arXiv:2611.28409v1 [q-bio.NC] 20 Nov 2026

模拟章鱼的情景样记忆：打破规则

Jeffrey L.Krichmar认知科
学系 计算机科学系 加州大学尔
湾分校 美国加利福尼亚州尔湾市，
邮编 92697-5100
jkrichma@uci.edu

摘要

情景记忆涉及对过去事件的回忆，已在包括无脊椎动物乌贼在内的多个物种中得到观察。在随后的一项实验中，研究者未能在与乌贼亲缘关系密切的章鱼身上观察到情景记忆。相反，章鱼采用了更简单的基于认知规则的策略来获取食物。我们利用先前建立的乌贼类情景记忆模型，复现了这项章鱼实验。在挑战较低的条件下，情景记忆和更简单的认知策略都能带来正收益。然而，在挑战更大的条件下——这些条件引入了捕食威胁——只有情景记忆模型能带来正收益。结果表明，如果面临生态环境的挑战，章鱼采用类情景记忆将更有利。我们探讨了这些亲缘关系密切的头足类动物在行为上存在差异的可能原因。

关键词 乌贼 · 情景记忆 · 章鱼 · 捕食者—猎物情景 · 模拟

1 引言

尽管现在已在多种生物体中观察到类情景记忆，但要确认非人类动物是否运用了这一认知功能，仍然十分困难 [1]。情景记忆涉及对个人经历的回忆。回忆这些经历需要通过心理时间旅行来反思过去 [2]。已有多个物种在行为层面展现出类情景记忆，能够回忆过去事件的“什么”“何时”和“何地”。例如，研究表明，灌丛鸦能够记住食物种类被储藏的时间，从而取回它们偏好的易腐食物和不易腐食物 [3]。如果储藏时间不长，灌丛鸦会优先寻找新鲜食物；但如果时间足够长，导致偏好的食物已经腐坏，它们就会转而寻找不易腐食物。这些行为实验表明，鸦科鸟类能够回忆记忆中的“什么”（食物类型）、“何时”（短暂或较长的延迟）和“何地”（储藏位置）。

乌贼是一种无脊椎的头足类动物，已在与灌丛鸦所进行的实验类似的实验中表现出类情景记忆 [4, 5]。在这些实验的第一阶段，乌贼经过训练，记住了某种
偏好食物（虾）和一种非偏好食物（螃蟹）的位置。在实验的第二阶段，乌贼了解到，偏好食物会在较长的延迟后出现，而非偏好食物则是在较短延迟后唯一可获得的食物。与灌丛鸦一样，乌贼回忆起虾（什么）会在较长延迟后（何时）于特定位置（哪里）出现。

然而，在一项针对章鱼（与乌贼亲缘关系密切的头足类动物）进行的类似实验中，并未观察到利用情景记忆的策略 [6]。相反，章鱼更倾向于采用较简单的基于认知规则的策略，例如交替、熟悉性、风险敏感性和赢后保持。在他们的实验中，研究人员先向章鱼展示两个罐子，分别装有它们偏好的食物和不太偏好的食物，并允许它们将两种食物都吃掉。随后，在一小时或三小时后再次提供食物。若经过一小时，只提供不太受偏好的食物；若经过三小时，则提供两种食物。在 Poncet 及其同事的实验中，七只章鱼中有六只采用了认知要求较低的策略，而不是记住何时会有偏好的食物可供食用

。目前尚不清楚，这是否源于实验设计，或是章鱼与乌贼面临的生态需求不同。

鉴于章鱼在轶事观察和实验中都展现出决策、规划和推理方面的灵活性 [7, 8, 9, 10], ，我们想知道，章鱼身上没有观察到更复杂的策略（例如运用情景记忆）是否另有原因。或许即使食物并非生物体偏好的食物，也很容易获得；又或许章鱼没有受到捕食或其他威胁造成的环境压力，因此简单的策略便已足够。

在先前的研究中，我们创建了一个模型，用于模拟对乌贼开展的类情景记忆实验 [11]。该记忆模型是一个由“什么、何时、何地”三元组索引的三维矩阵，足以复现乌贼类情景记忆实验。为进一步挑战该模型，我们创建了一个捕食者-猎物场景，在此场景中，模拟的乌贼智能体必须记住何时会出现什么物体（即捕食者、螃蟹、虾），以及在哪里可以找到猎物并躲避捕食者。
我们假设，如果将该模型与 [6], 中的类情景记忆实验范式进行比较，简单的认知策略可能更为有利。然而，随着环境威胁（例如捕食者）的引入，这些简单策略可能会表现不佳。我们使用 [11]中介绍的模型检验了这些假设。

2 方法

我们构建了两种情景记忆情景。第一种模拟了 [4, 6]中展示类情景记忆的实验。第二种涉及一个捕食者-猎物场景。情景记忆模型的详细信息最初在 [11]中进行了描述。为完整起见，我们在此重申其中的许多细节。这两种模拟的源代码均使用 Python 编写，并将在同行评议期刊发表后公开。

2.1 情景记忆模型

两种情景的核心都是一个三维记忆模型，该模型按“什么”“何时”或“何处”进行索引，也可以使用这些索引的组合进行索引。该结构存储这些索引的期望值。例如，查询“什么[虾]”和“何时[小时 3]”将返回环境中所有位置在 3rd 小时的虾的期望值（见公式 1）。

$$\vec{v} \leftarrow epimem[shrimp, 3, :] \tag{1}$$

该查询的结果是向量 $\vec{v}$，其中包含记忆中所有“地点”位置的虾的期望值。随后，强化学习算法可以利用该向量选择适当的动作（例如捕猎或游荡），具体的动作集合取决于下文所述的场景。

我们使用常见的 δ规则 来学习“是什么、何时以及何地”之间的关联。虽然可以应用更复杂的学习规则，但对于这些模拟而言，δ规则足以展示类情景记忆。该学习规则由公式 2给出。

$$\Delta epimem[what, when, where] = \alpha(r - epimem[what, when, where]), \tag{2}$$

其中， α 是学习率， r 是所获得的奖励或遭受的惩罚。
例如，如果在 3rd 小时于位置42发现并吃掉了一只虾，并以0.10的学习率获得了4分奖励，则公式3为:

$$epimem[shrimp, 3, 42] \leftarrow epimem[shrimp, 3, 42] + 0.10(4 - epimem[shrimp, 3, 42]) \tag{3}$$

一旦获得某个动作的价值向量 $\vec{v}$，我们就将其输入Softmax函数。对于公式1而言，该向量将是每个位置的期望值列表，而由公式4给出的动作 act 将是前往某个特定位置。

$$act = \frac{\beta e^{v_i}}{\Sigma_j \beta e^{v_j}} \tag{4}$$

结合多次记忆查询，可以获得期望值和智能体动作。例如，可以针对每个对象（如螃蟹、虾、捕食者）查询“什么”和“何时”，然后将这些值代入公式 4，该公式可能会选择捕猎虾作为当前时间的最佳动作。随后，进一步查询“虾”和“当前时间”，即可得到虾在当前时间的位置预期。

2.2 替代觅食策略

Poncet 等人观察到，章鱼在获取食物时采用的觅食策略比利用情景记忆更为简单 [6]。他们将这些策略称为：熟悉性、风险敏感性、交替和赢后保持。在模拟中，这些策略分别被编码为情景记忆模型的替代方案。

算法1 熟悉性。 章鱼在第二次展示时选择了与第一次展示时相同的食物罐。

如果 $choice(1) = crab$ **那么**
    $choice(2) \leftarrow crab$
else
    $choice(2) \leftarrow crab$
结束 if

算法2 风险敏感性。 章鱼选择了始终可获得但偏好程度较低的食物来源（即当前模拟中的螃蟹）

$choice \leftarrow crab$

算法3 交替。 章鱼在试次 t 和 $t+1$之间交替进行选择。

如果 $choice\ (t) = crab$**那么**
$choice\ (t+1) \leftarrow shrimp$**否**
则$choice\ (t+1) \leftarrow crab$**结**
束 if

算法4 赢后保持。 如果章鱼在试次 t中获得了最佳食物选项的奖励，它们会在试次 $t+1$中保持原选择。否则，它们会在试次 $t+1$中改选另一个食物选项。

如果 $reward\ (t) > 0$**那么**
    如果 $choice(t) = crab$**那么**
        $choice(t+1) \leftarrow crab$
    else
        $choice(t+1) \leftarrow shrimp$
    结束如果
else
    如果 $choice(t) = crab$**那么**
        $choice(t+1) \leftarrow shrimp$
    else
        $choice(t+1) \leftarrow crab$
    结束条件判断
结束条
件判断

2.3 仿真环境

我们介绍了两种不同的环境，用于测试情景记忆模型。在这两种环境中，我们都使用了一个包含章鱼智能体、虾和螃蟹的网格世界。在捕食者-猎物场景中引入了捕食者。我们假设捕食者能在更远的距离探测到章鱼，而章鱼的视力只能感知附近的物体。

2.3.1 类情景记忆场景

研究人员通过两阶段实验探究了情景记忆。在第一阶段，章鱼智能体学习螃蟹和虾所在的位置。在第二阶段，章鱼智能体了解到，作为偏好食物的虾只有在3小时延迟后才可获得。为模拟这一实验，研究人员创建了一个包含两个物体——螃蟹

和虾、3小时持续时间以及一个8×8网格世界环境的环境（见图1）。由此创建了一种情景记忆，其初始化为：

$$epimem[what_0..what_1, when_0..when_2, where_0..where_{63}] = 0.0 \tag{5}$$

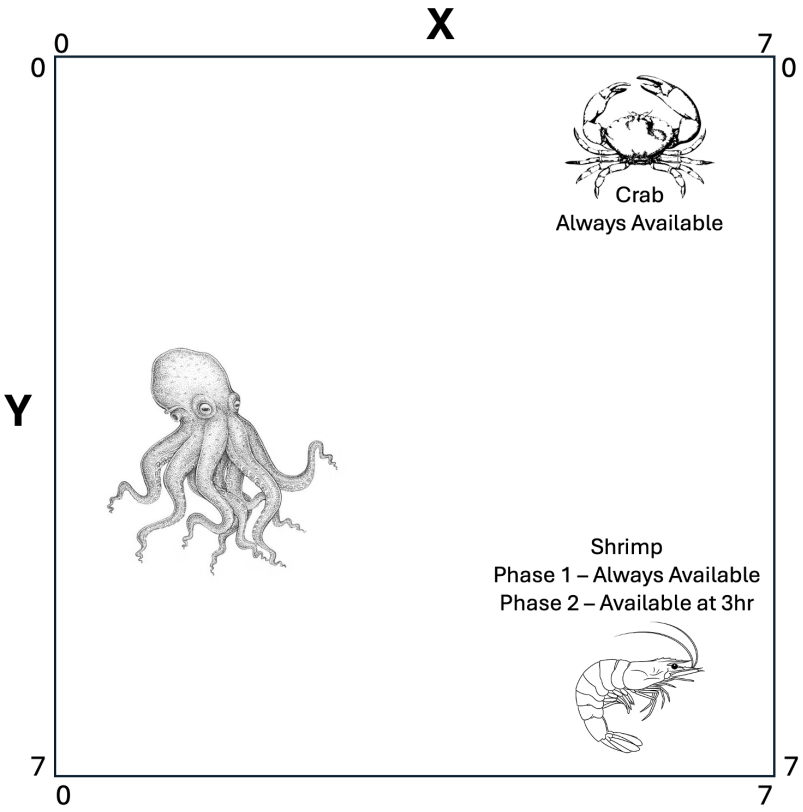


图1：**类情景记忆环境**。每小时开始时，章鱼智能体被放置在环境左侧的中间位置（x=0, y=4），螃蟹被放置在右上区域（x=7, y=0）。螃蟹每小时都会出现。虾位于右下区域（x=7,y=7）。阶段1期间，虾每小时都会出现。阶段2期间，虾仅在第3小时出现。章鱼智能体可以在环境中自由移动，而虾和螃蟹保持静止。

表1：类情景记忆场景参数

α	0.10
β	1.0
章鱼初始位置（x,y）	(0，4)
章鱼视野	< 2
螃蟹奖励	[1.0	2.0]
螃蟹位置 (x,y)	(7，0)
虾奖励	4.0
虾位置 (x,y)	(7，7)
漫游价值	0.5

如 [4], 在实验的第一阶段，螃蟹和虾在全部3小时内都可获取。在第二阶段，螃蟹始终可获取，但虾所在的位置只有在3小时后才会给予奖励。在两个阶段中，如果智能体到达可获取的食物项目，就会按照方程2所示将相应的奖励（见表1）应用于记忆。

该模拟运行了200天，每天持续3小时，每小时包含100个仿真时间步。三种动作分别是：捕猎螃蟹、捕猎虾和游荡。游荡的价值设为0.5，其他动作价值由模型学习得到

（见公式 2）。每个小时开始时：1）使用查询获取当前时间每个对象（螃蟹、虾）的价值（见公式 1）。对于每个对象，选取所有位置中的最大价值。2）使用Softmax函数选择一个动作（见公式 4）。也可以使用平均价值或价值总和，正如将在另一种情景中看到的那样。3）如果动作是捕猎，则通过额外查询获取所选对象具有最大价值的位置。假设章鱼智能体知道如何到达该位置。4）如果动作是游荡，则章鱼智能体随机向8个基本方向中的一个移动一步。5）对于全部3种动作，如果此时有虾或螃蟹可捕获，且章鱼智能体距离该对象不到2步，则根据公式 2更新价值。该情景的参数见表1。

2.3.2 捕食者-猎物场景

为了进一步测试我们的情景记忆模型，我们创建了一个捕食者-猎物场景。在该场景中，章鱼智能体需要学习虾和螃蟹可能出现的时间与地点，同时也需要学习捕食者可能出现的时间与地点。为模拟这一实验，我们创建了一个环境，其中包含三个对象：螃蟹、虾和捕食者；持续时间为 6 小时；网格为 12×12（见图 2）。该场景的参数列于表 2。由此创建的情景记忆初始化如下：

$$epimem[what_0..what_2, when_0..when_5, where_0..where_{143}] = 0.0 \tag{6}$$

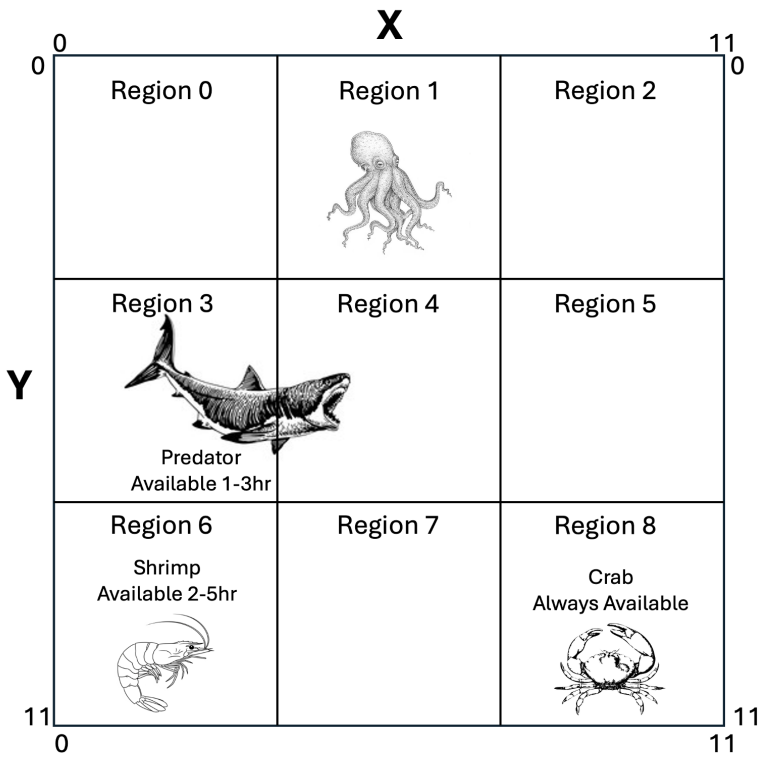


图 2：**捕食者-猎物环境**。仿真环境分为 9 个区域。每小时，章鱼智能体都会被放置在区域 1 的顶部（x=6，y=0），并可在各区域之间自由移动。第 2 小时至第 5 小时，区域 6 中有虾。螃蟹全天都有（第 0 小时至第 5 小时），位于区域 8。捕食者从第 1 小时至第 3 小时出现在环境中。虾和螃蟹出现时，每小时都会被放置在各自区域内的任意位置，并保持静止。捕食者出现时，每小时都会被放置在环境左侧（$X < 6$）的某处。捕食者要么随机移动，要么在章鱼进入其视野范围时向其靠近。

模拟持续了 200 天，每天持续 6 小时，每小时包含 100 个仿真时间步。四种动作分别是：捕猎螃蟹、捕猎虾、躲藏和游荡。游荡 的值设为 0.5，其他动作值由模型学习得到（见公式 2）。每小时开始时，物体会被放置在环境中相应的区域内（见图 2）。如果动作是捕猎，章鱼智能体就会前往最有可能发现猎物的区域中心

表 2：捕食者-猎物情景参数

α	0.10
β	1.0
章鱼初始位置 (x,y)	(6, 0)
章鱼视野	< 2
捕食者初始位置 (x,y)	(0..6, 0..11)
捕食者视野	< 4
捕食者惩罚	8
螃蟹奖励	1.0
螃蟹区域	8
虾奖励	4.0
虾区域	6
漫游价值	0.5

。到达该区域后，智能体会在区域内随机游荡，直到发现猎物并获得相应的奖励，或者该小时结束。如果动作是躲藏，智能体就会模拟伪装。也就是说，捕食者看不见章鱼。捕食者会在环境中随机游荡，直到发现章鱼处于 4 的距离以内。在这种情况下，捕食者会直接朝章鱼前进。

每个小时开始时：1）通过在当前时间对每个对象（螃蟹、虾）进行“what”查询来获取数值（见公式 1）。在本实验中，对于每个对象，将所有位置的数值相加。2）使用 Softmax函数选择一个动作（见公式 4）。3）如果选择的动作是捕猎，则随后通过额外查询获取所选对象数值最大的位置。智能体随后前往所选区域的中心。假设章鱼智能体知道如何到达该位置。4）如果选择的动作是游荡，则章鱼智能体沿 8 个基本方向中的一个移动一步。移动方向随机选择。5）对于躲藏以外的全部 3 个动作，如果当前时间有虾或螃蟹可供捕食，且章鱼智能体距离该对象不足 2 步，则根据公式 2 更新数值。

3 结果

将第 2.1 节中的情景记忆模型与第 2.2 节所述的替代觅食策略进行了比较，涵盖类情景记忆和捕食者—猎物情景。

3.1 类情景记忆实验

在类情景记忆实验中（该实验是在乌贼 [4] 和章鱼 [6], 实验之后进行的），情景记忆模型和替代觅食策略均取得了正收益（见图 3）。尽管情景记忆模型的表现最佳，但采用替代策略的智能体仍然获得了奖励。这表明，这些认知负担较轻的简单策略也具有优势。

只有情景记忆模型学会了将时间流逝纳入考量。图 4 展示了各策略下智能体所做的选择。情景记忆模型倾向于在一小时后选择螃蟹，在三小时后选择虾。根据定义，风险敏感策略总是选择螃蟹。由于食物呈现之间的延迟时间是随机的，其他策略则倾向于随机选择。

策略之间的差异取决于生物体的食物偏好和其饥饿程度。在乌贼和章鱼中，都无法得知它们更偏好哪一种食物，以及偏好的程度。此前的模拟假设虾的偏好程度是螃蟹的四倍。然而，如果对虾的偏好程度仅为螃蟹的两倍，与情景记忆策略相比，更简单的策略将更具优势（见图5）。这进一步表明，采用更简单的策略可能取决于生物体的偏好。

3.2 捕食者-猎物实验

第3.1节中以及头足类中的类情景记忆实验所模拟的情境风险较低。不存在捕食威胁，即使食物可能不是生物体的首选，食物也始终可获得。在 [11], 中，引入了一个捕食者-猎物场景，以进一步挑战情景记忆模型。我们探讨了在这一更具挑战性的环境中，更简单的策略可能表现如何。

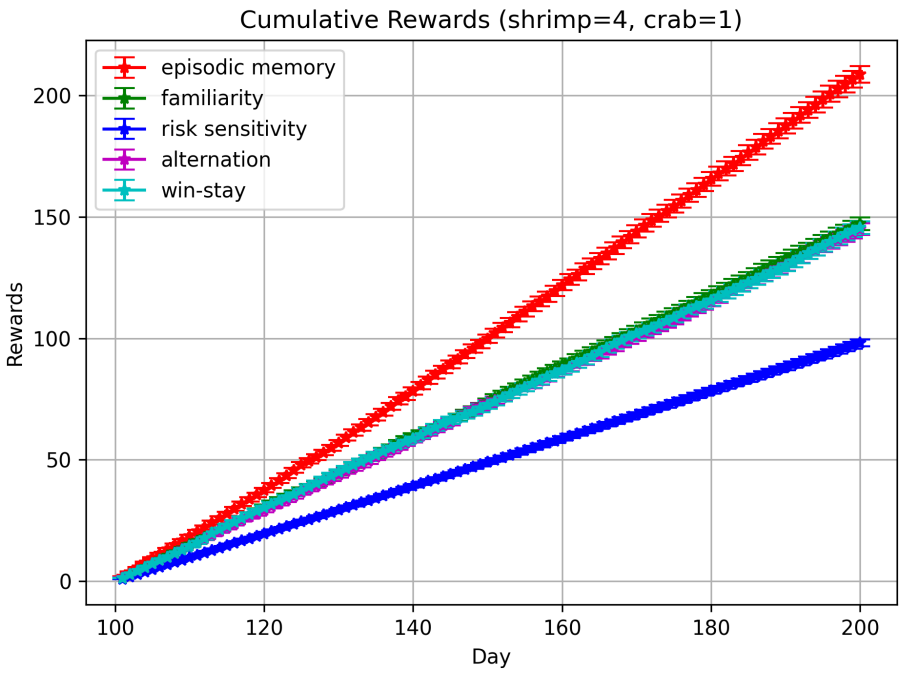


图3：**类情景记忆环境中的累积奖励**。虽然情景记忆模型的表现最佳，但其他觅食策略仍然取得了正向收益。偏好的虾奖励为4，较不偏好的螃蟹奖励为1。图中显示了模拟最后100天内所有策略的平均累积奖励。误差棒表示均值标准误。

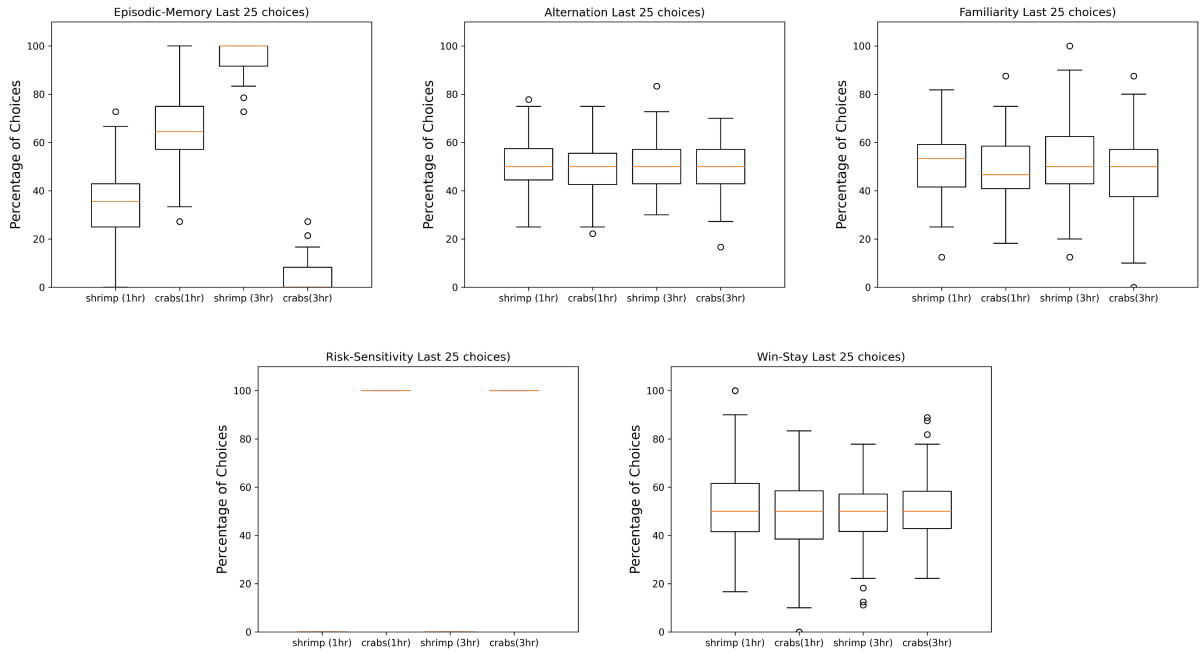


图4：**所有策略在最后25 个试次中的选择百分比**。只有情景记忆模型能够识别出，3小时试次采用了不同的奖励策略。风险敏感策略始终选择螃蟹，因此没有变化。箱线图中的红线表示100次模拟运行的中位数，箱体从第一四分位数延伸至第三四分位数，须线延伸至四分位数之外 $1.5x$ 。圆圈表示离群值。

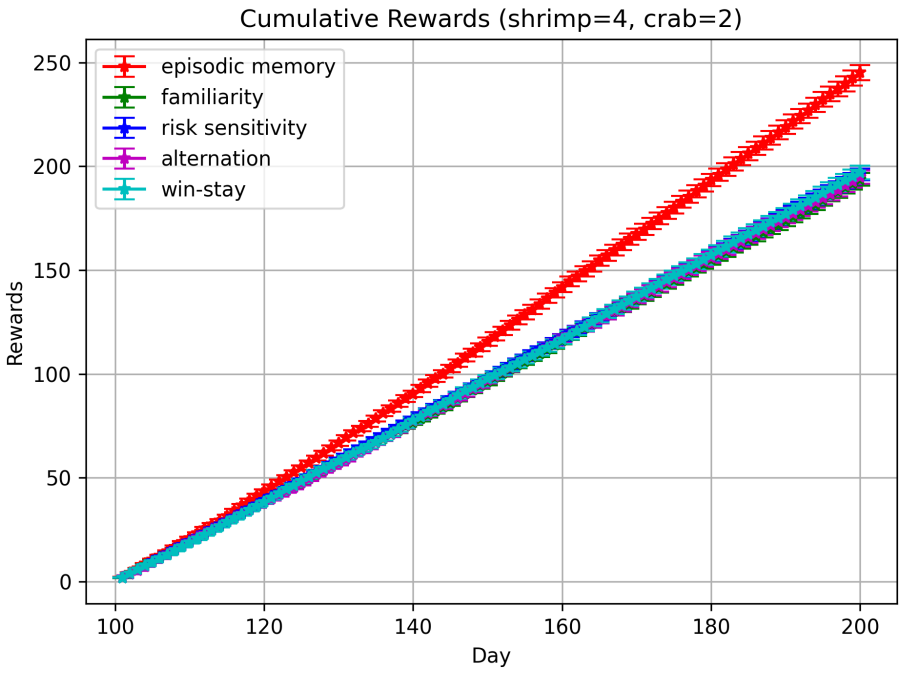


图 5：**当螃蟹食物选项价值更高时，类情景记忆环境中的累积奖励**。当较不受偏好的螃蟹奖励价值为 2 时，替代策略的表现更接近情景记忆模型。图中显示了模拟最后 100 天内所有策略的平均累积奖励。误差棒表示均值标准误。

面临捕食威胁时，只有情景记忆模型获得了正收益（见图 6）。这是因为模型学会了鲨鱼（是什么）在某些时间（何时）出现在某个位置（何处）。较简单的策略并不具备这些知识，因此章鱼常常被鲨鱼“吃掉”，从而导致累积奖励为负。风险敏感策略的收益趋近于零，因为章鱼智能体总是选择螃蟹，恰好因此出现在离鲨鱼更远的位置。如果螃蟹的位置发生移动，或者只有在鲨鱼出现时螃蟹才可获得，那么风险敏感策略的累积奖励也会像其他简单策略一样为负。

综合来看，这些模拟结果为章鱼为何未被观察到使用情景记忆提供了一种解释。在面临艰难情境时，章鱼或许才会努力运用其记忆能力。下一节将讨论这一解释及其他可能的解释。

4 讨论

环境压力可能决定不同认知策略和功能的运用。通过将情景记忆模型与更简单的认知策略进行比较，我们发现，在挑战较小的条件下，虽然较简单的觅食策略并非最优，但仍然有利。也就是说，我们的智能体没有挨饿。然而，引入捕食者这一环境挑战后，结果表明，运用情景记忆具有明显的生存优势。

不过，一个尚待解答的问题是：在类似条件下，为何观察到乌贼具有情景记忆，却没有观察到章鱼具有情景记忆[4, 6]。我们在下文提出了几个可能的原因。

乌贼和章鱼由有壳的软体动物 门演化而来。有人提出，失去外壳促成了它们的聪明行为 [12]。由于没有外壳，这些头足类受到捕食者的保护较少，因此需要演化出躲避策略（例如伪装、墨云）以及巧妙的捕猎策略。这支持生态智能假说： 为了利用食物资源而发展复杂认知，需要空间记忆、决策和抑制控制 [13]。鞘亚纲是头足纲的一个亚纲，包括乌贼、章鱼和鱿鱼。鹦鹉螺是另一种仍然有壳的头足类动物。与其他头足类相比，鹦鹉螺的行为较不复杂，神经系统也较不复杂 [8, 14]。

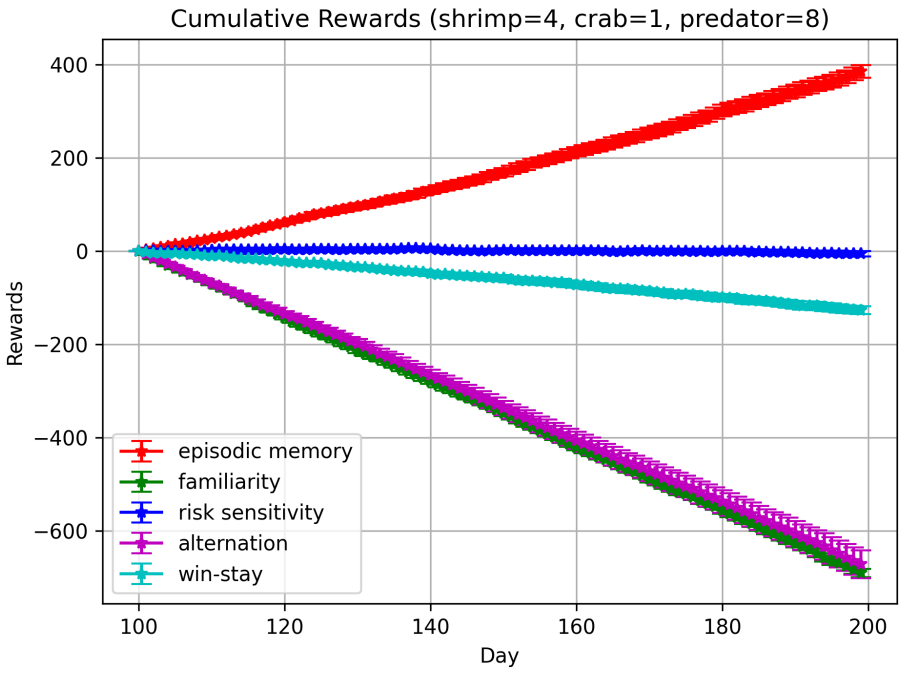


图 6：**捕食者-猎物环境中的累积奖励**。情景记忆模型是唯一显示奖励有所增加的策略。偏好的虾奖励为 4，较不偏好的螃蟹奖励为 1，被捕食者抓到则会受到 -8 的惩罚。误差棒表示均值标准误。图中显示了模拟最后 100 天内所有策略的平均累积奖励。

有人提出，哺乳动物的情景记忆需要海马体 [15]。海马体接收来自多个脑区的感觉输入，提供关于“是什么”的信息 [16, 17, 18]。海马位置细胞展现了“在哪里”的神经相关物 [19]。此外，位置细胞既表现出对过去位置的回溯编码，也表现出对未来位置的前瞻编码 [20]，，还能够编码多个时间尺度 [21, 22]。这表明海马体中可能存在某种关于“何时”的神经相关物。

有趣的是，乌贼和章鱼的垂直叶是学习和记忆的关键部位，其解剖学特征与哺乳动物的海马体相似 [23, 24]。与海马体一样，垂直叶具有扇出式多模态输入，并形成多层结构；其汇聚输出随后投射至决定行为的脑区。此外，与海马体一样，头足类动物的垂直叶支持长期可塑性 [25]。

鉴于乌贼和章鱼在行为和解剖学上的相似性，如果它们都不具备类似情景记忆的能力，反而会令人惊讶。Poncet 等人提出，其他认知策略可能已经取代了类情景记忆的作用 [6]。然而，这无法解释为什么乌贼在类似情境下倾向于使用类情景记忆。他们还指出，食物供应可能降低了学习不同食物时间表的动机。比较我们在两种情境下的结果也表明，动机可能是采用情景记忆的驱动因素。

另一方面，为什么在其他实验中 [4, 5]没有观察到乌贼采用这些更简单的基于规则的策略？这种差异可能是由解剖学差异造成的。与主要利用腕足伸出并抓取猎物的乌贼相比，章鱼的腕足复杂得多，具有惊人的敏感性和自由度 [26, 27, 28]。此外，不同于拥有乌贼骨以提供浮力的乌贼，章鱼的身体更加灵活，能够钻入极其狭小的空间。坊间故事称，这种复杂性使章鱼能够从实验室、餐馆和水族馆的围栏中逃脱，并利用椰子壳和其他物品来躲藏和“行走”。它们在野外令人惊叹的行为，也已在社交媒体平台上得到充分记录。可能只是因为章鱼比乌贼掌握了更多具身技巧，因此乌贼或许需要更多地依赖复杂认知来解决类似问题。

我们应当强调，这些推测需要通过实验加以检验。我们的模拟提出了可检验的预测，但需要巧妙的实验设计来证实或否定这些预测。尽管如此，对这些非凡聪慧生物行为的模拟

进一步表明，环境压力可能会促成趋同认知复杂性。

致谢

本研究部分由美国国家神经疾病与卒中研究所资助项目 R01NS135850-02 提供支持。作者感谢 Cognitive Anteater Robotics Laboratory（CARL）和 CuttleBot 团队开展了许多富有成效的讨论。

参考文献

[1] James R. Davies 和 Nicola S. Clayton。《类情景记忆是否类似于情景记忆？》《英国皇家学会哲学汇刊*B*辑：生物科学》，379(1913):20230397，2024。doi: 10.1098/rstb.2023.0397。[2] Endel Tulving。《情景记忆：从心智到大脑》。《心理学年度评论》，53(第53卷，2002):1–25，2002。[3] Nicola S. Clayton 和 Anthony Dickinson。《灌丛鸦缓存回收过程中的类情景记忆》。《自然》，395(6699):272–274，1998。[4] C. Jozet-Alves、M. Bertin 和 N. S. Clayton。《乌贼类情景记忆的证据》。《当代生物学》，23(23):R1033–5，2013。[5] Alexandra K. Schnell、Nicola S. Clayton、Roger T. Hanlon 和 Christelle Jozet-Alves。《乌贼的类情景记忆随年龄增长仍得以保留》。《英国皇家学会学报*B*辑：生物科学》，288(1957):20211052，2021。doi: 10.1098/rspb.2021.1052。[6] Lisa Poncet、Coraline Desnous、Cécile Bellanger 和 Christelle Jozet-Alves。《桀骜不驯的章鱼才是常态：普通章鱼在类情景记忆任务中采用多种且个体差异显著的策略》。《实验生物学杂志》，225(19):jeb244234，2022。[7] Jonathan Birch、Alexandra K. Schnell 和 Nicola S. Clayton。《动物意识的维度》。《认知科学趋势》，24(10):789–801，2020。[8] Roger T. Hanlon 和 J. B. Messenger。《头足类动物行为》。剑桥大学出版社，第二版，2018。[9] A. K. Schnell 和 N. S. Clayton。《头足类认知》。《当代生物学》，29(15):R726–R732，2019。[10] Alexandra K. Schnell 和 Nicola S. Clayton。《头足类：重新思考认知的使者》。《生物化学与生物物理研究通讯》，564:27–36，2021。[11] Sriskandha Kandimalla、Qian Ying Wong、Kary Zheng 和 Jeffrey L. Krichmar。《乌贼行为模拟中的类情景记忆》。《科学报告》，16(1):2169，2025。[12] P. Amodio、M. Boeckle、A. K. Schnell、L. Ostojic、G. Fiorito 和 N. S. Clayton。《变得聪明，英年早逝：头足类为何演化出智力？》。《生态学与进化趋势》，34(1):45–56，2019。[13] A. G. Rosati。《觅食认知：重振生态智能假说》。《认知科学趋势》，21(9):691–702，2017。[14] M. Nixon 和 J. Z. Young。《头足类动物的大脑与生活》。牛津大学出版社，2003。[15] Endel Tulving 和 Hans J. Markowitsch。《情景记忆与陈述性记忆：海马体的作用》。海马体，8(3):198–204，1998。[16] E. T. Rolls 和 A. Treves。《海马体功能理论：新进展》。《神经生物学进展》，238:102636，2024。[17] A. Sanchez-Aguilera、D. W. Wheeler、T. Jurado-Parras、M. Valero、M. S. Nokia、E. Cid、I. Fernandez-Lamo、N. Sutton、D. Garcia-Rincon、L. M. de la Prida 和 G. A. Ascoli。《通过整合单细胞表型与体内回路功能更新 hippocampome.org》。《公共科学图书馆·生物学》，19(5):e3001213，2021。[18] A. Treves 和 E. T. Rolls。《计算约束表明，海马CA3网络需要两种不同的输入系统》。海马体，2(2):189–99，1992。[19] J. O'Keefe 和 J. Dostrovsky。《作为空间地图的海马体：来自自由活动大鼠神经元活动的初步证据》。《脑研究》，34(1):171–175，1971。[20] Janina Ferbinteanu 和 Matthew L. Shapiro。《海马体中的前瞻性与回溯性记忆编码》。《神经元》，40(6):1227–1239，2003。doi: 10.1016/S0896-6273(03)00752-9。

[21] György Buzsáki。《时间、空间、记忆与脑体节律》。《自然综述：神经科学》，27(1):61–78，2026。[22] Howard Eichenbaum。《海马体中的时间细胞：记忆映射的新维度》。《自然综述：神经科学》，15(11):732–744，2014。[23] T. Shomrat、A. L. Turchetti-Maia、N. Stern-Mentch、J. A. Basil 和 B. Hochner。《头足类的垂直叶：用于理解高级学习与记忆系统演化的理想脑结构》。《比较生理学杂志*A*辑：神经行为学、感觉、神经与行为生理学》，201(9):947–56，2015。[24] J. Z. Young。《头足类学习系统中的计算》。《生物学通报》，180(2):200–208，1991。[25] T. Shomrat、N. Graindorge、C. Bellanger、G. Fiorito、Y. Loewenstein 和 B. Hochner。《两个同源“扇出—汇入”学习与记忆网络中的突触可塑性替代位点》。《当代生物学》，21(21):1773–82，2011。[26] A. Kuuspalu、S. Cody 和 M. E. Hale。《多条神经索连接章鱼的腕足，为腕间信号传递提供替代路径》。《当代生物学》，32(24):5415–5421 e3，2022。[27] Nir Nesher、Guy Levy、Letizia Zullo 和 Benyamin Hochner。《章鱼运动控制》，2020。[28] C. S. Olson、N. G. Schulz 和 C. W. Ragsdale。《头足类腕足中的神经元分节》。《*Research Square*》，2024。