко распределенная по коре популяция нейронов, которые в совокупности образуют непрерывное отображение исследуемой среды, причем для поддержания точного отображения пространства в коре необходимы входы из ГИПП (Esteves et al. 2021). В первичной соматосенсорной коре крыс S1 обнаружены пространственно-избирательные паттерны возбуждения, подобные тем, которые наблюдаются в гиппокампально-энторинальной сети, в частности, «клетки места» и клетки направления головы (Long, Zhang 2021). Эти клетки формируют пространственную

карту за пределами ГИПП и подтверждают гипотезу о том, что информация о местоположении модулирует отображение тела в соматосенсорной коре.

Тактильная информация, собираемая усами, широко представлена в коре головного мозга крыс. Влияние на «клетки места» в ГИПП тактильных стимулов, обнаруженных с помощью усюв, изучали в обогащенной тактильной среде, тогда как остальные сенсорные сигналы были скрыты. Оказалось, что после поворота тактильных стимулов 90% полей места повернулись вместе с ними (Gener et al. 2013). После тактильной депривации (с помощью нанесения лидокаина на подушечку усюв) у большинства «клеток места» снижалась частота срабатывания, а их поля места расширились (Gener et al. 2013). Эти результаты свидетельствуют о том, что в тактильно-обогащенной среде, когда другие сенсорные стимулы недоступны, тактильная информация интегрируется «клетками места» ГИПП.

Участие теменной и префронтальной областей коры во взаимозависимой обработке пространственной и разномодальной сенсорной информации

У контрольных крыс большинство полей места оставались стабильными при вращении обонятельных и/или других сенсорных стимулов (Save et al. 2005). Поскольку у крыс с повреждением ассоциативной теменной коры большинство полей места сместилось обратно в исходное стандартное положение, было предположено, что в таком случае для поддержания стабильности поля места крысы полагались на неконтролируемые фоновые сигналы (Save et al. 2005). Эти данные свидетельствуют о том, что при формировании пространственной памяти ГИПП и ассоциативная теменная кора взаимодействуют. Данные, полученные при записи отдельных нейронов теменной коры, как у крыс, так и у обезьян, позволяют предположить, что система отсчета, используемая теменной корой, может быть абстрактной по своей природе. Так, показано, что активность нейронов теменной коры у грызунов в свободном поведении организована в соответствии с пространством, определяемым маршрутами, так что эта область коры вносит вклад в решение навигационных задач (Nitz 2009). Теменная кора во взаимодействии с ГИПП играет критически важную роль в выборе наиболее подходящего маршрута между двумя точками (Nitz 2009). При выполнении задачи в лабиринте Хебба — Уильямса двустороннее повреждение дорзального ГИПП

ухудшало усвоение аллоцентрической задачи, тогда как двустороннее повреждение теменной коры ухудшало усвоение эгоцентрической задачи (Rogers, Kesner 2006). Судя по результатам, полученным в указанной работе, во время сбора данных ГИПП и теменная кора обрабатывают пространственную информацию параллельно; однако когда это необходимо для поиска и/или доступа к этой информации, требуется совместное функционирование обеих структур.

Интеграция и привязка звуковых стимулов к расстояниям в процессе обучения также опосредуется нижней теменной корой и ГИПП (Chan et al. 2012). Правая часть клинообразной области коры (сипеус), возможно, образует усиленную сеть для перекрестного слухо-пространственного обучения. Эта функциональная сеть, вероятно, уникальна для людей с ранней слепотой, поскольку у людей с нормальным зрением аналогичная активность происходит только в теменной коре (Chan et al. 2012).

Показано, что в мПфК имеет место динамическое топографически организованное кодирование полей места (Sauer et al. 2022). Обратимая инактивация мПфК нарушала выполнение крысами задания, в котором требовалось ассоциировать два разных звуковых тона с входом в два разных рукава Y-образного лабиринта (Wang et al. 2015). При этом 14,5% нейронов мПфК активировалось преимущественно при формировании ассоциаций «звук — место». Судя по этим данным, для решения различных задач необходимо взаимодействие ГИПП с фронтальными областями коры. В ГИПП выявлено объектно-ориентированное отображение пространства, когда участники обнаруживали себя в среде с объектами, в то время как в мПфК это пространство отображалось при воспоминании местоположения целевого объекта. Во время воспоминаний функциональная связь между этими двумя структурами увеличивалась и зависела от характера задачи (Zhang, Naya 2020).

Функциональная организация связей между нейронами гиппокампальной формации, коры и таламуса

Связи гиппокампальной формации с различными ядрами таламуса

Схема организации взаимосвязей гиппокампальной формации с разными областями коры и таламическими ядрами представлена на рисунке 1. Естественно предположить, что таламические ядра, которые реципрокно связаны и с ГИПП, и с корой, могут участвовать в отображении пространства с учетом разномодальной

сенсорной информации. В частности, в пространственной навигации и пространственной памяти участвует таламическое ядро реуниенс, которое расположено в срединной части вентрального таламуса и реципрокно связано с ГИПП и с мПфК (рис. 1) (Griffin 2021). Повреждение ядра реуниенс изменяло поведенческую способность распознавать изменения местоположения объекта (Jung et al. 2019), нарушало выполнение задачи на тактильно-зрительную дискриминацию, зависящую от рабочей памяти (Hallock et al. 2013), и изменяло активность «клеток места» в поле CA1 при нахождении в знакомой среде (Cholvin et al. 2018). Ядро реуниенс участвует в долговременной консолидации пространственной памяти на системном уровне (Loureiro et al. 2012). Оно может являться ключевой структурой, способствующей трансформации новой пространственной памяти, зависящей от ГИПП, в удаленную, зависящую и от корковых сетей. Поскольку обогащенная окружающая среда ослабляла негативное влияние удаления ядра реуниенс на пространственную память, было предположено, что этот эффект может являться следствием усиленной активации нейронов в мПфК (Ali et al. 2017).

Один из основных информационных потоков, жизненно важный для формирования эпизодической памяти, поступает в гиппокампальную формацию из передних ядер таламуса (Tsanov, O'Mara 2015). К этой группе таламических ядер относят антеромедиальное, антеродорсальное и антеровентральное, а иногда и латеральное дорсальное. Передние ядра таламуса реципрокно связаны с субикулюмом, поясной и ретроспленциальной областями коры (Kaitz, Robertson 1981; Robertson, Kaitz 1981). Передние ядра таламуса, как и ядро реуниенс, реципрокно связаны и с ГИПП, и с мПфК. Однако разные группы нейронов в ПфК и в поясной коре проецируются в реуниенс и в передние ядра таламуса. Есть некоторые различия и среди нейронов ГИПП, проецирующихся в эти таламические ядра (Mathiasen et al. 2021). Авторы указанной работы полагают, что анатомические различия могут лежать в основе взаимодополняющих когнитивных функций этих двух групп таламических ядер. Нейроны передних ядер таламуса сильно и избирательно иннервируют маленькие пирамидные клетки в ретроспленциальной коре, тогда как активность соседних клеток ретроспленциальной коры с регулярными спайками преимущественно контролируют входы из оградаы и передней поясной коры (Brennan et al. 2021). Передние ядра таламуса являются

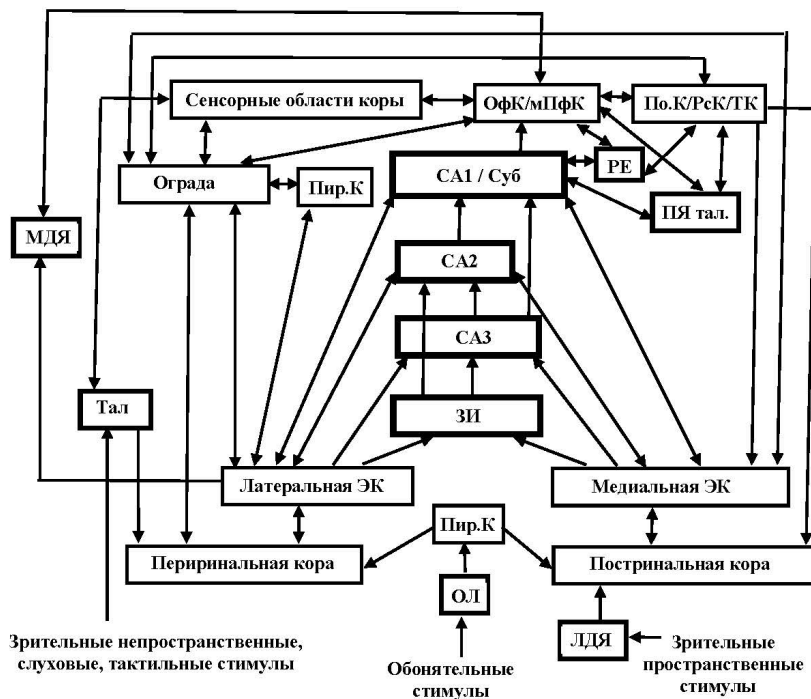


Рис. 1. Упрощенная схема организации межнейронных связей гиппокампальной формации с областями коры и ядрами таламуса. ЗИ — зубчатая извилина, CA1, CA2, CA3 — поля гиппокампа; Суб. — субикулум. Ядра таламуса: ЛДЯ, МДЯ, ПЯ, РЕ — латеродорзальное, медиодорзальное, передние, реуниенс. Тал. — ядра таламуса, связанные с сенсорными областями коры. ОЛ — обонятельная луковица. Области коры: мПфК, ОфК, Пир.К, ПоК, РсК, ТК, ЭК — медиальная префронтальная, орбитофронтальная, пириформная, поясная, ретроспленальная, теменная; энторинальная. Стрелки — возбуждающие связи, двунаправленные стрелки — реципрокные возбуждающие связи.

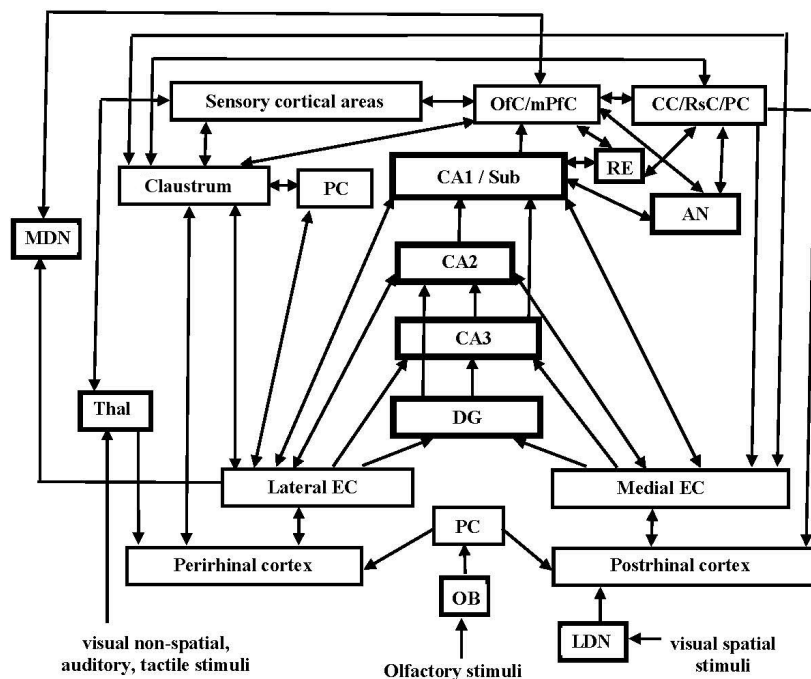


Fig. 1. A simplified scheme of the organization of interneuronal connections of the hippocampal formation with the neocortical areas and thalamic nuclei. DN — dentate nucleus; CA1, CA2, CA3 — hippocampal fields; Sub. — subiculum. Thalamic nuclei: LDN — laterodorsal; MDN — mediodorsal; AN — anterior; RE — reuniens. Thal. — thalamic nuclei connected with sensory cortical areas. OB — olfactory bulb. Cortical areas: mPFC — medial prefrontal; OfC — orbitofrontal; PC — perirhinal; CC — cingulate, RsC — retrosplenial, PC — parietal, EC — entorhinal. Arrows — excitatory connections, bidirectional arrows — reciprocal excitatory connections.

жизненно важным узлом в цепях, связывающих их и с ГИПП, и с поясной извилиной. Они не только поддерживают пространственное обучение и память, но и участвуют в обработке различной контекстуальной информации, а также в непространственном обучении (Nelson 2021). Поражения передних ядер таламуса у самцов крыс снижало пространственную память, хотя на активность «клеток места» в поле СА1 в значительной степени не влияло (Frost et al. 2021). Подобно тому, как поражения ГИПП в основном ответственны за «височную» амнезию, поражения передних ядер таламуса в основном ответственны за аналогичную потерю памяти, названной «диэнцефальной» амнезией (Frost et al. 2021). Передние ядра таламуса и ядро реуниенс содержат нейроны, реагирующие на пространственные стимулы (Mathiasen et al. 2020). Однако, поскольку ядро реуниенс больше связано с ПФК, а передние ядра таламуса — с поясной корой, ядро реуниенс вносит свой вклад в когнитивный контроль, тогда как передние ядра таламуса имеют решающее значение для многих аспектов пространственного кодирования в ГИПП (Mathiasen et al. 2020). Полагают, что нейронная сеть, связывающая ПФК, срединные ядра таламуса и поле СА1/субикулум, участвует в пространственной навигации и принятии решений (Bueno-Junior, Leite 2018).

Связи периринальной, постринальной и энторинальной областей коры

В периринальную кору проецируются ядра реуниенс, супрагеникулярное и внутреннее колеччатое тело (проекционное ядро, через которое в ЦНС поступает звуковая информация), что соответствует роли этой области коры в восприятии и обработке мультимодальной информации и формировании ассоциаций (Tomás Pereira et al. 2016) (рис. 1). В постринальную кору проецируется дорсальный таламус, особенно заднее латеральное ядро (lateral posterior nucleus), которое участвует в зрительно-пространственном внимании (Tomás Pereira et al. 2016). Периринальная кора получает самые многочисленные проекции также из ЭК, ПК, в которой обрабатывается обонятельная информация, и из островковой (инсулярной) области коры (Burwell, Amaral 1998). В постринальную кору самые многочисленные проекции поступают из зрительной ассоциативной коры и зрительно-пространственных областей, таких как задняя теменная кора (Burwell, Amaral 1998). Показано, что нейроны постринальной коры участвуют в зрительно-пространственных функциях, отслеживая изменения окружающей среды (Burwell, Hafeman 2003).

В латеральную часть энторинальной коры (ЭКл) в основном поступают сигналы из периринальной, островковой, пириформной и постринальной областей коры. В медиальную часть энторинальной коры (ЭКм) в основном поступают сигналы из ПК и постринальной коры, а также меньшее количество проекций из ретроспленальной, задней теменной и зрительной ассоциативной областей коры (Burwell, Amaral 1998). Кортиковые проекции в ЭКл более многочисленны, чем в ЭКм (Burwell, Amaral 1998). Результаты современных исследований показывают, что нейроны периринальной коры и ЭКл нельзя рассматривать только как детекторы свойств объектов, а нейроны ЭКм — только как детекторы положения объекта. Эти результаты указывают на более сложную организацию отображений контекста в указанных структурах. Так, в активности нейронов периринальной коры и ЭКл отображаются и объекты, и места, где они расположены, а в активности нейронов ЭКм отображаются местоположение и находящиеся в нем объекты (Keene et al. 2016). Показано, что в ЭКл комбинируются отображения непространственной и пространственной информации (Deshmukh et al. 2012). С точки зрения предложенного нами механизма формирования ассоциаций (Силькис 2021с), указанные эффекты могут быть связаны, в частности, с тем, что и в ЭКл, и в ЭКм возвращаются сигналы из поля СА1, в котором уже сформированы отображения «запах-объект-место». Современные исследования подчеркивают важность взаимодействия ЭК и ГИПП для формирования отображения пространства «клетками места» в поле СА1. При повреждении ЭК заметно уменьшались частота разрядов этих клеток и размер отображаемого ими поля места. Кроме того, уменьшалась стабильность отображения этого поля, как в постоянных условиях, так и после вращения или удаления объекта (Van Cauter et al. 2008). Поскольку поражения ЭКм влияли на стабильность поля места и ряд свойств «клеток места» в поле СА1, полагают, что пространственная информация передается из ЭКм в ГИПП, чтобы способствовать закреплению и поддержанию стабильного пространственного отображения (Jacob et al. 2020).

Связи гиппокампальной формации с оградой, поясной, орбитофронтальной, теменной, островковой, ретроспленальной и сенсорными областями коры

В ЦНС всех млекопитающих имеется структура — ограда, которая расположена между островковой областью коры и стриатумом

(Kim et al. 2016). Нейроны ограда образуют многочисленные реципрокные связи с корковыми и подкорковыми областями мозга (Kitanishi, Matsuo 2017; Terem et al. 2020) (рис. 1). В частности, ограда связана с разными частями коры больших полушарий, ГИПП и хвостатым ядром стриатума (Smith, Alloway 2010). Самая дорсальная часть ограда более тесно связана с сенсорными областями коры (Witter et al. 1988). Вентральная часть ограда реципрокно связана преимущественно с ЭК, передним обонятельным ядром и ПК, т. е. структурами, в которых обрабатывается обонятельная информация (Witter et al. 1988). Более дорсально расположенная часть ограда преимущественно связана с ОфК, островковой, передней лимбической и поясной областями коры, а также с периринальной корой и субкулюмом. Также она связана с ЭКл (Wang et al. 2017) и с ПфК (Tanné-Gariépy et al. 2002). Одной из основных мишеней передней части ограда является ЭКм, причем нейроны, проецирующиеся в ЭКм, в значительной степени отделены от нейронов, проецирующихся в первичные области коры M1, S1 или V1 (Kitanishi, Matsuo 2017). Полагают, что путь из ограда в ЭКм активируется новым контекстом и влияет на участие ЭКм в контекстуальной памяти (Kitanishi, Matsuo 2017).

Нейроны ограда, проецирующиеся в переднюю поясную кору и в другие лобные области, получают моносинаптические входы от островковой коры. Сенсомоторные области коры преимущественно иннервируют те нейроны ограда, которые не проецируются в переднюю поясную кору. В свою очередь, нейроны ограда, проецирующиеся в первичную сенсомоторную кору, избирательно иннервируют и другие сенсомоторные области (Chia et al. 2020). Эти данные свидетельствуют о том, что связи между оградой и новой корой образуют функциональные модули, которые могут специализироваться для обработки различных типов информации. Следует отметить, что связи между нейронами ограда, проецирующимися в кору, довольно редки, тогда как моносинаптические входы из коры в ограду многочисленны (Kim et al. 2016). Судя по этим данным, рекуррентные возбуждающие цепи только в оградой вряд ли способствуют интеграции разных сенсорных модальностей, но они поддерживают модульный характер обработки. Даже реципрокные связи с оградой всех семи слуховых областей коры, включая первичную область A1, различаются по силе и/или топографии (Beneyto, Prieto 2001). При этом кортикальные проекции в ограду покрывают площади, в значительной степени

перекрывающиеся с теми, которые занимают нейроны ограда, проецирующиеся обратно в ту же область коры (Beneyto, Prieto 2001). Хотя в оградой имеются области, обрабатывающие информацию какой-либо одной определенной сенсорной модальности, она имеет единообразное строение и состоит из одинаковых типов клеток, что указывает на сходство обработки разномодальной информации в этой структуре (Smith, Alloway 2010). Поскольку ограда имеет сильные реципрокные связи с префронтальной и поясной областями коры, а также сильные реципрокные связи с височными и ретрогиппокампальными областями, она может играть решающую роль в различных когнитивных процессах (Wang et al. 2017).

Ретроспленальная кора, которая реципрокно связана с сенсорными областями коры, с передними ядрами таламуса и парагиппокампальной областью (гомолог постринальной коры) (рис. 1), играет важную роль в обработке пространственной информации, участвуя как в навигации, так и в памяти (Czajkowski et al. 2014). Существенный вклад в эти процессы вносит связь ретроспленальной коры с постринальной (парагиппокампальной) областью коры (Bucci, Robinson 2014). Примечательно, что у нейронов ретроспленальной коры наблюдали настройку положения и ориентации стимула, а также ретинопическую организацию, удивительно сходную с нейронами первичной зрительной коры V1, чьи аксоны, проецируются в ретроспленальную кору (Powell et al. 2020). Эти данные свидетельствуют о стабильных пространственно избирательных отображениях зрительных сигналов в ретроспленальной коре. Инактивация ретроспленальной коры изменяла нормальное расположение полей места в ГИПП, хотя другие электрофизиологические свойства «клеток места» не менялись (Cooper, Mizumori 2001). По мнению авторов указанной работы, ретроспленальная кора и ГИПП являются частями интерактивной нейронной сети, обеспечивающей навигацию.

Ранее полагали, что гиппокампальная формация имеет решающее значение для кодирования информации о координатах, тогда как теменная кора важна для кодирования категорий пространственной информации (Baumann, Mattingley 2014). Однако современные данные указывают на взаимодействие этих структур. Теменная кора участвует в пространственной памяти и навигации, поскольку связана с поясной извилиной, ретроспленальной корой и ГИПП (Rolls et al. 2022b). С теменной корой и ГИПП связаны также вентромедиальная ПфК

и задне-вентральные части поясной извилины, которые эффективно взаимодействуют со зрительными и слуховыми областями коры и обеспечивают обработку и поступление в ГИПП информации «что» (Rolls et al. 2022b). Переднедорзальные отделы поясной извилины, а также ретроспленальная кора связаны со зрительными областями коры, верхней теменной корой и ГИПП. Эти связи обеспечивают обработку информации «где» для формирования эпизодической памяти в ГИПП и пространственной навигации (Rolls et al. 2022b).

Орбитофронтальная кора, которая взаимодействует с обонятельными, височными зрительными и слуховыми областями коры, связана с передней и задней областями поясной коры и гиппокампальной формацией, что позволяет ей участвовать в пространственной памяти и навигации (Rolls et al. 2022a). Примечательно, что в ОфК, как и в вентро-медиальной ПфК и ЭКм, обнаружены «нейроны решетки» (Raithel, Gottfried 2021). Судя по экспериментальным данным, в активности нейронов ОфК формируются пространственные отображения, указывающие на последующую цель движения на протяжении всей пространственной навигации (Basu et al. 2021).

Возможные механизмы взаимозависимого функционирования гиппокампальной формации и сенсорных систем

Возможные механизмы формирования отображений ассоциаций «запах-объект-место» на нейронах гиппокампа

Возможные механизмы формирования отображений ассоциаций «объект-место» и «запах-объект-место» на нейронах разных частей ГИПП были предложены нами ранее (Силькис 2009; 2021с). Мы полагаем, что нейронные паттерны, отображающие такие ассоциации, вначале формируются в зубчатой извилине (ЗИ), где конвергируют поступающие в ГИПП потоки информации о свойствах объекта из ЭКл и о месте его расположения из ЭКм (рис. 1). Следует отметить, что оба этих потока поступают и в другие поля ГИПП, т. е. в СА3, СА2 и СА1 (Naber et al. 2001). Поэтому, при переносе сигналов от нейронного паттерна, сформированного в ЗИ, к нейронам поля СА3 после суммации с сигналами из ЭКл и ЭКм в активности нейронов поля СА3 формируется более сложный нейронный паттерн, отображающий ассоциацию «запах-объект-место» (Силькис 2021с). Аналогичные процессы последовательно происходят в полях СА2 и СА1. Нами также отмечены

преимущества такого иерархического обобщения и хранения отображений ассоциаций в активности нейронов из разных полей ГИПП (Силькис 2011).

Значительный вклад в формирование ассоциаций «запах-объект-место» вносит поле СА2, расположенное между полями СА3 и СА1. Пирамидные нейроны поля СА2 в дополнение к прямому входу от нейронов слоя II ЭКл получают возбуждение из поля СА3 и из ЗИ (Kohara et al. 2014) (рис. 1). На пирамидных нейронах поля СА2 в три раза больше входов из ЭКл, чем на нейронах поля СА1, а ВПСП в 5–6 раз больше, чем в поле СА1. Такого возбуждения из ЭКл достаточно для генерации спайков нейронами поля СА2, но не поля СА1 (Srinivas et al. 2017). Возбуждение, поступающее на проксимальные дендриты нейронов поля СА2 из поля СА3, является слабым (Chevalyere, Siegelbaum 2010). Поскольку возбуждение из ЭКл, поступающее на дистальные дендриты нейронов поля СА2, затем преобразуется в сильное возбуждение этих нейронов, поле СА2 способствует продвижению сигналов из ЗИ в поле СА1 (Chevalyere, Siegelbaum 2010). На функционирование нейронов в поле СА2 существенное влияние оказывают нейроны различных ядер гипоталамуса, непосредственно иннервирующие нейроны этого поля и активирующие расположенные на них рецепторы, чувствительные к поступающим из гипоталамуса нейромодуляторам (Benou et al. 2018). С учетом данных о том, что информация о запахе поступает из ЭКл в разные поля ГИПП, а также о том, что нейромодуляторы, поступающие в поле СА2 из гипоталамуса, способствуют индукции длительной потенциации эффективности синаптической передачи в пути СА2-СА1 и суммации возбуждения, поступающего из полей СА3 и СА2 в поле СА1, поле СА2 должно играть существенную роль в формировании ассоциаций «запах-объект-место» на нейронах ГИПП (Силькис 2021с). На то, что благодаря уникальности связей, отличающих поле СА2 от полей СА1 и СА3, а также от ЗИ, это поле может вносить важный вклад в кодирование и запоминание информации о контексте, было указано и ранее (Benou et al. 2018; Hitti, Siegelbaum 2014). Имеются различные свидетельства того, что нейроны поля СА2 участвуют в обработке различных видов информации и в формировании гиппокамп-зависимой памяти (Lehr et al. 2021). В частности, поле СА2 играет важную роль в запоминании и извлечении из памяти информации, связанной

с обонянием (Middleton, McHugh 2020; Stevenson, Caldwell 2014).

Так как информация об отображениях ассоциаций «запах-объект-место», сформированных на нейронах поля СА1, передается от них обратно в ЭК, а также в таламические ядра и через них в кору, то на активность клеток-мишеней ГИПП должна накладываться информация о результатах совместной обработки разномодальной сенсорной информации и пространственном расположении сенсорных стимулов. Следует отметить, что не только поле СА1, но и поле СА2 посылает обратные проекции в ЭК, причем большинство прямых входов из гиппокампа в ЭК начинается не в поле СА1, а в поле СА2 (Rowland et al. 2013). Существенную роль в указанных процессах кроме ЭК должны играть таламические ядра.

Взаимозависимое функционирование сенсорных систем и гиппокампальной формации в коннектоме

Возможный механизм функционирования нейронной сети, включающей топографически связанные области неокортекса, гиппокампальной формации, базальных ганглиев, мозжечка, таламуса и связанных с ними подкорковых ядер,

названной коннектомом, был предложен в нашей предшествующей работе (Силькис 2022). С учетом известных результатов морфологических и электрофизиологических исследований было указано на то, что мозжечок может влиять на функционирование ГИПП через таламическое ядро реуниенс, ретроспленальную и префронтальную области коры, а также через медиальную перегородку и супрамамиллярное ядро гипоталамуса, которые иннервируют разные части ГИПП (рис. 2). В свою очередь, ГИПП может влиять на функционирование мозжечка через неокортекс и ядра моста, а также через базальные ганглии, мишенями выходных ядер которых являются субталамическое и педункулопонтинное ядра (Силькис 2022).

В основе функционирования каждого из топографически организованных коннектов лежат дофамин-зависимые перестройки эффективности синаптической передачи и активности нейронов в цепях кора-базальные ганглии-таламус-кора, а также связанных с ними структурах (Силькис 2014; 2021а; 2021b; 2022). В каждом из таких коннектов происходит обработка свойств сенсорных стимулов разных модальностей. Дофамин также влияет на функционирование

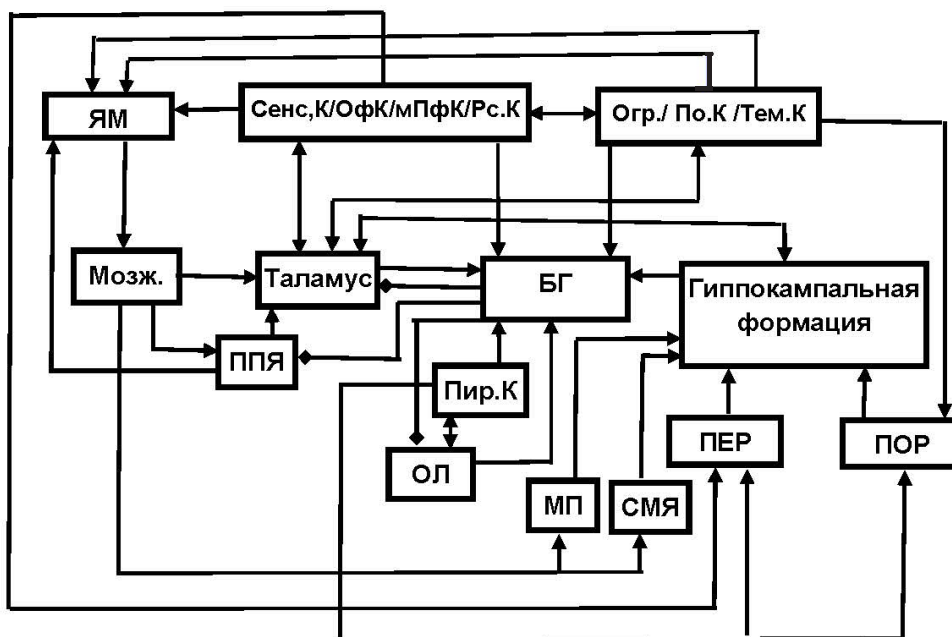


Рис. 2. Упрощенная схема коннектома, связывающего гиппокампальную формацию с корой, таламусом, базальными ганглиями, мозжечком и другими подкорковыми структурами. Области коры: Сенс. К, Огр., Тем. К, ПЕР, ПОР — сенсорные, ограда, теменная, периринальная, постринальная. БГ — базальные ганглии; Мозж. — мозжечок; ППЯ — педункулопонтинное ядро; СМЯ — супрамамиллярное ядро; МП — медиальная перегородка; ЯМ — ядра моста. Линии с ромбами — тормозные входы. Остальные обозначения как на рис. 1

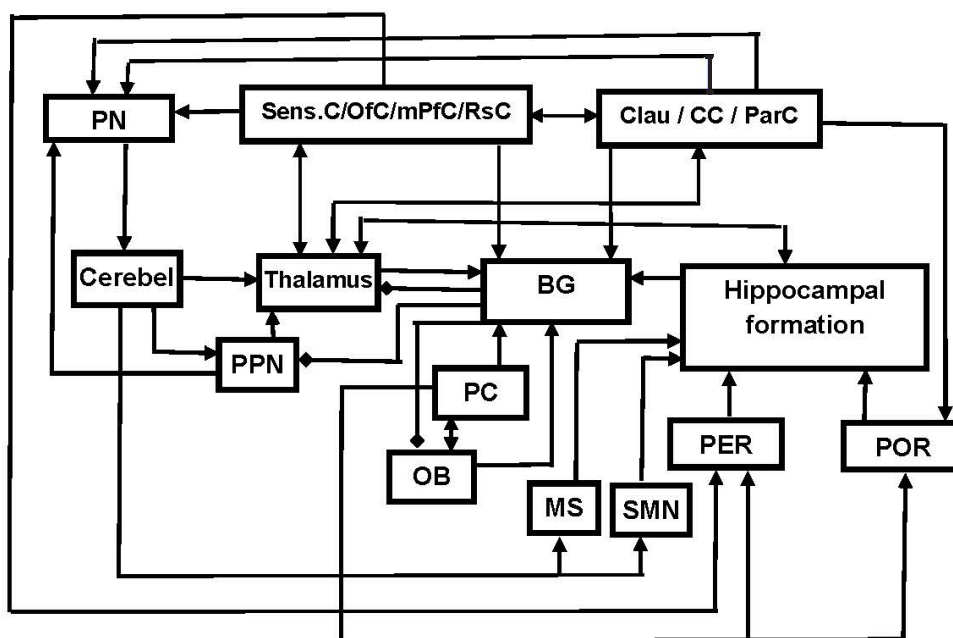


Fig. 2. A simplified scheme of the connectome connecting the hippocampal formation with the cortex, thalamus, basal ganglia, cerebellum and other subcortical structures. Cortical areas: Sens. C—sensory; Clau.—claustrum; Par.C—parietal; PER—perirhinal; POR—postrhinal. BG—basal ganglia. Crb.—cerebellum. PPN—pedunculopontine nucleus. SMN—supramammillary nucleus. MS—medial septum. PN—pontine nuclei. Lines with rhombs—inhibitory inputs. For the other abbreviations see Fig. 1

ГИПП и связанное с ним пространственное обучение (Силькис 2016). В частности, дофамин улучшает условия формирования отображений ассоциаций «объект-место» на пирамидных клетках поля CA1, и эти отображения меньше искажаются не относящейся к ним информацией, поступающей из ЭК и таламуса (Силькис 2016). Также дофамин влияет на функционирование таламуса и мозжечка (Силькис 2021a; 2021b; 2022). Пластические перестройки выявлены и в цепи, связывающей поле CA1 с мПФК и медиодорзальным ядром таламуса (Vueno-Junior et al. 2018). Дисфункции в этих взаимодействиях приводят к когнитивному дефициту.

В современной литературе также обсуждают данные, посвященные функциональным и анатомическим многоуровневым взаимодействиям мозжечка и ГИПП, а также роли этих взаимодействий в целенаправленной навигации (Rondi-Reig et al. 2022). Например, подчеркивается, что связи мозжечка позволяют ему комбинировать разнообразные сенсорные сигналы и влиять на пространственную карту в ГИПП (Rondi-Reig et al. 2014). При этом важную роль играют связи с теменной корой. В нее топографически организованным образом через таламус проецируются нейроны глубоких ядер мозжечка (Giannetti, Molinari 2002). Выявлено участие

в пространственной навигации топографически организованного динамического взаимодействия дорсального ГИПП с ограниченными участками областей мозжечка (Watson et al. 2019).

Нами учтено то обстоятельство, что для взаимодействия базальных ганглиев с дофаминергическими структурами характерна спиральная организация. Поэтому изменения активности в лимбических цепях кора-базальные ганглии-таламус-кора (они включают и гиппокампальную формацию) влияют на процессы в сенсорных цепях, а последние влияют на процессы в моторной цепи (Joel, Weiner 2000). Исследования показали, что при выполнении поведенческих задач в активность последовательно вовлекаются разные части всеобъемлющего коннектома (Fermin et al. 2016). Вначале активируется цепь, включающая вентромедиальную ПФК, вентральный стриатум и заднюю часть мозжечка. По мере прогресса обучения активируется ассоциативная когнитивная цепь, включающая дорзолатеральную ПФК, дорзомедиальный стриатум и латеральную заднюю часть мозжечка. Затем активность смещается в моторную цепь, которая включает дополнительную моторную область коры, скорлупу стриатума и переднюю часть мозжечка (Bostan, Strick 2018). Таким образом, обработка поступающей

информации, выбор команды для целенаправленного поведения и его осуществление являются результатом функционирования всех частей коннектома.

С учетом топографической организации связей между структурами выдвинуто предположение, что мозг можно рассматривать как всеобъемлющий коннектом, состоящий из отдельных, сходным образом функционирующих коннектомов, каждый из которых участвует в обработке определенного вида информации (Силькис 2022). С учетом механизма, предлагаемого в настоящей работе, в каждом из коннектомов одновременно обрабатываются сенсорная и пространственная информация, а в основе динамических перестроек активности «клеток места» в разных структурах лежат длительные пластические перестройки эффективности синаптической передачи между всеми нейронами в коннектоме.

Полагают, что пространственная навигация по своей сути является динамичным и мультимодальным процессом, который может служить модельной системой в когнитивной нейробиологии (Chersi, Burgess 2015; Ekstrom et al. 2017). В работе (Chersi, Burgess 2015) проведен анализ особенностей обучения с подкреплением и воздействием на стриатум (входную структуру базальных ганглиев), основанного на эгоцентрических отображениях сенсорных состояний и Хеббовской ассоциации сенсорной информации с аллоцентрическими отображениями состояний в ГИПП, а также оценку выходных данных обеих систем в мПФК. Авторы работы (Ekstrom et al. 2017) полагают, что пространственные отображения включают континуум сетевых взаимодействий, сосредоточенных в ретроспленальной и задней теменной коре. В предлагаемом нами механизме в пространственной навигации участвуют различные области коры, включая первичные сенсорные, ассоциативные и высшие, которые связаны друг с другом, таламусом, ГИПП и базальными ганглиями.

Следствия предлагаемого механизма и их сопоставление с известными экспериментальными данными

Из предлагаемого механизма формирования ассоциаций «запах-объект-место» следует, что наличие запаха может усилить активность «клеток места» в поле CA1 за счет дополнительной активации нейронов в этом поле со стороны «клеток места» в поле CA2. Действительно показано, что во время обучения задаче, в которой ориентирами являлись запахи, они улучшали

отображение пространства «клетками места» в поле CA1 и значительно облегчали навигацию (Fischler-Ruiz et al. 2021). Предъявление одного и того же запаха в разных локусах порождало разные отображения этих локусов «клетками места». Сигнальный запах увеличивал плотность «клеток места», а также приводил к образованию «клеток места» за пределами локализации сигнала (Fischler-Ruiz et al. 2021). Это способствовало распознаванию второго, более отдаленного сигнального запаха в качестве отдельного ориентира (Fischler-Ruiz et al. 2021). У «клеток места» поля CA1, вовлеченных в управляемую запахом устойчивую виртуальную навигацию, проявлялись свойства, аналогичные тем, которые характерны для навигации в условиях визуального наблюдения за средой (Radvansky, Dombeck 2018). Из этого следует, что при навигации, основанной на сигналах различных сенсорных модальностей, используются сходные когнитивные карты. Хотя «поля места» следуют за вращением только зрительных сигналов, обонятельные сигналы все же влияют на отображение пространства в ГИПП. Так, удаление знакомых запахов серьезно нарушало как долговременную стабильность, так и поворот к зрительным стимулам в новой среде (Aikath et al. 2014). По мнению авторов указанной работы, запахи со временем становятся неотъемлемой частью контекста и оказывают сильное влияние на его стабильность. Современный анализ показал, что ЭКл, которая является центром интеграции мультисенсорной информации, играет важную роль в формировании эпизодической памяти до ГИПП и в долговременной ассоциативной памяти «запах-контекст» (Persson et al. 2022). Крысы с поражением ЭКл нормально распознавали объекты и места их расположения, но независимо друг от друга (Wilson et al. 2013).

Из предлагаемого механизма следует, что и другие сенсорные стимулы, такие как звуковые или тактильные, также участвуют в пространственном картировании, поскольку информация о них, как и о запахах, поступает во все поля ГИПП через ЭКл. Показано, что слепые люди могут демонстрировать исключительные способности к слуховой пространственной обработке, и что такие улучшенные характеристики могут быть неразрывно связаны с вовлечением затылочных областей, лишенных своих нормальных зрительных входов (Collignon et al. 2009). Такие данные подчеркивают способность мозга перепрограммировать свои структуры, чтобы компенсировать нарушение зрения. Вовлечение затылочных зрительных областей в обработку информации другой модальности

характерно не только для лиц, потерявших зрение в раннем младенчестве, но и при потере зрения в более позднем возрасте. Судя по этим данным, даже у зрячих людей затылочные области играют более важную роль в пространственной обработке звуков, чем предполагалось ранее. Имеются данные о том, что у мышей имеются модально-инвариантные нейроны, отображающие абстрактную поведенчески релевантную координату независимо от ее физической модальности (Radvansky et al. 2021). По-видимому, ГИПП отображает пространство не как одну физическую переменную, а как комбинацию сенсорных и абстрактных систем отсчета, определяемых поведенческой целью (Radvansky et al. 2021).

Существует мнение, что ГИПП и хвостатое ядро стриатума (входная структура базальных ганглиев) имеют решающее значение для навигации, основанной на пространственной реакции и реакции на сенсорный стимул соответственно (Dahmani, Bohbot 2015). Авторы указанной работы, базируясь на полученных ими экспериментальных данных, предположили, что вентромедиальная ПФК, включая ОфК, поддерживает пространственное обучение, кодируя ассоциации стимул-вознаграждение, в то время как дорсомедиальная ПФК поддерживает обучение, кодируя ассоциацию действие-вознаграждение. С точки зрения механизма, предлагаемого в настоящей работе, при решении многообразных задач ГИПП и базальные ганглии в целом, включая не только хвостатое ядро стриатума, но и вентральную часть стриатума, в которую проецируются ГИПП и ПФК, а также выходные ядра базальных ганглиев (проецирующиеся в таламические ядра), функционируют взаимозависимо.

Заключение

В обзоре (Chao et al. 2022) на основе анализа современных экспериментальных данных отмечено, что память распознавания объектов и места их расположения базируется на процессах в нейронных цепях, связанных с мПФК и ГИПП. При определенных условиях в процессы памяти вовлекаются периринальная, энторинальная и ретроспленальная области коры таламические ядра реуниенс, медиодорзальное и передние, а также стриатум, мозжечок и нейромодуляторные структуры, включая медиальную перегородку. У человека, кроме поступающих в ГИПП через ЭКл и ЭКм потоков информации, имеются обширные корковые

входы, которые в обход ЭК соединяют ГИПП с периринальной и парагиппокампальной областями коры, с ретроспленальной корой и даже с ранними сенсорными областями коры (Huang et al. 2021; Ma et al. 2022). Поскольку корковые связи менее иерархичны и разделены, чем это принято в схеме для двух потоков через ЭКл и ЭКм, одним из следствий такой организации связей является то, что парагиппокампальная и периринальная области коры могут выполнять специализированную обработку информации, используя данные от потоков «что» и «где» (Huang et al. 2021).

С учетом проведенного анализа функциональных взаимодействий разных областей коры, гиппокампальной формации, связанных с ними таламических ядер и мозжечка, нами внесены дополнения в предложенный ранее возможный механизм формирования отображений ассоциаций «запах-объект-место» на нейронах ГИПП (Силькис 2021с). Предлагаемый механизм взаимозависимой обработки информации в коннектоме может лежать в основе экспериментально наблюдавшихся «клеток места» в разных областях коры и влияния разномодальной сенсорной информации на функционирование «клеток места» в ГИПП и на пространственную навигацию.

Список сокращений

ГИПП — гиппокамп; ЗИ — зубчатая извилина; мПФК — медиальная префронтальная кора; ОфК — орбитофронтальная кора; ПК — пириформная кора; ПФК — префронтальная кора; ЭК — энторинальная кора; ЭКл и ЭКм — латеральная и медиальная части энторинальной коры, соответственно.

Abbreviations

HIPP—hippocampus; DG—dentate gyrus; mPFC—medial prefrontal cortex; OfC—orbitofrontal cortex; PC—piriform cortex; PfC—prefrontal cortex; EC—entorhinal cortex; ECl and ECm—lateral and medial parts of the entorhinal cortex, respectively.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The author declares that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Литература

- Силькис, И. Г. (2009) Участие трисинаптического гиппокампального пути в формировании нейронных отображений ассоциаций «объект–место» (аналитический обзор). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 59, № 6, с. 643–659.
- Силькис, И. Г. (2011) Преимущества иерархического обобщения и хранения отображений ассоциаций «объект–место» в полях гиппокампа (Гипотеза). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 61, № 1, с. 5–23.
- Силькис, И. Г. (2014) Механизмы взаимозависимого влияния префронтальной коры, гиппокампа и миндалина на функционирование базальных ганглиев и выбор поведения. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 64, № 1, с. 82–100. <https://doi.org/10.7868/S0044467714010110>
- Силькис, И. Г. (2016) Вклад дофамина в функционирование гиппокампа при пространственном обучении (гипотетический механизм). *Нейрохимия*, т. 33, № 1, с. 42–55. <https://doi.org/10.7868/S1027813316010131>
- Силькис, И. Г. (2021a) Влияние дофамина на взаимозависимое функционирование мозжечка, базальных ганглиев и новой коры (гипотетический механизм). *Успехи физиологических наук*, т. 52, № 1, с. 49–63. <https://doi.org/10.31857/S0301179821010094>
- Силькис, И. Г. (2021b) Возможные механизмы взаимозависимого участия базальных ганглиев и мозжечка в функционировании двигательных и сенсорных систем. *Интегративная физиология*, т. 2, № 2, с. 135–146. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-135-146>
- Силькис, И. Г. (2021c) Участие ядер гипоталамуса в формировании ассоциаций «объект–место» на нейронах поля СА2 гиппокампа (гипотетический механизм). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, т. 71, № 2, с. 147–163. <https://doi.org/10.31857/S0044467721020106>
- Силькис, И. Г. (2022) Механизмы функционирования коннектома, включающего неокортекс, гиппокамп, базальные ганглии, мозжечок и таламус. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*. т. 72, № 1, с. 36–54. <https://doi.org/10.31857/S0044467722010105>
- Aikath, D., Weible, A. P., Rowland, D. C., Kentros, C. G. (2014) Role of self-generated odor cues in contextual representation. *Hippocampus*, vol. 24, no. 8, pp. 1039–1051. <https://doi.org/10.1002/hipo.22289>
- Alexander, G. M., Farris, S., Pirone, J. R. et al. (2016) Social and novel contexts modify hippocampal CA2 representations of space. *Nature Communications*, vol. 7, article 10300. <https://doi.org/10.1038/ncomms10300>
- Ali, M., Cholvin, T., Muller, M. A. et al. (2017) Environmental enrichment enhances systems-level consolidation of a spatial memory after lesions of the ventral midline thalamus. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 141, pp. 108–123. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2017.03.021>
- Amaro, D., Ferreira, D. N., Grothe, B., Pecka, M. (2021) Source identity shapes spatial preference in primary auditory cortex during active navigation. *Current Biology*, vol. 31, no. 17, pp. 3875–3883.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.025>
- Aronov, D., Nevers, R., Tank, D. W. (2017) Mapping of a non-spatial dimension by the hippocampal-entorhinal circuit. *Nature*, vol. 543, no. 7647, pp. 719–722. <https://doi.org/10.1038/nature21692>
- Aqrabawi, A. J., Kim, J. C. (2018) Hippocampal projections to the anterior olfactory nucleus differentially convey spatiotemporal information during episodic odour memory. *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, article 2735. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05131-6>
- Aqrabawi, A. J., Kim, J. C. (2020) Olfactory memory representations are stored in the anterior olfactory nucleus. *Nature Communications*, vol. 11, no. 1, article 1246. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15032-2>
- Basu, R., Gebauer, R., Herfurth, T. et al. (2021) The orbitofrontal cortex maps future navigational goals. *Nature*, vol. 599, no. 7885, pp. 449–452. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04042-9>
- Baumann, O., Mattingley, J. B. (2014) Dissociable roles of the hippocampus and parietal cortex in processing of coordinate and categorical spatial information. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 8, article 73. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00073>
- Beneyto, M., Prieto, J. J. (2001) Connections of the auditory cortex with the claustrum and the endopiriform nucleus in the cat. *Brain Research Bulletin*, vol. 54, no. 5, pp. 485–498. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(00\)00454-8](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(00)00454-8)
- Benoy, A., Dasgupta, A., Sajikumar, S. (2018) Hippocampal area CA2: An emerging modulatory gateway in the hippocampal circuit. *Experimental Brain Research*, vol. 236, no. 4, pp. 919–931. <https://doi.org/10.1007/s00221-018-5187-5>
- Bhasin, G., Nair, I. R. (2022) Dynamic hippocampal CA2 responses to contextual spatial novelty. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 16. article 923911. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2022.923911>
- Bostan, A. C., Strick, P. L. (2018) The basal ganglia and the cerebellum: Nodes in an integrated network. *Nature Review Neuroscience*, vol. 19, no. 7, pp. 338–350. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0002-7>
- Brennan, E. K., Jedrasiak-Cape, I., Kailasa, S. K. et al. (2021) Thalamus and claustrum control parallel layer 1 circuits in retrosplenial cortex. *eLife*, vol. 10, article e62207. <https://doi.org/10.7554/eLife.62207>
- Bucci, D. J., Robinson, S. (2014) Toward a conceptualization of retrohippocampal contributions to learning and memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 116, pp. 197–207. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.05.007>

- Bueno-Junior, L. S., Leite, J. P. (2018) Input convergence, synaptic plasticity and functional coupling across hippocampal-prefrontal-thalamic circuits. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 12, article 40. <https://doi.org/10.3389/fncir.2018.00040>
- Bueno-Junior, L. S., Peixoto-Santos, J. E., Ruggiero, R. N. et al. (2018) Interaction between hippocampal-prefrontal plasticity and thalamic-prefrontal activity. *Scientific Reports*, vol. 8, no. 1, article 1382. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19540-6>
- Burwell, R. D., Amaral, D. G. (1998) Cortical afferents of the perirhinal, postrhinal, and entorhinal cortices of the rat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 398, no. 2, pp. 179–205. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19980824\)398:2<179::aid-cne3>3.0.co;2-y](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19980824)398:2<179::aid-cne3>3.0.co;2-y)
- Burwell, R. D., Hafeman, D. M. (2003) Positional firing properties of postrhinal cortex neurons. *Neuroscience*, vol. 119, no. 2, pp. 577–588. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(03\)00160-x](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(03)00160-x)
- Chan, C. C. H., Wong, A. W. K., Ting, K.-H. et al. (2012) Cross auditory-spatial learning in early-blind individuals. *Human Brain Mapping*, vol. 33, no. 11, pp. 2714–2727. <https://doi.org/10.1002/hbm.21395>
- Chao, O. Y., Nikolaus, S., Yang, Y.-M., Huston, J. P. (2022) Neuronal circuitry for recognition memory of object and place in rodent models. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 141, article 104855. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104855>
- Chersi, F., Burgess, N. (2015) The cognitive architecture of spatial navigation: Hippocampal and striatal contributions. *Neuron*, vol. 88, no. 1, pp. 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.021>
- Chevalyere, V., Siegelbaum, S. A. (2010) Strong CA2 pyramidal neuron synapses define a powerful disinaptic cortico-hippocampal loop. *Neuron*, vol. 66, no. 4, pp. 560–572. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.04.013>
- Chia, Z., Augustine, G. J., Silberberg, G. (2020) Synaptic connectivity between the cortex and claustrum is organized into functional modules. *Current Biology*, vol. 30, no. 14, pp. 2777–2790.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.05.031>
- Cholvin, T., Hok, V., Giorgi, L. et al. (2018) Ventral midline thalamus is necessary for hippocampal place field stability and cell firing modulation. *Journal of Neuroscience*, vol. 38, no. 1, pp. 158–172. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2039-17.2017>
- Collignon, O., Voss, P., Lassonde, M., Lepore, F. (2009) Cross-modal plasticity for the spatial processing of sounds in visually deprived subjects. *Experimental Brain Research*, vol. 192, no. 3, pp. 343–358. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1553-z>
- Cooper, B. G., Mizumori, S. J. (2001) Temporary inactivation of the retrosplenial cortex causes a transient reorganization of spatial coding in the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, vol. 21, no. 11, pp. 3986–4001. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.21-11-03986.2001>
- Czajkowski, R., Jayaprakash, B., Wiltgen, B. et al. (2014) Encoding and storage of spatial information in the retrosplenial cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 111, no. 23, pp. 8661–8666. <https://doi.org/10.1073/pnas.1313222111>
- Dahmani, L., Bohbot, V. D. (2015) Dissociable contributions of the prefrontal cortex to hippocampus- and caudate nucleus-dependent virtual navigation strategies. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 117, pp. 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.07.002>
- Dahmani, L., Patel, R. M., Yang, Y. et al. (2018) An intrinsic association between olfactory identification and spatial memory in humans. *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, article 4162. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06569-4>
- Deshmukh, S. S., Johnson, J. L., Knierim, J. J. (2012) Perirhinal cortex represents nonspatial, but not spatial, information in rats foraging in the presence of objects: Comparison with lateral entorhinal cortex. *Hippocampus*, vol. 22, no. 10, pp. 2045–2058. <https://doi.org/10.1002/hipo.22046>
- Ekstrom, A. D., Huffman, D. J., Starrett, M. (2017) Interacting networks of brain regions underlie human spatial navigation: A review and novel synthesis of the literature. *Journal of Neurophysiology*, vol. 118, no. 6, pp. 3328–3344. <https://doi.org/10.1152/jn.00531.2017>
- Esteves, I. M., Chang, H., Neumann, A. R. et al. (2021) Spatial information encoding across multiple neocortical regions depends on an intact hippocampus. *Journal of Neuroscience*, vol. 41, no. 2, pp. 307–319. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1788-20.2020>
- Fermin, A. S., Yoshida, T., Yoshimoto, J. et al. (2016) Model-based action planning involves cortico-cerebellar and basal ganglia networks. *Scientific Reports*, vol. 6, article 31378. <https://doi.org/10.1038/srep31378>
- Fischer, L. F., Soto-Albors, R. M., Buck, F., Harnett, M. T. (2020) Representation of visual landmarks in retrosplenial cortex. *eLife*, vol. 9, article e51458. <https://doi.org/10.7554/eLife.51458>
- Fischler-Ruiz, W., Clark, D. G., Joshi, N. R. et al. (2021) Olfactory landmarks and path integration converge to form a cognitive spatial map. *Neuron*, vol. 109, no. 24, pp. 4036–4049.e5. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2021.09.055>
- Fournier, J., Saleem, A. B., Diamanti, E. M. et al. (2020) Mouse visual cortex is modulated by distance traveled and by theta oscillations. *Current Biology*, vol. 30, no. 19, pp. 3811–3817.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.006>
- Frost, B. E., Martin, S. K., Cafalchio, M. et al. (2021) Anterior thalamic inputs are required for subiculum spatial coding, with associated consequences for hippocampal spatial memory. *Journal of Neuroscience*, vol. 41, no. 30, pp. 6511–6525. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2868-20.2021>

- Gener, T., Perez-Mendez, L., Sanchez-Vives, M. V. (2013) Tactile modulation of hippocampal place fields. *Hippocampus*, vol. 23, no. 12, pp. 1453–1462. <https://doi.org/10.1002/hipo.22198>
- Giannetti, S., Molinari, M. (2002) Cerebellar input to the posterior parietal cortex in the rat. *Brain Research Bulletin*, vol. 58, no. 5, pp. 481–489. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(02\)00815-8](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(02)00815-8)
- Griffin, A. L. (2021) The nucleus reuniens orchestrates prefrontal-hippocampal synchrony during spatial working memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 128, pp. 415–420. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.05.033>
- Hallock, H. L., Wang, A., Shaw, C. L., Griffin, A. L. (2013) Transient inactivation of the thalamic nucleus reuniens and rhomboid nucleus produces deficits of a working-memory dependent tactile-visual conditional discrimination task. *Behavioral Neuroscience*, vol. 127, no. 6, pp. 860–866. <https://doi.org/10.1037/a0034653>
- Hitti, F. L., Siegelbaum, S. A. (2014) The hippocampal CA2 region is essential for social memory. *Nature*, vol. 508, no. 7494, pp. 88–92. <https://doi.org/10.1038/nature13028>
- Huang, C.-C., Rolls, E. T., Hsu, C.-C. H. et al. (2021) Extensive cortical connectivity of the human hippocampal memory system: Beyond the “what” and “where” dual stream model. *Cerebral Cortex*, vol. 31, no. 10, pp. 4652–4669. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhab113>
- Jacob, P.-Y., Van Cauter, T., Poucet, B. et al. (2020) Medial entorhinal cortex lesions induce degradation of CA1 place cell firing stability when self-motion information is used. *Brain and Neuroscience Advances*, vol. 4, article 2398212820953004. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1177/2398212820953004> (accessed 20.01.2023).
- Jankowski, M. M., Islam, N., O’Mara, S. M. (2017) Dynamics of spontaneous local field potentials in the anterior claustrum of freely moving rats. *Brain Research*, vol. 1677, pp. 101–117. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2017.09.021>
- Jankowski, M. M., O’Mara, S. M. (2015) Dynamics of place, boundary and object encoding in rat anterior claustrum. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 9, article 250. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00250>
- Jeffery, K. J. (2007) Integration of the sensory inputs to place cells: What, where, why, and how? *Hippocampus*, vol. 17, no. 9, pp. 775–785. <https://doi.org/10.1002/hipo.20322>
- Joel, D., Weiner, I. (2000) The connections of the dopaminergic system with the striatum in rats and primates: An analysis with respect to the functional and compartmental organization of the striatum. *Neuroscience*, vol. 96, no. 3, pp. 451–474. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(99\)00575-8](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(99)00575-8)
- Jorge, P. E., Phillips, J. B., Gonçalves, A. et al. (2014) Odours stimulate neuronal activity in the dorsolateral area of the hippocampal formation during path integration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 281, no. 1783, article 20140025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0025>
- Jung, D., Huh, Y., Cho, J. (2019) The ventral midline thalamus mediates hippocampal spatial information processes upon spatial cue changes. *Journal of Neuroscience*, vol. 39, no. 12, pp. 2276–2290. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2127-18.2019>
- Kaitz, S. S., Robertson, R. T. (1981) Thalamic connections with limbic cortex. II. Corticothalamic projections. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 195, no. 3, pp. 527–545. <https://doi.org/10.1002/cne.901950309>
- Kazarian, A. L., Hekimian, A. A., Harutiunian-Kozak, B. A. et al. (1995) Responses of cat’s dorsal hippocampal neurones to moving visual stimuli. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, vol. 55, no. 2, pp. 99–107. PMID: 7660867
- Keene, C. S., Bladon, J., McKenzie, S. et al. (2016) Complementary functional organization of neuronal activity patterns in the perirhinal, lateral entorhinal, and medial entorhinal cortices. *Journal of Neuroscience*, vol. 36, no. 13, pp. 3660–3675. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4368-15.2016>
- Kesner, R. P., Hunsaker, M. R., Ziegler, W. (2011) The role of the dorsal and ventral hippocampus in olfactory working memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 96, no. 2, pp. 361–366. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2011.06.011>
- Kim, J., Matney, C. J., Roth, R. H., Brown, S. P. (2016) Synaptic organization of the neuronal circuits of the claustrum. *Journal of Neuroscience*, vol. 36, no. 3, pp. 773–784. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3643-15.2016>
- Kitanishi, T., Matsuo, N. (2017) Organization of the claustrum-to-entorhinal cortical connection in mice. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 2, pp. 269–280. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1360-16.2016>
- Knierim, J. J., Lee, I., Hargreaves, E. L. (2006) Hippocampal place cells: Parallel input streams, subregional processing, and implications for episodic memory. *Hippocampus*, vol. 16, no. 9, pp. 755–764. <https://doi.org/10.1002/hipo.20203>
- Kohara, K., Pignatelli, M., Rivest, A. J. et al. (2014) Cell type-specific genetic and optogenetic tools reveal hippocampal CA2 circuits. *Nature Neuroscience*, vol. 17, no. 2, pp. 269–279. <https://doi.org/10.1038/nn.3614>
- Lehr, A. B., Kumar, A., Tetzlaff, C. et al. (2021) CA2 beyond social memory: Evidence for a fundamental role in hippocampal information processing. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 126, pp. 398–412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.03.020>
- Levinson, M., Kolenda, J. P., Alexandrou, G. J. et al. (2020) Context-dependent odor learning requires the anterior olfactory nucleus. *Behavioral Neuroscience*, vol. 134, no. 4, pp. 332–343. <https://doi.org/10.1037/bne0000371>
- Long, X., Zhang, S.-J. (2021) A novel somatosensory spatial navigation system outside the hippocampal formation. *Cell Research*, vol. 31, no. 6, pp. 649–663. <https://doi.org/10.1038/s41422-020-00448-8>

- Loureiro, M., Cholvin, T., Lopez, J. et al. (2012) The ventral midline thalamus (reuniens and rhomboid nuclei) contributes to the persistence of spatial memory in rats. *Journal of Neuroscience*, vol. 32, no. 29, pp. 9947–9959. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0410-12.2012>
- Ma, Q., Rolls, E. T., Huang, C.-C. et al. (2022) Extensive cortical functional connectivity of the human hippocampal memory system. *Cortex*, vol. 147, pp. 83–101. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2021.11.014>
- Mankin, E. A., Diehl, G. W., Sparks, F. T. et al. (2015) Hippocampal CA2 activity patterns change over time to a larger extent than between spatial contexts. *Neuron*, vol. 85, no. 1, pp. 190–201. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.001>
- Mathiasen, M. L., Nelson, A. J. D., Amin, E. et al. (2021) A direct comparison of afferents to the rat anterior thalamic nuclei and nucleus reuniens: Overlapping but different. *eNeuro*, vol. 8, no. 5. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0103-20.2021> (accessed 20.01.2023).
- Mathiasen, M. L., O'Mara, S. M., Aggleton, J. P. (2020) The anterior thalamic nuclei and nucleus reuniens: So similar but so different. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 119, pp. 268–280. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.10.006>
- Middleton, S. J., McHugh, T. J. (2020) CA2: A highly connected intrahippocampal relay. *Annual Review of Neuroscience*, vol. 43, pp. 55–72. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-080719-100343>
- Moita, M. A. P., Rosis, S., Zhou, Y. et al. (2003) Hippocampal place cells acquire location-specific responses to the conditioned stimulus during auditory fear conditioning. *Neuron*, vol. 37, no. 3, pp. 485–497. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(03\)00033-3](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(03)00033-3)
- Naber, P. A., Lopes da Silva, F. H., Witter, M. P. (2001) Reciprocal connections between the entorhinal cortex and hippocampal fields CA1 and the subiculum are in register with the projections from CA1 to the subiculum. *Hippocampus*, vol. 11, no. 2, pp. 99–104. <https://doi.org/10.1002/hipo.1028>
- Nelken, I. (2004) Processing of complex stimuli and natural scenes in the auditory cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, vol. 14, no. 4, pp. 474–480. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2004.06.005>
- Nelken, I., Fishbach, A., Las, L. et al. (2003) Primary auditory cortex of cats: Feature detection or something else? *Biological Cybernetics*, vol. 89, no. 5, pp. 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00422-003-0445-3>
- Nelson, A. J. D. (2021) The anterior thalamic nuclei and cognition: A role beyond space? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 126, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.02.047>
- Nitz, D. (2009) Parietal cortex, navigation, and the construction of arbitrary reference frames for spatial information. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 91, no. 2, pp. 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2008.08.007>
- O'Mara, S. M., Aggleton, J. P. (2019) Space and memory (far) beyond the hippocampus: Many subcortical structures also support cognitive mapping and mnemonic processing. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 13, article 52. <https://doi.org/10.3389/fncir.2019.00052>
- Persson, B. M., Ambrozova, V., Duncan, S. et al. (2022) Lateral entorhinal cortex lesions impair odor-context associative memory in male rats. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 100, no. 4, pp. 1030–1046. <https://doi.org/10.1002/jnr.25027>
- Poucet, B., Lenck-Santini, P.-P., Paz-Villagrán, V., Save, E. (2003) Place cells, neocortex and spatial navigation: A short review. *Journal of Physiology Paris*, vol. 97, no. 4-6, pp. 537–546. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2004.01.011>
- Poucet, B., Save, E., Lenck-Santini, P.-P. (2000) Sensory and memory properties of hippocampal place cells. *Reviews in the Neurosciences*, vol. 11, no. 2-3, pp. 95–111. <https://doi.org/10.1515/revneuro.2000.11.2-3.95>
- Powell, A., Connelly, W. M., Vasalaukaite, A. et al. (2020) Stable encoding of visual cues in the mouse retrosplenial cortex. *Cerebral Cortex*, vol. 30, no. 8, pp. 4424–4437. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa030>
- Radvansky, B. A., Dombeck, D. A. (2018) An olfactory virtual reality system for mice. *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, article 839. <http://doi.org/10.1038/s41467-018-03262-4>
- Radvansky, B. A., Oh, J. Y., Climer, J. R., Dombeck, D. A. (2021) Behavior determines the hippocampal spatial mapping of a multisensory environment. *Cell Reports*, vol. 36, no. 5, article 109444. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.109444>
- Raithel, C. U., Gottfried, J. A. (2021) What are grid-like responses doing in the orbitofrontal cortex? *Behavioral Neuroscience*, vol. 135, no. 2, pp. 218–225. <https://doi.org/10.1037/bne0000453>
- Ravassard, P., Kees, A., Willers, B. et al. (2013) Multisensory control of hippocampal spatiotemporal selectivity. *Science*, vol. 340, no. 6138, pp. 1342–1346. <https://doi.org/10.1126/science.1232655>
- Rizzello, E., Martin, S. K., Rouine, J. et al. (2022) Place cells in the claustrum remap under NMDA receptor control. *European Journal of Neuroscience*, vol. 56, no. 2, pp. 3825–3838. <https://doi.org/10.1111/ejn.15726>
- Robertson, R. T., Kaitz, S. S. (1981) Thalamic connections with limbic cortex. I. Thalamocortical projections. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 195, no. 3, pp. 501–525. <https://doi.org/10.1002/cne.901950308>
- Rogers, J. L., Kesner, R. P. (2006) Lesions of the dorsal hippocampus or parietal cortex differentially affect spatial information processing. *Behavioral Neuroscience*, vol. 120, no. 4, pp. 852–860. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.120.4.852>
- Rolls, E. T., Deco, G., Huang, C.-C., Feng, J. (2022a) The human orbitofrontal cortex, vmPFC, and anterior cingulate cortex effective connectome: Emotion, memory, and action. *Cerebral Cortex*, vol. 33, no. 2, pp. 330–356. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac070>

- Rolls, E. T., Wirth, S., Deco, G. et al. (2022b) The human posterior cingulate, retrosplenial, and medial parietal cortex effective connectome, and implications for memory and navigation. *Human Brain Mapping*, vol. 44, no. 2, pp. 629–655. <https://doi.org/10.1002/hbm.26089>
- Rondi-Reig, L., Paradis, A.-L., Fallahnezhad, M. (2022) A Liaison brought to light: Cerebellum-hippocampus, partners for spatial cognition. *Cerebellum*, vol. 21, no. 5, pp. 826–837. <https://doi.org/10.1007/s12311-022-01422-3>
- Rondi-Reig, L., Paradis, A.-L., Lefort, J. M. et al. (2014) How the cerebellum may monitor sensory information for spatial representation. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 8, article 205. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00205>
- Rowland, D. C., Weible, A. P., Wickersham, I. R. et al. (2013) Transgenically targeted rabies virus demonstrates a major monosynaptic projection from hippocampal area CA2 to medial entorhinal layer II neurons. *Journal of Neuroscience*, vol. 33, no. 37, pp. 14889–14898. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1046-13.2013>
- Sakai, M., Chimoto, S., Qin, L., Sato, Y. (2009) Differential representation of spectral and temporal information by primary auditory cortex neurons in awake cats: Relevance to auditory scene analysis. *Brain Research*, vol. 1265, pp. 80–92. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.01.064>
- Saleem, A. B., Diamanti, E. M., Fournier, J. et al. (2018) Coherent encoding of subjective spatial position in visual cortex and hippocampus. *Nature*, vol. 562, no. 7725, pp. 124–127. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0516-1>
- Sauer, J.-F., Folschweiller, S., Bartos, M. (2022) Topographically organized representation of space and context in the medial prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 119, no. 6, article e2117300119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117300119>
- Save, E., Paz-Villagran, V., Alexinsky, T., Poucet, B. (2005) Functional interaction between the associative parietal cortex and hippocampal place cell firing in the rat. *European Journal of Neuroscience*, vol. 21, no. 2, pp. 522–530. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.03882.x>
- Smith, J. B., Alloway, K. D. (2010) Functional specificity of claustrum connections in the rat: Interhemispheric communication between specific parts of motor cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 30, no. 50, pp. 16832–16844. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4438-10.2010>
- Srinivas, K. V., Buss, E. W., Sun, Q. et al. (2017) The dendrites of CA2 and CA1 pyramidal neurons differentially regulate information flow in the cortico-hippocampal circuit. *Journal of Neurosciences*, vol. 37, no. 12, pp. 3276–3293. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2219-16.2017>
- Stevenson, E. L., Caldwell, H. K. (2014) Lesions to the CA2 region of the hippocampus impair social memory in mice. *European Journal of Neuroscience*, vol. 40, no. 9, pp. 3294–3301. <https://doi.org/10.1111/ejn.12689>
- Tanné-Gariépy, J., Boussaoud, D., Rouiller, E. M. (2002) Projections of the claustrum to the primary motor, premotor, and prefrontal cortices in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 454, no. 2, pp. 140–157. <https://doi.org/10.1002/cne.10425>
- Taxidis, J., Pnevmatikakis, E. A., Dorian, C. C. et al. (2020) Differential emergence and stability of sensory and temporal representations in context-specific hippocampal sequences. *Neuron*, vol. 108, no. 5, pp. 984–998.e9. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.08.028>
- Terem, A., Gonzales, B. J., Peretz-Rivlin, N. et al. (2020) Claustral neurons projecting to frontal cortex mediate contextual association of reward. *Current Biology*, vol. 30, no. 18, pp. 3522–3532.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.064>
- Tomás Pereira, I., Agster, K. L., Burwell, R. D. (2016) Subcortical connections of the perirhinal, postrhinal, and entorhinal cortices of the rat. I. afferents. *Hippocampus*, vol. 26, no. 9, pp. 1189–1212. <https://doi.org/10.1002/hipo.22603>
- Tsanov, M., O'Mara, S. M. (2015) Decoding signal processing in thalamo-hippocampal circuitry: Implications for theories of memory and spatial processing. *Brain Research*, vol. 1621, pp. 368–379. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.12.003>
- Van Cauter, T., Poucet, B., Save, E. (2008) Unstable CA1 place cell representation in rats with entorhinal cortex lesions. *European Journal of Neuroscience*, vol. 27, no. 8, pp. 1933–1946. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06158.x>
- Wang, Q., Ng, L., Harris, J. A. et al. (2017) Organization of the connections between claustrum and cortex in the mouse. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 525, no. 6, pp. 1317–1346. <https://doi.org/10.1002/cne.24047>
- Wang, Q., Yang, S.-T., Li, B.-M. (2015) Neuronal representation of audio-place associations in the medial prefrontal cortex of rats. *Molecular Brain*, vol. 8, no. 1, article 56. <https://doi.org/10.1186/s13041-015-0147-5>
- Watson, T. C., Obiang, P., Torres-Herraez, A. et al. (2019) Anatomical and physiological foundations of cerebello-hippocampal interaction. *eLife*, vol. 8, article e41896. <https://doi.org/10.7554/eLife.41896>
- Wilson, D. I. G., Watanabe, S., Milner, H., Ainge, J. A. (2013) Lateral entorhinal cortex is necessary for associative but not nonassociative recognition memory. *Hippocampus*, vol. 23, no. 12, pp. 1280–1290. <https://doi.org/10.1002/hipo.22165>
- Wirtshafter, H. S., Disterhoft, J. F. (2022) Place cells are nonrandomly clustered by field location in CA1 hippocampus. *Hippocampus*, vol. 33, no. 2, pp. 65–84. <https://doi.org/10.1002/hipo.23489>

- Witter, M. P., Room, P., Groenewegen, H. J., Lohman, A. H. M. (1988) Reciprocal connections of the insular and piriform claustrum with limbic cortex: An anatomical study in the cat. *Neuroscience*, vol. 24, no. 2, pp. 519–539. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(88\)90347-8](https://doi.org/10.1016/0306-4522(88)90347-8)
- Zhang, B., Naya, Y. (2020) Medial prefrontal cortex represents the object-based cognitive map when remembering an egocentric target location. *Cerebral Cortex*, vol. 30, no. 10, pp. 5356–5371. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa117>

References

- Aikath, D., Weible, A. P., Rowland, D. C., Kentros, C. G. (2014) Role of self-generated odor cues in contextual representation. *Hippocampus*, vol. 24, no. 8, pp. 1039–1051. <https://doi.org/10.1002/hipo.22289> (In English)
- Alexander, G. M., Farris, S., Pirone, J. R. et al. (2016) Social and novel contexts modify hippocampal CA2 representations of space. *Nature Communications*, vol. 7, article 10300. <https://doi.org/10.1038/ncomms10300> (In English)
- Ali, M., Cholvin, T., Muller, M. A. et al. (2017) Environmental enrichment enhances systems-level consolidation of a spatial memory after lesions of the ventral midline thalamus. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 141, pp. 108–123. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2017.03.021> (In English)
- Amaro, D., Ferreira, D. N., Grothe, B., Pecka, M. (2021) Source identity shapes spatial preference in primary auditory cortex during active navigation. *Current Biology*, vol. 31, no. 17, pp. 3875–3883.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.025> (In English)
- Aronov, D., Nevers, R., Tank, D. W. (2017) Mapping of a non-spatial dimension by the hippocampal-entorhinal circuit. *Nature*, vol. 543, no. 7647, pp. 719–722. <https://doi.org/10.1038/nature21692> (In English)
- Aqrabawi, A. J., Kim, J. C. (2018) Hippocampal projections to the anterior olfactory nucleus differentially convey spatiotemporal information during episodic odour memory. *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, article 2735. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05131-6> (In English)
- Aqrabawi, A. J., Kim, J. C. (2020) Olfactory memory representations are stored in the anterior olfactory nucleus. *Nature Communications*, vol. 11, no. 1, article 1246. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15032-2> (In English)
- Basu, R., Gebauer, R., Herfurth, T. et al. (2021) The orbitofrontal cortex maps future navigational goals. *Nature*, vol. 599, no. 7885, pp. 449–452. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04042-9> (In English)
- Baumann, O., Mattingley, J. B. (2014) Dissociable roles of the hippocampus and parietal cortex in processing of coordinate and categorical spatial information. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 8, article 73. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00073> (In English)
- Beneyto, M., Prieto, J. J. (2001) Connections of the auditory cortex with the claustrum and the endopiriform nucleus in the cat. *Brain Research Bulletin*, vol. 54, no. 5, pp. 485–498. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(00\)00454-8](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(00)00454-8) (In English)
- Benoy, A., Dasgupta, A., Sajikumar, S. (2018) Hippocampal area CA2: An emerging modulatory gateway in the hippocampal circuit. *Experimental Brain Research*, vol. 236, no. 4, pp. 919–931. <https://doi.org/10.1007/s00221-018-5187-5> (In English)
- Bhasin, G., Nair, I. R. (2022) Dynamic hippocampal CA2 responses to contextual spatial novelty. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 16, article 923911. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2022.923911> (In English)
- Bostan, A. C., Strick, P. L. (2018) The basal ganglia and the cerebellum: Nodes in an integrated network. *Nature Review Neuroscience*, vol. 19, no. 7, pp. 338–350. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0002-7> (In English)
- Brennan, E. K., Jedrasiak-Cape, I., Kailasa, S. K. et al. (2021) Thalamus and claustrum control parallel layer 1 circuits in retrosplenial cortex. *Elife*, vol. 10, article e62207. <https://doi.org/10.7554/eLife.62207> (In English)
- Bucci, D. J., Robinson, S. (2014) Toward a conceptualization of retrohippocampal contributions to learning and memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 116, pp. 197–207. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.05.007> (In English)
- Bueno-Junior, L. S., Leite, J. P. (2018) Input convergence, synaptic plasticity and functional coupling across hippocampal-prefrontal-thalamic circuits. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 12, article 40. <https://doi.org/10.3389/fncir.2018.00040> (In English)
- Bueno-Junior, L. S., Peixoto-Santos, J. E., Ruggiero, R. N. et al. (2018) Interaction between hippocampal-prefrontal plasticity and thalamic-prefrontal activity. *Scientific Reports*, vol. 8, no. 1, article 1382. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19540-6> (In English)
- Burwell, R. D., Amaral, D. G. (1998) Cortical afferents of the perirhinal, postrhinal, and entorhinal cortices of the rat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 398, no. 2, pp. 179–205. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19980824\)398:2<179::aid-cne3>3.0.co;2-y](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19980824)398:2<179::aid-cne3>3.0.co;2-y) (In English)
- Burwell, R. D., Hafeman, D. M. (2003) Positional firing properties of postrhinal cortex neurons. *Neuroscience*, vol. 119, no. 2, pp. 577–588. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(03\)00160-x](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(03)00160-x) (In English)
- Chan, C. C. H., Wong, A. W. K., Ting, K.-H. et al. (2012) Cross auditory-spatial learning in early-blind individuals. *Human Brain Mapping*, vol. 33, no. 11, pp. 2714–2727. <https://doi.org/10.1002/hbm.21395> (In English)

- Chao, O. Y., Nikolaus, S., Yang, Y. M., Huston, J. P. (2022) Neuronal circuitry for recognition memory of object and place in rodent models. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 141, article 104855. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104855> (In English)
- Chersi, F., Burgess, N. (2015) The cognitive architecture of spatial navigation: Hippocampal and striatal contributions. *Neuron*, vol. 88, no. 1, pp. 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.021> (In English)
- Chevaleyre, V., Siegelbaum, S. A. (2010) Strong CA2 pyramidal neuron synapses define a powerful disinaptic cortico-hippocampal loop. *Neuron*, vol. 66, no. 4, pp. 560–572. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.04.013> (In English)
- Chia, Z., Augustine, G. J., Silberberg, G. (2020) Synaptic connectivity between the cortex and claustrum is organized into functional modules. *Current Biology*, vol. 30, no. 14, pp. 2777–2790.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.05.031> (In English)
- Cholvin, T., Hok, V., Giorgi, L. et al. (2018) Ventral midline thalamus is necessary for hippocampal place field stability and cell firing modulation. *Journal of Neuroscience*, vol. 38, no. 1, pp. 158–172. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2039-17.2017> (In English)
- Collignon, O., Voss, P., Lassonde, M., Lepore, F. (2009) Cross-modal plasticity for the spatial processing of sounds in visually deprived subjects. *Experimental Brain Research*, vol. 192, no. 3, pp. 343–358. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1553-z> (In English)
- Cooper, B. G., Mizumori, S. J. (2001) Temporary inactivation of the retrosplenial cortex causes a transient reorganization of spatial coding in the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, vol. 21, no. 11, pp. 3986–4001. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.21-11-03986.2001> (In English)
- Czajkowski, R., Jayaprakash, B., Wiltgen, B. et al. (2014) Encoding and storage of spatial information in the retrosplenial cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 111, no. 23, pp. 8661–8666. <https://doi.org/10.1073/pnas.1313222111> (In English)
- Dahmani, L., Bohbot, V. D. (2015) Dissociable contributions of the prefrontal cortex to hippocampus- and caudate nucleus-dependent virtual navigation strategies. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 117, pp. 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.07.002> (In English)
- Dahmani, L., Patel, R. M., Yang, Y. et al. (2018) An intrinsic association between olfactory identification and spatial memory in humans. *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, article 4162. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06569-4> (In English)
- Deshmukh, S. S., Johnson, J. L., Knierim, J. J. (2012) Perirhinal cortex represents nonspatial, but not spatial, information in rats foraging in the presence of objects: Comparison with lateral entorhinal cortex. *Hippocampus*, vol. 22, no. 10, pp. 2045–2058. <https://doi.org/10.1002/hipo.22046> (In English)
- Ekstrom, A. D., Huffman, D. J., Starrett, M. (2017) Interacting networks of brain regions underlie human spatial navigation: A review and novel synthesis of the literature. *Journal of Neurophysiology*, vol. 118, no. 6, pp. 3328–3344. <https://doi.org/10.1152/jn.00531.2017> (In English)
- Esteves, I. M., Chang, H., Neumann, A. R. et al. (2021) Spatial information encoding across multiple neocortical regions depends on an intact hippocampus. *Journal of Neuroscience*, vol. 41, no. 2, pp. 307–319. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1788-20.2020> (In English)
- Fermin, A. S., Yoshida, T., Yoshimoto, J. et al. (2016) Model-based action planning involves cortico-cerebellar and basal ganglia networks. *Scientific Reports*, vol. 6, article 31378. <https://doi.org/10.1038/srep31378> (In English)
- Fischer, L. F., Mojica Soto-Albors, R., Buck, F., Harnett, M. T. (2020) Representation of visual landmarks in retrosplenial cortex. *eLife*, vol. 9, article e51458. <https://doi.org/10.7554/eLife.51458> (In English)
- Fischler-Ruiz, W., Clark, D. G., Joshi, N. R. et al. (2021) Olfactory landmarks and path integration converge to form a cognitive spatial map. *Neuron*, vol. 109, no. 24, pp. 4036–4049.e5. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2021.09.055> (In English)
- Fournier, J., Saleem, A. B., Diamanti, E. M. et al. (2020) Mouse visual cortex is modulated by distance traveled and by theta oscillations. *Current Biology*, vol. 30, no. 19, pp. 3811–3817.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.006> (In English)
- Frost, B. E., Martin, S. K., Cafalchio, M. et al. (2021) Anterior thalamic inputs are required for subiculum spatial coding, with associated consequences for hippocampal spatial memory. *Journal of Neuroscience*, vol. 41, no. 30, pp. 6511–6525. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2868-20.2021> (In English)
- Gener, T., Perez-Mendez, L., Sanchez-Vives, M. V. (2013) Tactile modulation of hippocampal place fields. *Hippocampus*, vol. 23, no. 12, pp. 1453–1462. <https://doi.org/10.1002/hipo.22198> (In English)
- Giannetti, S., Molinari, M. (2002) Cerebellar input to the posterior parietal cortex in the rat. *Brain Research Bulletin*, vol. 58, no. 5, pp. 481–489. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(02\)00815-8](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(02)00815-8) (In English)
- Griffin, A. L. (2021) The nucleus reuniens orchestrates prefrontal-hippocampal synchrony during spatial working memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 128, pp. 415–420. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.05.033> (In English)
- Hallock, H. L., Wang, A., Shaw, C. L., Griffin, A. L. (2013) Transient inactivation of the thalamic nucleus reuniens and rhomboid nucleus produces deficits of a working-memory dependent tactile-visual conditional discrimination task. *Behavioral Neuroscience*, vol. 127, no. 6, pp. 860–866. <https://doi.org/10.1037/a0034653> (In English)

- Hitti, F. L., Siegelbaum, S. A. (2014) The hippocampal CA2 region is essential for social memory. *Nature*, vol. 508, no. 7494, pp. 88–92. <https://doi.org/10.1038/nature13028> (In English)
- Huang, C.-C., Rolls, E. T., Hsu, C.-C. H. et al. (2021) Extensive cortical connectivity of the human hippocampal memory system: Beyond the “what” and “where” dual stream model. *Cerebral Cortex*, vol. 31, no. 10, pp. 4652–4669. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhab113> (In English)
- Jacob, P.-Y., Van Cauter, T., Poucet, B. et al. (2020) Medial entorhinal cortex lesions induce degradation of CA1 place cell firing stability when self-motion information is used. *Brain and Neuroscience Advances*, vol. 4, article 2398212820953004. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1177/2398212820953004> (accessed 20.01.2023). (In English)
- Jankowski, M. M., Islam, N., O’Mara, S. M. (2017) Dynamics of spontaneous local field potentials in the anterior claustrum of freely moving rats. *Brain Research*, vol. 1677, pp. 101–117. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2017.09.021> (In English)
- Jankowski, M. M., O’Mara, S. M. (2015) Dynamics of place, boundary and object encoding in rat anterior claustrum. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 9, article 250. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00250> (In English)
- Jeffery, K. J. (2007) Integration of the sensory inputs to place cells: What, where, why, and how? *Hippocampus*, vol. 17, no. 9, pp. 775–785. <https://doi.org/10.1002/hipo.20322> (In English)
- Joel, D., Weiner, I. (2000) The connections of the dopaminergic system with the striatum in rats and primates: An analysis with respect to the functional and compartmental organization of the striatum. *Neuroscience*, vol. 96, no. 3, pp. 451–474. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(99\)00575-8](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(99)00575-8) (In English)
- Jorge, P. E., Phillips, J. B., Gonçalves, A. et al. (2014) Odours stimulate neuronal activity in the dorsolateral area of the hippocampal formation during path integration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 281, no. 1783, article 20140025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0025> (In English)
- Jung, D., Huh, Y., Cho, J. (2019) The ventral midline thalamus mediates hippocampal spatial information processes upon spatial cue changes. *Journal of Neuroscience*, vol. 39, no. 12, pp. 2276–2290. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2127-18.2019> (In English)
- Kaiz, S. S., Robertson, R. T. (1981) Thalamic connections with limbic cortex. II. Corticothalamic projections. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 195, no. 3, pp. 527–545. <https://doi.org/10.1002/cne.901950309> (In English)
- Kazarian, A. L., Hekimian, A. A., Harutiunian-Kozak, B. A. et al. (1995) Responses of cat’s dorsal hippocampal neurones to moving visual stimuli. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, vol. 55, no. 2, pp. 99–107. PMID: 7660867 (In English)
- Kesner, R. P., Hunsaker, M. R., Ziegler, W. (2011) The role of the dorsal and ventral hippocampus in olfactory working memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 96, no. 2, pp. 361–366. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2011.06.011> (In English)
- Kim, J., Matney, C. J., Roth, R. H., Brown, S. P. (2016) Synaptic organization of the neuronal circuits of the claustrum. *Journal of Neuroscience*, vol. 36, no. 3, pp. 773–784. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3643-15.2016> (In English)
- Kitanishi, T., Matsuo, N. (2017) Organization of the claustrum-to-entorhinal cortical connection in mice. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 2, pp. 269–280. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1360-16.2016> (In English)
- Keene, C. S., Bladon, J., McKenzie, S. et al. (2016) Complementary functional organization of neuronal activity patterns in the perirhinal, lateral entorhinal, and medial entorhinal cortices. *Journal of Neuroscience*, vol. 36, no. 13, pp. 3660–3675. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4368-15.2016> (In English)
- Knierim, J. J., Lee, I., Hargreaves, E. L. (2006) Hippocampal place cells: Parallel input streams, subregional processing, and implications for episodic memory. *Hippocampus*, vol. 16, no. 9, pp. 755–764. <https://doi.org/10.1002/hipo.20203> (In English)
- Kohara, K., Pignatelli, M., Rivest, A. J. et al. (2014) Cell type-specific genetic and optogenetic tools reveal hippocampal CA2 circuits. *Nature Neuroscience*, vol. 17, no. 2, pp. 269–279. <https://doi.org/10.1038/nn.3614> (In English)
- Lehr, A. B., Kumar, A., Tetzlaff, C. et al. (2021) CA2 beyond social memory: Evidence for a fundamental role in hippocampal information processing. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 126, pp. 398–412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.03.020> (In English)
- Levinson, M., Kolenda, J. P., Alexandrou, G. J. et al. (2020) Context-dependent odor learning requires the anterior olfactory nucleus. *Behavioral Neuroscience*, vol. 134, no. 4, pp. 332–343. <https://doi.org/10.1037/bne0000371> (In English)
- Long, X., Zhang, S.-J. (2021) A novel somatosensory spatial navigation system outside the hippocampal formation. *Cell Research*, vol. 31, no. 6, pp. 649–663. <https://doi.org/10.1038/s41422-020-00448-8> (In English)
- Loureiro, M., Cholvin, T., Lopez, J. et al. (2012) The ventral midline thalamus (reuniens and rhomboid nuclei) contributes to the persistence of spatial memory in rats. *Journal of Neuroscience*, vol. 32, no. 29, pp. 9947–9959. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0410-12.2012> (In English)
- Ma, Q., Rolls, E. T., Huang, C. C. et al. (2022) Extensive cortical functional connectivity of the human hippocampal memory system. *Cortex*, vol. 147, pp. 83–101. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2021.11.014> (In English)

- Mankin, E. A., Diehl, G. W., Sparks, F. T. et al. (2015) Hippocampal CA2 activity patterns change over time to a larger extent than between spatial contexts. *Neuron*, vol. 85, no. 1, pp. 190–201. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.001> (In English)
- Mathiasen, M. L., Nelson, A. J. D., Amin, E. et al. (2021) A direct comparison of afferents to the rat anterior thalamic nuclei and nucleus reuniens: Overlapping but different. *eNeuro*, vol. 8, no. 5. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0103-20.2021> (accessed 20.01.2023). (In English)
- Mathiasen, M. L., O'Mara, S. M., Aggleton, J. P. (2020) The anterior thalamic nuclei and nucleus reuniens: So similar but so different. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 119, pp. 268–280. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.10.006> (In English)
- Middleton, S. J., McHugh, T. J. (2020) CA2: A highly connected intrahippocampal relay. *Annual Review of Neuroscience*, vol. 43, pp. 55–72. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-080719-100343> (In English)
- Moita, M. A. P., Rosis, S., Zhou, Y. et al. (2003) Hippocampal place cells acquire location-specific responses to the conditioned stimulus during auditory fear conditioning. *Neuron*, vol. 37, no. 3, pp. 485–497. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(03\)00033-3](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(03)00033-3) (In English)
- Naber, P. A., Lopes da Silva, F. H., Witter, M. P. (2001) Reciprocal connections between the entorhinal cortex and hippocampal fields CA1 and the subiculum are in register with the projections from CA1 to the subiculum. *Hippocampus*, vol. 11, no. 2, pp. 99–104. <https://doi.org/10.1002/hipo.1028> (In English)
- Nelken, I. (2004) Processing of complex stimuli and natural scenes in the auditory cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, vol. 14, no. 4, pp. 474–480. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2004.06.005> (In English)
- Nelken, I., Fishbach, A., Las, L. et al. (2003) Primary auditory cortex of cats: Feature detection or something else? *Biological Cybernetics*, vol. 89, no. 5, pp. 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00422-003-0445-3> (In English)
- Nelson, A. J. D. (2021) The anterior thalamic nuclei and cognition: A role beyond space? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 126, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.02.047> (In English)
- Nitz, D. (2009) Parietal cortex, navigation, and the construction of arbitrary reference frames for spatial information. *Neurobiology of Learning and Memory*, vol. 91, no. 2, pp. 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2008.08.007> (In English)
- O'Mara, S. M., Aggleton, J. P. (2019) Space and memory (far) beyond the hippocampus: Many subcortical structures also support cognitive mapping and mnemonic processing. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 13, article 52. <https://doi.org/10.3389/fncir.2019.00052> (In English)
- Persson, B. M., Ambrozova, V., Duncan, S. et al. (2022) Lateral entorhinal cortex lesions impair odor-context associative memory in male rats. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 100, no. 4, pp. 1030–1046. <https://doi.org/10.1002/jnr.25027> (In English)
- Poucet, B., Lenck-Santini, P.-P., Paz-Villagrán, V., Save, E. (2003) Place cells, neocortex and spatial navigation: A short review. *Journal of Physiology Paris*, vol. 97, no. 4-6, pp. 537–546. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2004.01.011> (In English)
- Poucet, B., Save, E., Lenck-Santini, P.-P. (2000) Sensory and memory properties of hippocampal place cells. *Reviews in the Neurosciences*, vol. 11, no. 2-3, pp. 95–111. <https://doi.org/10.1515/revneuro.2000.11.2-3.95> (In English)
- Powell, A., Connelly, W. M., Vasalaukaite, A. et al. (2020) Stable encoding of visual cues in the mouse retrosplenial cortex. *Cerebral Cortex*, vol. 30, no. 8, pp. 4424–4437. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa030> (In English)
- Radvansky, B. A., Dombeck, D. A. (2018) An olfactory virtual reality system for mice. *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, article 839. <http://doi.org/10.1038/s41467-018-03262-4> (In English)
- Radvansky, B. A., Oh, J. Y., Climer, J. R., Dombeck, D. A. (2021) Behavior determines the hippocampal spatial mapping of a multisensory environment. *Cell Reports*, vol. 36, no. 5, article 109444. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.109444> (In English)
- Raithel, C. U., Gottfried, J. A. (2021) What are grid-like responses doing in the orbitofrontal cortex? *Behavioral Neuroscience*, vol. 135, no. 2, pp. 218–225. <https://doi.org/10.1037/bne0000453> (In English)
- Ravassard, P., Kees, A., Willers, B. et al. (2013) Multisensory control of hippocampal spatiotemporal selectivity. *Science*, vol. 340, no. 6138, pp. 1342–1346. <https://doi.org/10.1126/science.1232655> (In English)
- Rizzello, E., Martin, S. K., Rouine, J. et al. (2022) Place cells in the claustrum remap under NMDA receptor control. *European Journal of Neuroscience*, vol. 56, no. 2, pp. 3825–3838. <https://doi.org/10.1111/ejn.15726> (In English)
- Robertson, R. T., Kaitz, S. S. (1981) Thalamic connections with limbic cortex. I. Thalamocortical projections. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 195, no. 3, pp. 501–525. <https://doi.org/10.1002/cne.901950308> (In English)
- Rogers, J. L., Kesner, R. P. (2006) Lesions of the dorsal hippocampus or parietal cortex differentially affect spatial information processing. *Behavioral Neuroscience*, vol. 120, no. 4, pp. 852–860. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.120.4.852> (In English)
- Rolls, E. T., Deco, G., Huang, C.-C., Feng, J. (2022a) The human orbitofrontal cortex, vmPFC, and anterior cingulate cortex effective connectome: Emotion, memory, and action. *Cerebral Cortex*, vol. 33, no. 2, pp. 330–356. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac070> (In English)
- Rolls, E. T., Wirth, S., Deco, G. et al. (2022b) The human posterior cingulate, retrosplenial, and medial parietal cortex effective connectome, and implications for memory and navigation. *Human Brain Mapping*, vol. 44, no. 2, pp. 629–655. <https://doi.org/10.1002/hbm.26089> (In English)

- Rondi-Reig, L., Paradis, A.-L., Fallahnezhad, M. (2022) A Liaison brought to light: Cerebellum-hippocampus, partners for spatial cognition. *The Cerebellum*, vol. 21, no. 5, pp. 826–837. <https://doi.org/10.1007/s12311-022-01422-3> (In English)
- Rondi-Reig, L., Paradis, A.-L., Lefort, J. M. et al. (2014) How the cerebellum may monitor sensory information for spatial representation. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 8, article 205. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00205> (In English)
- Rowland, D. C., Weible, A. P., Wickersham, I. R. et al. (2013) Transgenically targeted rabies virus demonstrates a major monosynaptic projection from hippocampal area CA2 to medial entorhinal layer II neurons. *Journal of Neuroscience*, vol. 33, no. 37, pp. 14889–14898. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1046-13.2013> (In English)
- Sakai, M., Chimoto, S., Qin, L., Sato, Y. (2009) Differential representation of spectral and temporal information by primary auditory cortex neurons in awake cats: Relevance to auditory scene analysis. *Brain Research*, vol. 1265, pp. 80–92. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.01.064> (In English)
- Saleem, A. B., Diamanti, E. M., Fournier, J. et al. (2018) Coherent encoding of subjective spatial position in visual cortex and hippocampus. *Nature*, vol. 562, no. 7725, pp. 124–127. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0516-1> (In English)
- Sauer, J.-F., Folschweiller, S., Bartos, M. (2022) Topographically organized representation of space and context in the medial prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 119, no. 6, article e2117300119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117300119> (In English)
- Save, E., Paz-Villagran, V., Alexinsky, T., Poucet, B. (2005) Functional interaction between the associative parietal cortex and hippocampal place cell firing in the rat. *European Journal of Neuroscience*, vol. 21, no. 2, pp. 522–530. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.03882.x> (In English)
- Silkis, I. G. (2009) Uchastie trisinapticheskogo gippokampal'nogo puti v formirovanii nejronnykh otobrazhenij assotsiatsij "ob'ekt–mesto" (analiticheskij obzor) [Involvement of trisynaptic hippocampal pathway in generation of neural representations of object–place associations (analytical review)]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 59, no. 6, pp. 643–659. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2011) Preimuschestva ierarchicheskogo obobscheniya i khraneniya otobrazhenij assotsiatsii "ob'ekt–mesto" v poljah gippokampa (Gipoteza) [Advantage of hierarchical generalization of and storage of the reorientations of "object–place" associations in the hippocampal fields (A hypothesis)]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 61, no. 1, pp. 5–23. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2014) Mekhanizmy vzaimozavisimogo vliyaniya prefrontal'noj kory, gippokampa i mindaliny na funkcionirovanie bazal'nykh ganglijev i vybor povedeniya [The mechanisms of interdependent influence of prefrontal cortex, hippocampus and amygdala on the basal ganglia functioning and selection of behavior]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 64, no. 1, pp. 82–100. <https://doi.org/10.7868/S0044467714010110> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2016) Vklad dofamina v funkcionirovanie gippokampa pri prostranstvennom obuchenii (gipoteticheskij mekhanizm) [The contribution of dopamine to the functioning of the hippocampus during spatial learning (a hypothetical mechanism)]. *Nejrokhimiya*, vol. 33, no. 1, pp. 42–55. <https://doi.org/10.7868/S1027813316010131> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2021a) Vliyanie dofamina na vzaimozavisimoe funkcionirovanie mozzhechka, bazal'nykh ganglijev i novej kory (gipoteticheskij mekhanizm) [Effect of dopamine on the interdependent functioning of the cerebellum, basal ganglia and neocortex (a hypothetical mechanism)]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk*, vol. 52, no. 1, pp. 49–63. <https://doi.org/10.31857/S0301179821010094> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2021b) Vozmozhnye mekhanizmy vzaimozavisimogo uchastiya bazal'nykh ganglijev i mozzhechka v funkcionirovanii dvigatel'nykh i sensornykh sistem [Possible mechanisms of interdependent roles of the basal ganglia and cerebellum in the functioning of motor and sensory systems]. *Integrativnaya fiziologiya — Integrative Physiology*, vol. 2, no. 2, pp. 135–146. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-135-146> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2021c) Uchastie yader gipotalamusa v formirovanii assotsiatsij "ob'ekt–mesto" na nejronakh polya CA2 gippokampa (gipoteticheskij mekhanizm) [Involvement of hypothalamic nuclei in the generation of object–place associations on neurons of the hippocampal CA2 field (a hypothetical mechanism)]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 71, no. 2, pp. 147–163. <https://doi.org/10.31857/S0044467721020106> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2022) Mekhanizmy funkcionirovaniya konnektoma, vklyuchayushchego neokorteks, gippokamp, bazal'nye ganglii, mozzhechok i talamus [Mechanisms of functioning of a connectome that includes the neocortex, hippocampus, basal ganglia, cerebellum and thalamus]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 72, no. 1, pp. 36–54. <https://doi.org/10.31857/S0044467722010105> (In Russian)
- Smith, J. B., Alloway, K. D. (2010) Functional specificity of claustrum connections in the rat: Interhemispheric communication between specific parts of motor cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 30, no. 50, pp. 16832–16844. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4438-10.2010> (In English)
- Srinivas, K. V., Buss, E. W., Sun, Q. et al. (2017) The dendrites of CA2 and CA1 pyramidal neurons differentially regulate information flow in the cortico-hippocampal circuit. *Journal of Neurosciences*, vol. 37, no. 12, pp. 3276–3293. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2219-16.2017> (In English)

- Stevenson, E. L., Caldwell, H. K. (2014) Lesions to the CA2 region of the hippocampus impair social memory in mice. *European Journal of Neuroscience*, vol. 40, no. 9, pp. 3294–3301. <https://doi.org/10.1111/ejn.12689> (In English)
- Tanné-Gariépy, J., Boussaoud, D., Rouiller, E. M. (2002) Projections of the claustrum to the primary motor, premotor, and prefrontal cortices in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 454, no. 2, pp. 140–157. <https://doi.org/10.1002/cne.10425> (In English)
- Taxidis, J., Pnevmatikakis, E. A., Dorian, C. C. et al. (2020) Differential emergence and stability of sensory and temporal representations in context-specific hippocampal sequences. *Neuron*, vol. 108, no. 5, pp. 984–998.e9. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.08.028> (In English)
- Terem, A., Gonzales, B. J., Peretz-Rivlin, N. et al. (2020) Claustral neurons projecting to frontal cortex mediate contextual association of reward. *Current Biology*, vol. 30, no. 18, pp. 3522–3532.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.064> (In English)
- Tomás Pereira, I., Agster, K. L., Burwell, R. D. (2016) Subcortical connections of the perirhinal, postrhinal, and entorhinal cortices of the rat. I. afferents. *Hippocampus*, vol. 26, no. 9, pp. 1189–1212. <https://doi.org/10.1002/hipo.22603> (In English)
- Tsanov, M., O'Mara, S. M. (2015) Decoding signal processing in thalamo-hippocampal circuitry: Implications for theories of memory and spatial processing. *Brain Research*, vol. 1621, pp. 368–379. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.12.003> (In English)
- Van Cauter, T., Poucet, B., Save, E. (2008) Unstable CA1 place cell representation in rats with entorhinal cortex lesions. *European Journal of Neuroscience*, vol. 27, no. 8, pp. 1933–1946. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06158.x> (In English)
- Wang, Q., Ng, L., Harris, J. A. et al. (2017) Organization of the connections between claustrum and cortex in the mouse. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 525, no. 6, pp. 1317–1346. <https://doi.org/10.1002/cne.24047> (In English)
- Wang, Q., Yang, S. T., Li, B. M. (2015) Neuronal representation of audio-place associations in the medial prefrontal cortex of rats. *Molecular Brain*, vol. 8, no. 1, article 56. <https://doi.org/10.1186/s13041-015-0147-5> (In English)
- Watson, T. C., Obiang, P., Torres-Herraez, A. et al. (2019) Anatomical and physiological foundations of cerebello-hippocampal interaction. *eLife*, vol. 8, article e41896. <https://doi.org/10.7554/eLife.41896> (In English)
- Wilson, D. I. G., Watanabe, S., Milner, H., Ainge, J. A. (2013) Lateral entorhinal cortex is necessary for associative but not nonassociative recognition memory. *Hippocampus*, vol. 23, no. 12, pp. 1280–1290. <https://doi.org/10.1002/hipo.22165> (In English)
- Wirtshafter, H. S., Disterhoft, J. F. (2022) Place cells are nonrandomly clustered by field location in CA1 hippocampus. *Hippocampus*, vol. 33, no. 2, pp. 65–84. <https://doi.org/10.1002/hipo.23489> (In English)
- Witter, M. P., Room, P., Groenewegen, H. J., Lohman, A. H. M. (1988) Reciprocal connections of the insular and piriform claustrum with limbic cortex: An anatomical study in the cat. *Neuroscience*, vol. 24, no. 2, pp. 519–539. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(88\)90347-8](https://doi.org/10.1016/0306-4522(88)90347-8) (In English)
- Zhang, B., Naya, Y. (2020) Medial prefrontal cortex represents the object-based cognitive map when remembering an egocentric target location. *Cerebral Cortex*, vol. 30, no. 10, pp. 5356–5371. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa117> (In English)