

Многопараметрический подход к оценке приобретения поведенческого навыка у мышей при обучении поведенческой задаче в виртуальной реальности

А. В. Гальтяев^{1,2}✉, О. Е. Сварник¹

¹Московский физико-технический институт, Россия

²НИЦ «Курчатовский институт», Россия

E-mail: ✉galtyaev21@gmail.com, olgaesvarnik@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.05.2026, принята к публикации 28.08.2026,
опубликована онлайн 03.09.2026

Аннотация. Цель — применение комплекса взаимодополняющих методов статистики и теории информации для объективной, количественной и многопараметрической оценки процессов обучения в поведенческих экспериментах с животными. В частности, работа направлена на оценку приобретения поведенческого навыка у мышей при обучении питьевому поведению в виртуальной реальности и на выявление поведенческих изменений, которые не сводятся только к росту числа полученных подкреплений. **Методы.** Проведен анализ процессов обучения мышей поведенческой задаче с использованием конвенциональных поведенческих метрик и статистических критериев. Рассматривались количество полученных подкреплений, пройденное расстояние, время движения, время пребывания в зоне подкрепления и число входов в неё. Для описания динамики параметров использовались критерии Вилкоксона, Фридмана и Пейджа, а также кусочно-линейная регрессия. Пространственная организация поведения оценивалась с помощью тепловых карт, критерия Рэлея, информационной энтропии Шеннона, нормированной энтропии, дивергенции Кульбака–Лейблера и коэффициента схожести траекторий. Для выявления взаимосвязей между параметрами обучения применялись корреляционный анализ Спирмена, простая и множественная линейная регрессия. **Результаты.** Комбинация традиционных поведенческих метрик, статистических критериев, кусочно-линейной регрессии и энтропийных характеристик траекторий позволяет формализовать динамику освоения поведенческой задачи в виртуальной реальности. Показано, что выход количества подкреплений на плато не означает полной стабилизации поведения. Рассмотренный подход позволяет выявлять различия между группами животных при изменении условий поведенческого тестирования, которые не описываются только общей двигательной активностью или изменением количества полученного подкрепления. **Заключение.** Многопараметрический анализ позволяет рассматривать обучение как перестройку структуры поведения, включающую успешность получения подкреплений, пространственную организацию, направленность движения и согласованность поведенческих метрик.

Ключевые слова: обучение, мыши, пространственная структура, поведенческие метрики, энтропия, виртуальная реальность.

Благодарности. Работа частично выполнена в рамках государственного задания НИЦ «Курчатовский институт», в части проведения экспериментальных исследований на животных с использованием оборудования РЦ Нейрокогнитивных исследований ("НЕЙРОН").

Для цитирования: Гальтяев А. В., Сварник О. Е. Многопараметрический подход к оценке приобретения поведенческого навыка у мышей при обучении поведенческой задаче в виртуальной реальности // Известия вузов. ПНД. 2026. DOI: 10.18500/0869-6632-003235. EDN: LSNVQO

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

A Multiparametric framework for assessing behavioral skill acquisition in mice in a virtual reality task

A. V. Galtiaev^{1,2}✉, O. E. Svarnik¹

¹Moscow Institute of Physics and Technologies, Russia

²NRC "Kurchatov institute", Russia

E-mail: ✉galtiaev21@gmail.com, olgaesvarnik@yandex.ru

Received 12.05.2026, accepted 28.08.2026, available online 03.09.2026

Abstract. *Purpose* — to apply a set of complementary statistical and information-theory methods for an objective, quantitative, and multiparametric assessment of learning processes in behavioral experiments involving animals. In particular, this work is aimed at assessing skill acquisition in mice during training in a spatial task in virtual reality and at identifying behavioral changes that cannot be explained solely by an increase in the number of received rewards. *Methods.* Learning processes in mice performing a behavioral task were analyzed using conventional behavioral metrics and statistical tests. The following parameters were considered: the number of received rewards, total distance traveled, running time, time spent in the reward zone, and the number of entries into the reward zone. The dynamics of these parameters were described using the Wilcoxon, Friedman, and Page tests, as well as piecewise linear regression. The spatial organization of behavior was assessed using locomotor heatmaps, the Rayleigh test, Shannon information entropy, normalized entropy, Kullback–Leibler divergence, and a trajectory similarity coefficient. Spearman correlation analysis, simple linear regression, and multiple linear regression were used to identify relationships between learning-related metrics. *Results.* The combination of conventional behavioral metrics, statistical tests, piecewise linear regression, and entropy-based trajectory characteristics allows formalizing the dynamics of behavioral task acquisition in virtual reality. It was shown that a plateau in the number of received rewards does not indicate complete stabilization of behavior. The proposed approach reveals differences between groups of animals under altered behavioral testing conditions that cannot be described solely by general locomotor activity or by changes in the number of received rewards. *Conclusion.* Multiparametric analysis supports the interpretation of learning as a restructuring of behavioral organization, including reward acquisition performance, spatial organization, movement directionality, and coherence among behavioral metrics.

Keywords: learning, mice, spatial organization, behavioral metrics, entropy, virtual reality.

Acknowledgements. The work was partially carried out within the state assignment of NRC "Kurchatov Institute". The experimental animal studies were performed using the equipment of the Resource Center for Neurocognitive Research ("NEURON").

For citation: Galtiaev AV, Svarnik OE. A Multiparametric framework for assessing behavioral skill acquisition in mice in a virtual reality task. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2026. DOI: 10.18500/0869-6632-003235

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Введение

Количественный анализ поведения животных является важным инструментом для изучения многих когнитивных процессов, от сенсорного восприятия и контроля движений до проявления эмоций и научения. Важной задачей перед переходом к анализу нейробиологических коррелятов научения является математическая формализация сопутствующих поведенческих процессов. В задачах научения поведение животных характеризуется совокупностью количественных метрик. Часть из них непосредственно отражает успешность выполнения задания, например, общее число получаемых подкреплений, скорость их получения, частота верных ответов, точность выполнения задания, латентное время до первого

Гальтяев А. В., Сварник О. Е.
Известия вузов. ПНД, 2026

правильного ответа. Другие метрики отражают сопутствующие аспекты поведения и состояния животных, такие как локомоторная активность, привыкание к экспериментальной установке или уровень стресса, и включают, например, общее пройденное расстояние, среднюю скорость перемещения, общее время в движении, количество стоек и груминг. Несмотря на различную функциональную роль, все перечисленные метрики широко используются для количественной оценки поведения животных. Конвенционально животные считаются обученными, если значения одной или нескольких поведенческих метрик, полученные в разные дни или сессии обучения, демонстрируют статистически значимые различия [1]. Для оценки этих изменений и проверки статистических гипотез используются различные статистические критерии, например, t-критерий Стьюдента, U-критерий Манна-Уитни, коэффициент корреляции Пирсона. Выбор используемых статистических методов определяется типом исследуемых данных, дизайном эксперимента и выполнением статистических предпосылок. Рассмотренные метрики, несомненно, указывают на наличие изменений в паттернах поведения животных. Если животное с течением эксперимента получает больше подкреплений, увеличивается частота его «правильных» действий, направленных на получение подкрепления, или снижается частота ошибочных действий, это может указывать на приобретение соответствующего навыка или поведения. Однако не каждая поведенческая метрика является специфичным маркером процессов обучения. Метрики, непосредственно характеризующие успешность выполнения задания, могут изменяться не только вследствие формирования навыка, но и под влиянием привыкания к экспериментальной установке, снижения уровня стресса, моторной адаптации или изменения стратегии поведения. Метрики локомоторной активности, в свою очередь, преимущественно отражают сопутствующие поведенческие процессы и сами по себе не позволяют судить об успешности научения. Поэтому отдельные поведенческие метрики целесообразно рассматривать как элементы многопараметрического описания состояния системы в процессе научения, а не как самостоятельные специфичные индикаторы формирования навыка, что, например, показано в работах по измерению когнитивного потенциала [2].

Различить, научилось ли животное конкретному навыку или лишь вследствие снижения стресса стало чаще выполнять случайные действия, приводящие к получению подкреплений, при использовании только подобных метрик не всегда представляется возможным. Изменение двигательной активности при обучении, например, не обязательно эквивалентно изменению эффективности научения [3]. Нет гарантий, что поведение, даже при наличии мотивации, будет направлено именно на максимизацию получаемого положительного подкрепления [4]. Обучение проявляется не только в росте эффективности выполнения задачи, но и в автоматизации соответствующего поведения, в уменьшении его видимой хаотичности и снижении моторной вариабельности.

Другой подход к формализации процессов приобретения навыков основан на использовании двухфазности кривых обучения как маркера достижения заданного поведения [5]. Кривая обучения может рассматриваться как динамическая оценка вероятности эффективного выполнения задачи, позволяющая найти момент перехода животного к устойчивому выполнению поведения. Такой подход, однако, не является всеобъемлющим, так как даже при достижении плато на кривой обучения по какому-либо поведенческому параметру, структура поведения, его пространственная организация, последовательность действий животного могут отличаться. Достижение плато не гарантирует «одинаковость», равномерность поведения.

Работы, направленные на более глубокий анализ процессов обучения животных в различных поведенческих задачах, показывают, что в таких исследованиях важными аспектами являются анализ пространственно-временной структуры движения [6], его вари-

тивности и хаотичности [7], периодичности, сложности [8], исследование связи различных параметров обучения между собой для нахождения возможных латентных закономерностей в поведении [9, 10] и индивидуальных различий [11, 12]. В частности, энтропийный анализ траекторий позволяет более полно использовать координатные данные животного и может быть более чувствительным к изменениям пространственного поведения, чем традиционные метрики научения [13].

С нейробиологической точки зрения процессы научения представляют интерес, прежде всего, благодаря связи с формированием нового паттерна активности функциональных нейронных групп, сопровождаемым нейрогенетическими изменениями [14]. В последнее время в срезе работ, направленных на изучение нейрональных процессов, происходящих в головном мозге грызунов, получило распространение использование систем виртуальной реальности (ВР) [15]. Такие системы дают возможность проведения *in vivo* регистрации нейронной активности в высоком разрешении непосредственно во время обучения животного поведенческой задаче [16, 17]. На настоящий момент, однако, отсутствуют общепринятые метрики характеристики процессов обучения мышей в ВР, выходящие за рамки классического количества получаемых подкреплений, общего пройденного расстояния и подобных. Отсутствует также и единый формализованный набор критериев для оценки обучения животных в конвенциональных поведенческих конфигурациях, который объединял бы эффективность, динамику процессов научения поведенческой задаче с пространственной организацией и структурой поведения.

Соответственно, целью данной работы является рассмотрение многопараметрического подхода к оценке процессов обучения и закрепления навыка на основе различных поведенческих метрик и анализа пространственно-временной структуры поведения животных. В частности, рассматривается применение многопараметрического подхода к оценке процессов обучения мышей при научении поведенческой задаче в виртуальной реальности.

1. Методика

1.1. Конфигурация поведенческого эксперимента в виртуальной реальности.

Разработка набора критериев обучения и закрепления поведения проводилась с использованием поведенческих данных, полученных при обучении мышей линии C57Bl/6 питьевой задаче в ВР плоской конфигурации [18]. Платформа для проведения поведенческого тестирования представляла собой систему трекинга движений Neurotar [19] (Neurotar, Finland), совмещенную с системой виртуальной реальности Phenosys (Phenosys, Germany). Виртуальное открытое поле представляло собой квадратную комнату с различными визуальными паттернами, изображенными на стенах комнаты. Животные закреплялись на платформе Neurotar Mobile HomeCage посредством предварительно установленной на их череп металлической пластины и помещались на круглую подвижную арену. Перемещая под собой арену, животные изменяли свое положение в виртуальном пространстве, с которым они взаимодействовали визуально при помощи мониторов Phenosys TFT. Для усиления поведенческой мотивации мыши находились на питьевой депривации. В этой платформе мыши проходили обучение питьевой задаче в виртуальном открытом поле: по достижении определенных визуальных паттернов (черно-серые вертикальные полосы), животное получало порцию положительного подкрепления.

В анализ включены данные поведенческих экспериментов для $n=14$ самцов мышей линии C57Bl/6, возрастом 2-3 месяца. Длительность экспериментальной серии составила

16 дней с двумя перерывами по одному дню, длительность одной сессии (один день) - 15 минут. В течение экспериментальной фазы 1 (первые 8 дней обучения) все мыши обучались питьевому поведению в одинаковых условиях. На девятый день обучения мыши были случайно поделены на две группы: “Размер” (“Size“, n=7) и “Паттерн” (“Pattern“, n=7). Во время экспериментальной фазы 2 (дни обучения 9–12) виртуальное открытое поле у мышей группы “Размер” было увеличено в размере (в три раза увеличена площадь квадратного открытого поля). В этой же экспериментальной фазе мышам группы “Паттерн” было представлено виртуальное пространство с измененными визуальными паттернами. В экспериментальной фазе 3 (дни обучения 13–16) виртуальное пространство для обеих групп мышей было возвращено к конфигурации, соответствующей экспериментальной фазе 1. Зоной подкрепления виртуального пространства являлся полукруг (радиус полукруга соответствует половине стороны квадрата открытого поля) с центром в точке середины стены виртуальной комнаты, соответствующей подкрепляемому визуальному паттерну. Контрольной зоной являлась полукруглая зона, симметричная зоне подкрепления относительно центра виртуального пространства.

1.2. Методы поведенческого анализа процессов обучения.

Для анализа использованы данные 224 поведенческих сессий, каждая сессия содержала примерно 90000 актов записи координат движения животных. Первые и последние 50 актов записи координат не включались в анализ в силу особенностей функционирования оборудования для трекинга движений. Для оценки процессов обучения мышей питьевой задаче в виртуальной реальности использовались значения координат движения животных, из которых были вычислены следующие параметры:

- Общее пройденное расстояние (евклидова метрика); доля времени, в течение которого мышь находилась в движении (мышь считалась двигающейся, если ее локальная скорость превышала стандартный для оборудования Neurotar порог в 8 мм/с)
- Количество полученного подкрепления
- Время, проведенное в зоне подкрепления и в контрольной зоне
- Количество заходов в зону подкрепления и в контрольную зону
- Отношение количества полученного подкрепления к времени, проведенному в зоне подкрепления; отношение времени, проведенного в зоне подкрепления к количеству заходов в зону подкрепления

Значения параметров были исследованы методами статистики и теории информации (см. ниже):

- Конвенциональные непараметрические статистические критерии: Вилкоксона, Фридмана, Пейджа
- Для установления статистической разницы в значениях коэффициента наклона регрессионных кривых использовался параметрический t-критерий Стьюдента
- Для проверки распределения угловых координат движения мышей на равномерность применялся критерий Рэлея (1) [20]

$$R = \frac{1}{n} \sqrt{\left(\sum_{i=1}^n \cos \theta_i\right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n \sin \theta_i\right)^2}, \quad (1)$$

где n – число координатных записей, θ_i – угол поворота мыши относительно центра круглой подвижной арены

- Коэффициент корреляции Спирмена, простая и множественная линейная регрессия; для нахождения точек перехода к состоянию обученности по различным параметрам использовалась кусочно-линейная регрессия [21]
- Для измерения степени хаотичности и направленности поведения животных использовались информационная энтропия Шеннона и нормированная информационная энтропия траектории движения (Roaming entropy в источнике)(2) [12]

$$H = - \sum_{i=1}^k (p_i \ln p_i), \quad H_{norm} = \frac{H}{\ln n_{occupied}}, \quad p_i = \frac{time_i}{total\ time}, \quad (2)$$

где H и H_{norm} - информационная и нормированная информационная энтропия Шеннона для траекторий движения мыши в текущей сессии, k - общее количество квадратных ячеек, на которые разделено виртуальное пространство и арена Neurotar (радиус арены 135 мм, сторона ячейки 15 мм, всего 276 ячеек), p_i - вероятность нахождения мыши в ячейке i , $time_i$ - время, проведенное мышью в ячейке i , $total\ time$ - длительность одной поведенческой сессии, $n_{occupied}$ - число ячеек, в которых мышь побывала хотя бы раз за текущую сессию.

- Для измерения степени пространственной рассогласованности траекторий движения в последовательные экспериментальные дни были проанализированы дивергенция Кульбака-Лейблера(3) [7] и дивергенция Йенсена-Шеннона(4) [22]; для упрощения интерпретации результатов вычислений информационных метрик был посчитан коэффициент схожести траекторий, основанный на дивергенции Йенсена-Шеннона(5)

$$D_{KL}(Day_{j+1}||Day_j) = \sum_{i=1}^k (p_{j+1,i} \ln \frac{p_{j+1,i}}{p_{j,i}}), \quad (3)$$

где $p_{j+1,i}$ и $p_{j,i}$ - вероятность нахождения мыши в ячейке i в дни $j + 1$ и j .

$$JSD(Day_{j+1}||Day_j) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^k (p_{j+1,i} \ln \frac{p_{j+1,i}}{m_{j,i}}) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^k (p_{j,i} \ln \frac{p_{j,i}}{m_{j,i}}), \quad m_{j,i} = \frac{1}{2}(p_{j+1,i} + p_{j,i}) \quad (4)$$

где $p_{j+1,i}$ и $p_{j,i}$ - вероятности нахождения мыши в ячейке i в дни $j + 1$ и j , $m_{j,i}$ - средняя вероятность нахождения мыши в ячейке i в дни $j + 1$ и j .

$$Similarity_{JSD}(Day_{j+1}, Day_j) = (1 - \frac{JSD(Day_{j+1}||Day_j)}{JSD_{max}}) \times 100\%, \quad (5)$$

где $JSD_{max} = \ln 2$ - максимально достижимое значение дивергенции Йенсена-Шеннона.

Энтропия для группы мышей в сессию j рассчитывалась по вероятностям p_i^* , где $time_i^*$ и $total\ time^*$ - нормированные на количество мышей в группе суммы времен, проведенные группой в ячейке i и длительность одной поведенческой сессии соответственно.

Для проверки статистических гипотез использовались непараметрические критерии: Т-критерий Вилкоксона для сравнения значений параметров, измеренных в две различные экспериментальные сессии или фазы, χ^2 -критерий Фридмана и критерий тенденций Пейджа для сравнения значений параметров в трех и более экспериментальных сессиях или фазах. χ^2 -критерий Фридмана применялся для проверки гипотезы о наличии различий между измерениями, критерий тенденций Пейджа использовался для проверки гипотезы о наличии монотонной тенденции изменения параметра. Для всех статистических тестов критический уровень значимости был установлен на уровне $p < 0.05$.

Поведенческий анализ и визуализация проводились с помощью скриптов, написанных в Spyder IDE на языке программирования Python 3.14.3 с использованием библиотек NumPy 2.4.2, Pandas 3.0.1, SciPy 1.17.1, Statsmodels 0.14.6, pwlf 2.5.2, astropy 7.2.0, Matplotlib 3.10.8, Seaborn 0.13.2. Данные, использованные в настоящей работе, а также скрипты для их обработки могут быть предоставлены авторами по обоснованному запросу.

2. Результаты

2.1. Динамика традиционных показателей обучения.

На рис. 1 представлена динамика значений конвенциональных показателей обучения. Для сопоставления динамики поведенческих параметров была проведена z-нормализация:

$$z_{i,j} = \frac{x_{i,j} - \bar{x}_j}{s_j}, \quad (6)$$

где $x_{i,j}$ — исходное значение параметра в день i для мыши j , $\bar{x}_j$ — среднее значение данного параметра в фазе 1 для мыши j , s_j — стандартное отклонение параметра в фазе 1 для мыши j .

Значения всех представленных параметров статистически значительно изменились за первые восемь дней обучения поведенческой задаче (χ^2 -критерий Фридмана и критерий тенденций Пейджа при альтернативной гипотезе о монотонном возрастании параметра для пройденного расстояния: $\chi^2 = 30.6$, $p < 0.001$, $L = 2531$, $p < 0.001$; числа заходов в зону подкрепления: $\chi^2 = 16$, $p = 0.025$, $L = 2392$, $p = 0.018$; отношения полученного подкрепления к времени, проведенному в зоне подкрепления: $\chi^2 = 24.2$, $p = 0.001$, $L = 2524$, $p <$

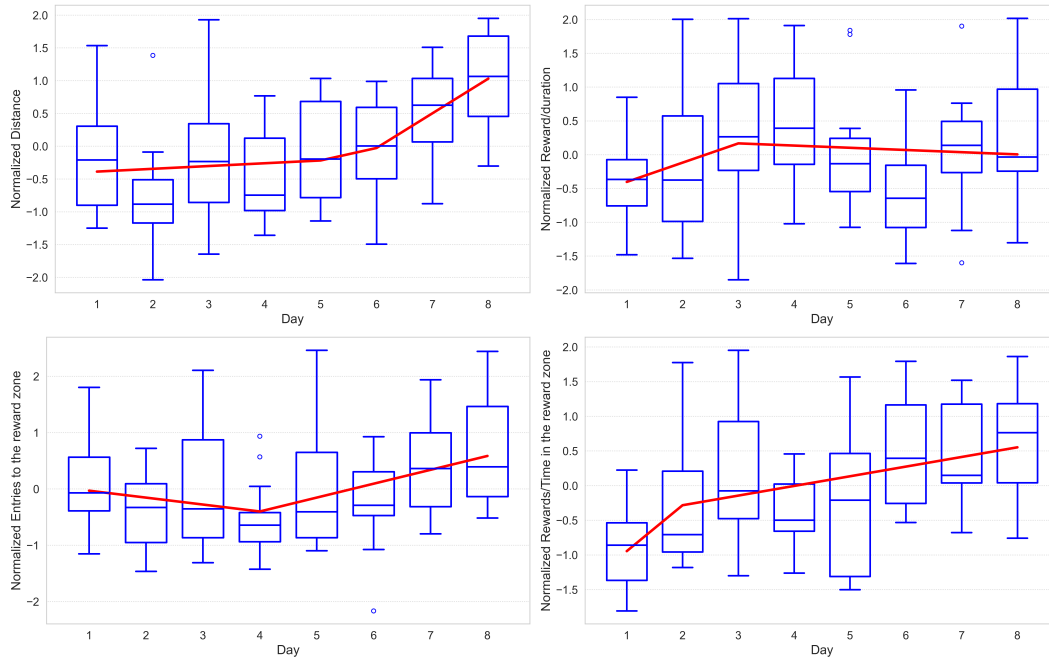


Рис. 1. Поведенческие параметры при обучении мышей питьевой задаче, первые 8 дней обучения, данные для всех животных. Значения параметров стандартизованы (z-нормализация). Красная линия показывает результат кусочно-линейной регрессии [21]

Fig. 1. Behavioral parameters of task acquisition, first 8 training days, all animals data. Data is standardized (z-normalization). Red line represents the result of the segmented linear regression analysis

0.001; односторонний Т-критерий Вилкоксона для количества полученного подкрепления: при сравнении значения параметра в день 1 с днем 7, $T = 23$, $p = 0.034$, и при сравнении с днем 8, $T = 22$, $p = 0.029$; $n = 14$ для всех критериев), что может свидетельствовать, во-первых, о привыкании мышей к условиям эксперимента, и, во-вторых, об успешном обучении питьевой задаче. Результаты кусочно-линейной регрессии по всем параметрам позволяют судить о приобретении навыка на третий-пятый день обучения для данной группы мышей. Вместе с тем достижение плато по количеству полученных подкреплений на третий-четвертый день обучения не позволяет говорить о полной стабилизации поведения: на плато сохраняются колебания данного показателя, к тому же продолжают изменяться и другие поведенческие параметры. Это подтверждает необходимость более подробного изучения процессов обучения поведенческой задаче.

Была проанализирована динамика значений медиан поведенческих параметров обучения мышей в различных экспериментальных фазах. Результаты статистического анализа для группы “Размер” свидетельствуют, в частности, о выявленной критерием тенденций Пейджа монотонной тенденции увеличения двигательной активности животных и увеличении числа вхождений в зону подкрепления, что, возможно, является следствием первого, так как общее количество получаемых этой группой подкреплений не изменилось (χ^2 -критерий Фридмана и критерий тенденций Пейджа для пройденного расстояния: $\chi^2 = 4.6$, $p = 0.102$, $L = 92$, $p = 0.016$; количества полученного подкрепления: $\chi^2 = 0.9$, $p = 0.651$, $L = 84$, $p = 0.5$; числа заходов в зону подкрепления: $\chi^2 = 8.1$, $p = 0.018$, $L = 93$, $p = 0.012$, Т-критерий Вилкоксона для сравнения значений в фазе 1 и фазе 2: $p = 0.008$; времени, проведенного в зоне подкрепления: $\chi^2 = 0.3$, $p = 0.867$, $L = 86$, $p = 0.297$). Мыши этой группы либо визуально не восприняли изменение размера виртуального пространства, либо же быстро адаптировались к изменениям. У группы “Паттерн” также увеличилась локомоторная активность ($\chi^2 = 11.1$, $p = 0.004$, $L = 93$, $p = 0.008$, Т-критерий Вилкоксона для сравнения значений в фазе 1 и фазе 2: $p = 0.008$) и число вхождений в целевую зону ($\chi^2 = 8$, $p = 0.018$, $L = 92$, $p = 0.016$, Т-критерий Вилкоксона для сравнения значений в фазе 1 и фазе 2: $p = 0.008$), однако монотонно снизилось как число полученных подкреплений ($\chi^2 = 5.4$, $p = 0.066$, $L = 92$, $p = 0.016$), так и время, проведенное в зоне подкрепления ($\chi^2 = 6$, $p = 0.049$, $L = 93$, $p = 0.008$, Т-критерий Вилкоксона для сравнения значений в фазе 1 и фазе 2: $p = 0.039$, в фазе 2 и фазе 3: $p = 0.023$). Эта группа мышей, вероятно, утратила пространственную ассоциацию между визуальными стимулами и расположением зоны получения подкреплений. Результаты свидетельствуют в пользу того, что требуется более подробный анализ поведенческих характеристик групп животных для установления различий в их поведении.

2.2. Пространственная организация и энтропийная динамика траекторий движения.

На рис. 2 показаны тепловые карты траекторий движения животных. Для измерения степени направленности передвижения мышей был применен критерий Рэлея (выводы о степени направленности движения сделаны из значения R (1), полученного непосредственно при расчете критерия, поскольку, в силу большого числа экспериментальных точек, значения для всех тестов Рэлея оказались меньше 0.001). Поведение мышей к концу первой экспериментальной фазы, в целом, стало более пространственно-равномерным, что может говорить в пользу привыкания животных к установке: $R = 0.236$ в первый день и $R = 0.18$ в восьмой день. В группе “Размер” после изменения конфигурации виртуального пространства направленность движения снижалась, $R = 0.127$ на девятый день обучения, но к последнему дню в целом восстанавливалась до значений, близких к исходным, $R = 0.201$.

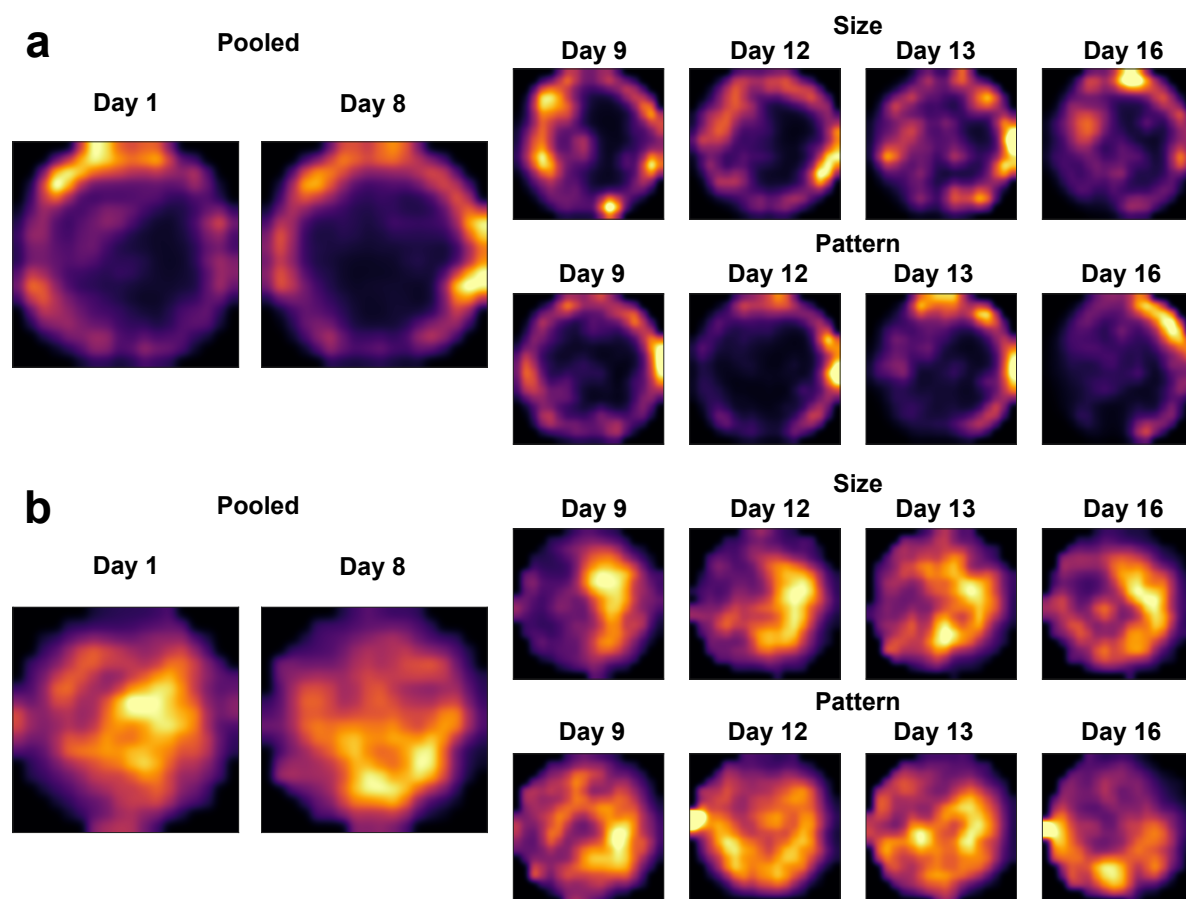


Рис. 2. Тепловые карты поведенческих данных о движении мышей, сгруппированные по дням эксперимента. Для фазы 1 данные мышей обеих групп объединены. *a* — тепловые карты времени, проведенного мышами в различных зонах открытого поля; *b* — тепловые карты скоростей движения мышей в различных зонах открытого поля

Fig. 2. Heatmaps on the behavioral data of mice locomotion, grouped by the experimental days. For the Phase 1 both groups mice data was pooled. *a* — heatmaps on time mice have spent in various open field zones; *b* — heatmaps on speed mice have demonstrated in different open field zones

В группе “Паттерн” изменение визуальных паттернов сначала также сопровождалось снижением направленности поведения и более равномерным распределением движения в пространстве ($R = 0.083$ на девятый день обучения). Однако с 12-го дня поведение животных стало резко более направленным относительно отдельных зон открытого поля: все значения R превышали 0.3, а на последний день достигали 0.441. Это подтверждает различия в поведении двух групп после изменения конфигурации виртуальной реальности и предоставляет дополнительное подтверждение тому, что мыши группы “Паттерн”, скорее всего, потеряли местонахождение зоны подкрепления.

Для дальнейшего анализа пространственной организации поведения животных были рассчитаны несколько энтропийных метрик - нормированная информационная энтропия Шеннона (2), дивергенция Кульбака-Лейблера (3) и коэффициент схожести траекторий (5). Результаты вычисления энтропийных метрик представлены на рис. 3. Все энтропийные метрики у мышей группы “Размер” выходят на плато еще в первые 8 экспериментальных дней, плато сохраняется вплоть до конца поведенческих тестов. Для нормированной энтропии Шеннона критерий тенденций Пейджа выявил статистически значимую монотонную

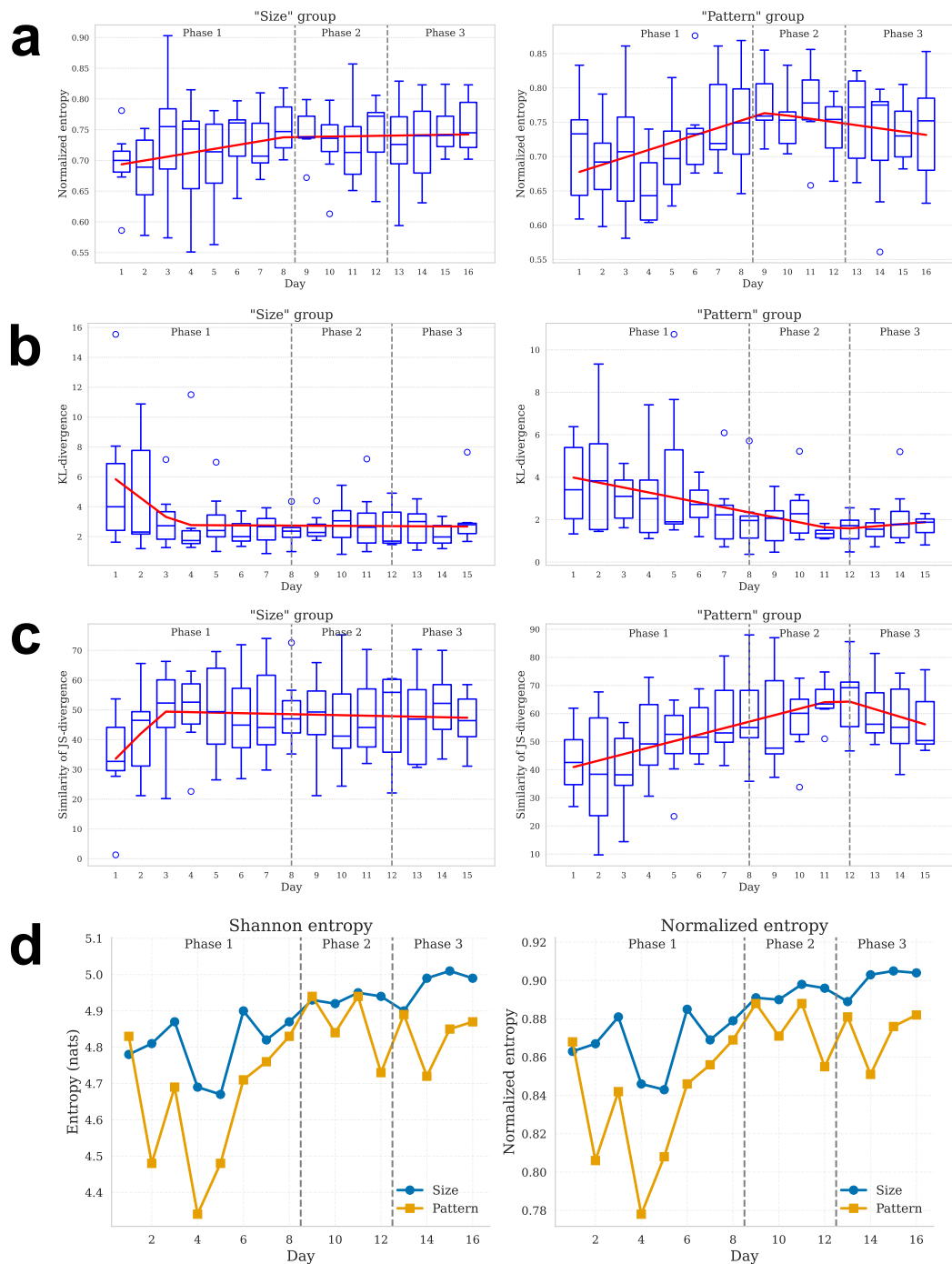


Рис. 3. Энтропийные метрики пространственной организации поведения мышей. *a* — нормированная информационная энтропия Шеннона; *b* — дивергенция Кульбака-Лейблера; *c* — коэффициент схожести траекторий движения; *d* — информационная энтропия Шеннона и нормированная энтропия для объединенных по группам мышей значений координат

Fig. 3. Entropy-based metrics of spatial organization in mice behavior. *a* — normalized Shannon's entropy; *b* — Kullback-Leibler divergence; *c* — locomotor trajectories similarity coefficient; *d* — Shannon's entropy and normalized entropy for coordinate values pooled across mouse groups

тенденцию к возрастанию (χ^2 -критерий Фридмана и критерий тенденций Пейджа: $\chi^2 = 22.2$, $p = 0.103$, $L = 10156$, $p < 0.001$), траектории движения животных становятся менее пространственно-организованными. При этом статистически значимых различий в значениях дивергенции Кульбака-Лейблера не выявлено ($\chi^2 = 8.2$, $p = 0.876$, $L = 7807$, $p = 0.274$), но выявлена статистически значимая монотонная тенденция увеличения коэффициента схожести траекторий ($\chi^2 = 11.5$, $p = 0.624$, $L = 8078$, $p = 0.03$). По-видимому, изменение конфигурации виртуального пространства не повлияло на пространственную организацию и сложность поведения этой группы мышей. У мышей группы “Паттерн“, напротив, выход на плато ни по одному энтропийному параметру не происходит, есть лишь излом в монотонном характере изменения метрик, происходящий в фазе представления измененного виртуального пространства. Характер направленности движения значимо меняется (нормированная энтропия Шеннона: $\chi^2 = 31.6$, $p = 0.007$, $L = 10156$, $p < 0.001$) в конце второй фазы и в третьей фазе монотонно усиливается, что согласуется с результатами теста Рэлея. В это же время общая пространственная схожесть траекторий движения у группы имеет статистически значимую монотонную тенденцию к возрастанию (дивергенция Кульбака-Лейблера: $\chi^2 = 15.9$, $p = 0.317$, $L = 8280$, $p = 0.002$; коэффициент схожести траекторий: $\chi^2 = 35.6$, $p = 0.001$, $L = 8776$, $p < 0.001$), однако она монотонно уменьшается в конце второй фазы и в третьей фазе. Примечательно, что в первый экспериментальный день, а также в дни изменения конфигурации виртуального пространства значения информационной энтропии Шеннона и нормированной энтропии для обеих групп практически совпадают (1 день: $H = 4.78$ и 4.83 нат, 9 день: $H = 4.93$ и 4.94 нат, 13 день: $H = 4.9$ и 4.89 нат для групп “Размер“ и “Паттерн“ соответственно). По-видимому, изменение визуальных паттернов влечет за собой перестраивание характера локомоторной активности у группы в целом. Такие поведенческие изменения было бы невозможно описать через изменение параметров общего пройденного расстояния, полученных подкреплений, вхождений в различные зоны и другие.

2.3. Корреляционный и регрессионный анализ поведенческих метрик.

Rewards-Parameter	Phase 1	Phase 2	Phase 3
Run time	$\rho = 0.34^{**}$	Size: $\rho = 0.55^{**}$ Pattern: $\rho = 0.25$	Size: $\rho = 0.51^{**}$ Pattern: $\rho = 0.51^*$
Time in the reward zone	$\rho = 0.73^{**}$	Size: $\rho = 0.29$ Pattern: $\rho = 0.49^{**}$	Size: $\rho = 0.73^{**}$ Pattern: $\rho = 0.78^{**}$
Entries to the reward zone	$\rho = 0.32^{**}$	Size: $\rho = 0.27$ Pattern: $\rho = 0.1$	Size: $\rho = 0.18$ Pattern: $\rho = 0.19$
Normalized entropy	$\rho = 0.35^{**}$	Size: $\rho = 0.56^{**}$ Pattern: $\rho = 0.42^*$	Size: $\rho = 0.75^{**}$ Pattern: $\rho = 0.73^{**}$

Таблица 1. Корреляционный анализ Спирмена в разных фазах эксперимента между параметром полученного подкрепления и поведенческими метриками. ρ — коэффициент корреляции Спирмена; * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$.

Table 1. Spearman correlation analysis across experimental phases for the rewards parameter and behavioral metrics. ρ — Spearman’s correlation coefficient; * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$

Для изучения взаимосвязи поведенческих метрик с успешностью выполнения задан-

ного поведения был проведен корреляционный анализ Спирмена (таблица 1), а также множественная линейная регрессия (7–11). Во время экспериментальной фазы 1 количество получаемых подкреплений значимо коррелировало со всеми предложенными метриками, наблюдалась сильная корреляция со временем, проведенным в зоне подкрепления. То есть, локомоторная активность вместе с пространственной организацией поведения позволяют, с высокой степенью точности, предсказывать успешность приобретения навыка при таком обучении.

Во второй фазе характер связей между параметрами отличался между группами. В группе “Размер” количество подкреплений было связано преимущественно со временем движения и нормированной энтропией, тогда как связь с временем пребывания в зоне подкрепления и числом входов в зону подкрепления не достигала статистической значимости. В группе “Паттерн”, напротив, значимые положительные корреляции наблюдались для времени пребывания в зоне подкрепления и нормированной энтропии, тогда как связь с общей двигательной активностью была слабее.

В третьей фазе эксперимента сильные положительные корреляции между числом подкреплений и временем пребывания в зоне подкрепления сохранялись в обеих группах. Кроме того, в обеих группах наблюдалась выраженная связь между числом подкреплений и нормированной энтропией и между числом подкреплений и временем движения. При этом число входов в зону подкрепления во второй и третьей фазах не было значимо связано с количеством подкреплений.

Уравнение множественной линейной регрессии относительно количества полученных подкреплений для мышей обеих групп в первой экспериментальной фазе:

$$Rewards_{Phase1} = -19 + 0.02 TRZ + 33.25 NE, \quad R_{adj}^2 = 0.62. \quad (7)$$

Для второй фазы эксперимента модели были рассчитаны отдельно для групп “Размер” и “Паттерн”:

$$Rewards_{Phase2,Size} = -18.23 + 0.01 TRZ + 37.46 NE, \quad R_{adj}^2 = 0.34, \quad (8)$$

$$Rewards_{Phase2,Pattern} = -0.46 + 0.02 TRZ + 0.23 RT, \quad R_{adj}^2 = 0.33. \quad (9)$$

Для третьей фазы эксперимента были получены следующие модели:

$$Rewards_{Phase3,Size} = -31.28 + 0.02 TRZ + 52.07 NE, \quad R_{adj}^2 = 0.77, \quad (10)$$

$$Rewards_{Phase3,Pattern} = -0.84 + 0.02 TRZ + 0.23 RT, \quad R_{adj}^2 = 0.6. \quad (11)$$

Для всех уравнений TRZ (Time in the reward zone) - время, проведенное в зоне подкрепления, NE (Normalized entropy) - нормированная информационная энтропия Шеннона, RT (Run time) - доля времени, в течение которого мышь находилась в движении. В итоговые модели вошли только статистически значимые предикторы.

Результаты множественной линейной регрессии согласуются с корреляционным анализом. В первой фазе модель, построенная по объединённым данным обеих групп, включала время пребывания в зоне подкрепления и нормированную энтропию и объясняла значительную долю вариативности количества подкреплений: $R_{adj}^2 = 0.62$.

Во второй фазе качество регрессионных моделей снизилось до умеренного в обеих группах: $R_{adj}^2 = 0.34$ для группы “Размер” и $R_{adj}^2 = 0.33$ для группы “Паттерн”. При этом в группе “Размер” в модель вошли время пребывания в зоне подкрепления и нормированная энтропия, тогда как в группе “Паттерн” — время пребывания в зоне подкрепления и время движения. Возможно, группа “Паттерн” ориентировалась в получении подкреплений на

покрытие наибольшей части виртуального пространства, так как связь зоны подкрепления с визуальными стимулами у них оказалась нарушена. В третьей фазе качество моделей возросло, особенно в группе “Размер“, где скорректированный коэффициент детерминации составил $R_{adj}^2 = 0.77$. Для группы “Паттерн“ значение R_{adj}^2 составило 0.60. Таким образом, на поздней стадии обучения регрессионные модели лучше описывали количество полученных подкреплений, что может указывать на более устойчивую связь между успешностью выполнения задачи и структурой поведения животных.

Для дополнительного различения характера локомоторной активности у мышей двух групп были построены регрессионные модели зависимости времени движения от пройденного расстояния:

$$Run\ time_{Size} = -97.8 + 13.4 \ln Distance, \quad R_{adj}^2 = 0.67. \quad (12)$$

$$Run\ time_{Pattern} = -72.4 + 10.8 \ln Distance, \quad R_{adj}^2 = 0.74. \quad (13)$$

Коэффициенты углового наклона моделей статистически значимо отличались (двухсторонний t-критерий Стьюдента, $t = 2.4$, $p = 0.017$, $df = 222$). Это указывает на различия в организации локомоторной активности, разные режимы двигательной активности и исследовательского поведения при одинаковых изменениях пройденного расстояния у групп мышей.

Заключение

При проведении исследований, включающих научение животных той или иной поведенческой задаче, исключительно важным требованием является наличие не только воспроизводимой экспериментальной парадигмы, но и достаточного набора количественных показателей и методов анализа, позволяющих описывать процессы обучения. Использование только конвенциональных показателей успешности научения, таких как число полученных подкреплений, общее пройденное расстояние, время движения или число входов в целевую зону, позволяет зафиксировать факт изменения поведения, однако не всегда дает возможность определить, связано ли это изменение именно с формированием навыка. Такие параметры могут отражать не только обучение, но и привыкание к экспериментальной установке, изменение уровня двигательной активности, снижение стресса, моторную адаптацию или изменение исследовательского поведения.

В данной работе рассмотрен многоуровневый подход к анализу приобретения поведенческого навыка у мышей в условиях виртуальной реальности. Вместо оценки процессов обучения только по изменениям одной или нескольких конвенциональных метрик успешности приобретения навыка использован комплекс взаимодополняющих поведенческих параметров, включающих анализ успешности получения подкреплений, динамику изменения параметров во времени, пространственную организацию траекторий, энтропийные характеристики поведения, направленность движения, а также корреляционную и регрессионную структуру поведенческих метрик. Такой подход позволяет рассматривать обучение как многопараметрический процесс перестройки структуры поведения животного.

Одним из преимуществ использованного подхода является применение кусочно-линейной регрессии для описания динамики поведенческих параметров. В отличие от простого сравнения значений параметров, полученных в отдельные дни или экспериментальные фазы, кусочно-линейная регрессия позволяет выявлять точки перехода между различными режимами поведения. Этот метод позволил определить интервал выхода ряда параметров на

плато и тем самым формализовать момент перехода животных от начального этапа освоения задачи к более устойчивому выполнению поведения. При этом было показано, что достижение плато по числу полученных подкреплений не означает полной стабилизации поведения, поскольку другие параметры, включая пространственную организацию траекторий, энтропию и связи между поведенческими метриками, могут продолжать изменяться.

Тепловые карты являются распространенным способом визуализации пространственного поведения, позволяют визуально оценить распределение активности животных в виртуальном пространстве и выявить зоны преимущественного пребывания или движения. Однако их интерпретация остается в значительной степени описательной, поэтому особенно важным оказывается дополнение визуального анализа количественными мерами пространственной организации. Информационная энтропия Шеннона, нормированная энтропия, дивергенция Кульбака–Лейблера и коэффициент схожести траекторий позволяют формализовать степень пространственной распределенности, устойчивости и рассогласованности поведения животных между последовательными экспериментальными днями.

Анализ энтропийных характеристик и направленности движения позволил выявить различия между группами животных, которые не могли быть полностью описаны с помощью только конвенциональных метрик. В частности, изменение визуальных паттернов приводило к перестройке пространственной организации поведения группы “Паттерн”, тогда как изменение размера виртуального пространства у группы “Размер” не сопровождалось столь выраженным нарушением структуры поведения. Эти результаты показывают, что число полученных подкреплений или общее пройденное расстояние не являются исчерпывающими показателями обученности: животные могут демонстрировать сходный уровень локомоторной активности, но различаться по направленности, хаотичности и пространственной связи поведения с зоной подкрепления.

Корреляционный анализ дополнительно показал, что успешность выполнения задачи определяется не отдельным изолированным параметром, а согласованной структурой поведенческих характеристик. На раннем этапе обучения число полученных подкреплений было связано с широким набором параметров, включая время движения, время пребывания в зоне подкрепления, число входов в эту зону и нормированную энтропию. На более поздних этапах корреляционная структура менялась: число входов в зону подкрепления переставало быть значимым, тогда как время пребывания в зоне подкрепления и нормированная энтропия сохраняли выраженную связь с числом получаемых подкреплений. Следовательно, важным показателем обучения является не только частота посещения целевой зоны, но и характер организации поведения относительно этой зоны.

Регрессионный анализ подтвердил, что параметры пространственной организации и двигательной активности могут совместно предсказывать количество полученных подкреплений. При этом состав значимых предикторов различался между экспериментальными группами и фазами, что указывает на различие стратегий поведения животных при изменении условий виртуальной среды. Таким образом, множественная регрессия позволяет не только оценивать вклад отдельных параметров в успешность выполнения задачи, но и описывать изменение структуры поведения в ходе обучения.

Полученные результаты показывают, что анализ энтропии, направленности движения, пространственных структур и корреляций дает информацию, недоступную при использовании только обычных статистических сравнений отдельных поведенческих параметров. Сравнение традиционных метрик обучения не дает информации о связи параметров между собой, изменении пространственной организации поведения, его устойчивости и направленности. Многоуровневый анализ позволяет перейти от констатации изменения отдельных показателей к описанию перестройки поведения как целостного процесса.

Следует также отметить ограничения предложенного подхода. Во-первых, очевидно, статистическая мощность используемых критериев зависит от числа животных и числа поведенческих сессий, что особенно важно при сравнении небольших экспериментальных групп. Во-вторых, энтропийные меры чувствительны к методу дискретизации пространства, в частности, к размеру координатной сетки. В-третьих, критерий Рэлея и энтропийные показатели зависят от длины поведенческих записей и числа зарегистрированных координатных точек. В-четвертых, корреляционный и регрессионный анализ устанавливают лишь математическое отношение между переменными и не могут быть индикаторами наличия причинно-следственных связей.

Перспективным дополнением к рассмотренным методам представляется использование скрытых марковских моделей для выявления латентных поведенческих состояний животных и переходов между ними [23]. Расширение рассмотренного подхода набором более комплексных методов анализа данных и машинного обучения может сделать оценку процессов научения животных более полной, чувствительной и пригодной для сопоставления с нейрофизиологическими данными.

Список литературы

1. *Buccafusco JJ*. Methods of Behavior Analysis in Neuroscience. 2nd ed. Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis; 2009. 374 p.
2. *Petukhov AY, Polevaya SA* Measuring cognitive potential based on the performance of tasks of various levels of complexity. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2022;30(3):311–321. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-3-311-321.
3. *Сварник О. Е., Булава А. И., Гладиллин Д. Л., Нажесткин И. А., Кузина Е. А.* Актуализация имеющегося опыта и особенности последующего научения // Экспериментальная психология. 2020. Т. 13, № 3. С. 118–131. DOI: 10.17759/exppsy.2020130309.
4. *Ramírez-Ruiz J, Grytskiy D, Mastrogiuseppe C, Habib Y, Moreno-Bote R*. Complex behavior from intrinsic motivation to occupy future action-state path space. *Nat Commun*. 2024;15(1):6368. DOI: 10.1038/s41467-024-49711-1.
5. *Smith AC, Frank LM, Wirth S, Yanike M, Hu D, Kubota Y, Graybiel AM, Suzuki WA, Brown EN*. Dynamic analysis of learning in behavioral experiments. *J Neurosci*. 2004;24(2):447–61. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2908-03.2004.
6. *Meenakshi PK, Mehrotra D, Nruthyathi N, Almeida-Filho D, Lee YS, Silva A, Balaji J*. Novel measures of Morris water maze performance that use vector field maps to assess accuracy, uncertainty, and intention of navigational searches. *Hippocampus*. 2022;32(4):264–285. DOI: 10.1002/hipo.23404.
7. *León A, Hernández V, Huerta U, Hernández-Linares CA, Toledo P, Avendaño Garrido ML, Escamilla Navarro E, Guzmán I*. Ecological Location of a Water Source and Spatial Dynamics of Behavior Under Temporally Scheduled Water Deliveries in a Modified Open-Field System: An Integrative Approach. *Front. Psychol*. 2020; 11:577903. DOI: 10.3389/fpsyg.2020.577903.
8. *Amir N, Suliman-Lavie R, Tal M, Shifman S, Tishby N, Nelken I*. Value-complexity tradeoff explains mouse navigational learning. *PLoS Comput Biol*. 2020;16(12):e1008497. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1008497.
9. *Tanaka S, Young JW, Halberstadt AL, Masten VL, Geyer MA*. Four factors underlying mouse behavior in an open field. *Behav Brain Res*. 2012;233(1):55–61. DOI: 10.1016/j.bbr.2012.04.045.
10. *Rogers J, Churilov L, Hannan AJ, Renoir T*. Search strategy selection in the Morris water maze indicates allocentric map formation during learning that underpins spatial memory formation. *Neurobiol Learn Mem*. 2017;139:37–49. DOI: 10.1016/j.nlm.2016.12.007.
11. *von Ziegler LM, Roessler FK, Sturman O, Waag R, Privitera M, Duss SN, O'Connor EC*,

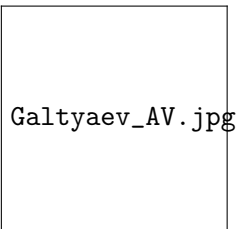
- Bohacek J.* Analysis of behavioral flow resolves latent phenotypes. *Nat Methods*. 2024;21(12):2376–2387. DOI: 10.1038/s41592-024-02500-6.
12. *Freund J, Brandmaier AM, Lewejohann L, Kirste I, Kritzler M, Krüger A, Sachser N, Lindenberger U, Kempermann G.* Emergence of individuality in genetically identical mice. *Science*. 2013;340(6133):756–9. DOI: 10.1126/science.1235294.
 13. *Maei HR, Zaslavsky K, Wang AH, Yiu AP, Teixeira CM, Josselyn SA, Frankland PW.* Development and validation of a sensitive entropy-based measure for the water maze. *Front Integr Neurosci*. 2009;3:33. DOI: 10.3389/neuro.07.033.2009.
 14. *Гальтяев А. В., Сварник О. Е.* Нейронное обеспечение когнитивных процессов: маркеры в мозге // *Познание и переживание*. 2024. Т. 5, № 4. С. 111–134. DOI: 10.18500/0869-6632-00323510.51217/cogexp_2024_05_04_08.
 15. *Thurley K, Ayaz A* Virtual reality systems for rodents. *Curr Zool*. 2017;63(1):109–119. DOI: 10.1093/cz/zow070.
 16. *Harvey CD, Collman F, Dombeck DA, Tank DW.* Intracellular dynamics of hippocampal place cells during virtual navigation. *Nature*. 2009;461(7266):941–6. DOI: 10.1038/nature08499.
 17. *Pettit NL, Yap EL, Greenberg ME, Harvey CD.* Fos ensembles encode and shape stable spatial maps in the hippocampus. *Nature*. 2022;609(7926): 327–334. DOI: 10.1038/s41586-022-05113-1.
 18. *Гальтяев А. В. Сварник О. Е.* Применение технологий виртуальной реальности для изучения когнитивных процессов на примере обучения и памяти у мышей линии C57Bl/6 // *Труды 67-ой Всероссийской научной конференции МФТИ «Нано-, био-, информационные, когнитивные и социогуманитарные науки и технологии»*. Москва, Физматкнига, 2025. С. 24–27.
 19. *Kislin M, Mugantseva E, Molotkov D, Kuleshkaya N, Khirug S, Kirilkin I, Pryazhnikov E, Kolikova J, Toptunov D, Yuryev M, Giniatullin R, Voikar V, Rivera C, Rauvala H, Khiroug L.* Flat-floored air-lifted platform: a new method for combining behavior with microscopy or electrophysiology on awake freely moving rodents. *J Vis Exp*. 2014;(88):e51869. DOI: 10.3791/51869.
 20. *Landler L, Ruxton GD, Malkemper EP.* Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behav Ecol Sociobiol*. 2018;72(8):128. DOI: 10.1007/s00265-018-2538-y.
 21. *Shibata K, Sasaki Y, Bang JW, Walsh EG, Machizawa MG, Tamaki M, Chang LH, Watanabe T.* Overlearning hyperstabilizes a skill by rapidly making neurochemical processing inhibitory-dominant. *Nat Neurosci*. 2017;20(3):470–475. DOI: 10.1038/nn.4490.
 22. *Lin J.* Divergence measures based on the Shannon entropy. *IEEE Trans. Inf. Theory*. 1991;37(1):145–151. DOI: 10.1109/18.61115.
 23. *Shuto H, Maeda T, Koike C, Takahashi M, Mandai M, Matsuyama T.* Hidden Markov models reveal behavioral state dynamics in depth-related locomotion in mice. *PLoS One*. 2025;20(8):e0329367. DOI: 10.1371/journal.pone.0329367.

References

1. *Buccafusco JJ.* *Methods of Behavior Analysis in Neuroscience*. 2nd ed. Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis; 2009. 374 p.
2. *Petukhov AY, Plevaya SA* Measuring cognitive potential based on the performance of tasks of various levels of complexity. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2022;30(3):311–321. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-3-311-321.
3. *Svarnik OE, Bulava AI, Gladilin DL, Nazhestkin IA, Kuzina EA.* Actualization of Existing Experience and Features of Subsequent Learning. *Eksperimental'naya psikhologiya = Experimental Psychology*. 2020;13(3):118–131. DOI: 10.17759/exppsy.2020130309. (In Russian).

4. Ramírez-Ruiz J, Grytskyy D, Mastrogiuseppe C, Habib Y, Moreno-Bote R. Complex behavior from intrinsic motivation to occupy future action-state path space. *Nat Commun.* 2024;15(1):6368. DOI: 10.1038/s41467-024-49711-1.
5. Smith AC, Frank LM, Wirth S, Yanike M, Hu D, Kubota Y, Graybiel AM, Suzuki WA, Brown EN. Dynamic analysis of learning in behavioral experiments. *J Neurosci.* 2004;24(2):447–61. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2908-03.2004.
6. Meenakshi PK, Mehrotra D, Nruthyathi N, Almeida-Filho D, Lee YS, Silva A, Balaji J. Novel measures of Morris water maze performance that use vector field maps to assess accuracy, uncertainty, and intention of navigational searches. *Hippocampus.* 2022;32(4):264–285. DOI: 10.1002/hipo.23404.
7. León A, Hernández V, Huerta U, Hernández-Linares CA, Toledo P, Avendaño Garrido ML, Escamilla Navarro E, Guzmán I. Ecological Location of a Water Source and Spatial Dynamics of Behavior Under Temporally Scheduled Water Deliveries in a Modified Open-Field System: An Integrative Approach. *Front. Psychol.* 2020; 11:577903. DOI: 10.3389/fpsyg.2020.577903
8. Amir N, Suliman-Lavie R, Tal M, Shifman S, Tishby N, Nelken I. Value-complexity tradeoff explains mouse navigational learning. *PLoS Comput Biol.* 2020;16(12):e1008497. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1008497.
9. Tanaka S, Young JW, Halberstadt AL, Masten VL, Geyer MA. Four factors underlying mouse behavior in an open field. *Behav Brain Res.* 2012;233(1):55–61. DOI: 10.1016/j.bbr.2012.04.045.
10. Rogers J, Churilov L, Hannan AJ, Renoir T. Search strategy selection in the Morris water maze indicates allocentric map formation during learning that underpins spatial memory formation. *Neurobiol Learn Mem.* 2017;139:37–49. DOI: 10.1016/j.nlm.2016.12.007.
11. von Ziegler LM, Roessler FK, Sturman O, Waag R, Privitera M, Duss SN, O'Connor EC, Bohacek J. Analysis of behavioral flow resolves latent phenotypes. *Nat Methods.* 2024;21(12):2376–2387. DOI: 10.1038/s41592-024-02500-6.
12. Freund J, Brandmaier AM, Lewejohann L, Kirste I, Kritzler M, Krüger A, Sachser N, Lindenberger U, Kempermann G. Emergence of individuality in genetically identical mice. *Science.* 2013;340(6133):756–9. DOI: 10.1126/science.1235294.
13. Maei HR, Zaslavsky K, Wang AH, Yiu AP, Teixeira CM, Josselyn SA, Frankland PW. Development and validation of a sensitive entropy-based measure for the water maze. *Front Integr Neurosci.* 2009;3:33. DOI: 10.3389/neuro.07.033.2009.
14. Galtiaev AV, Svarnik OE. Neuronal bases of cognitive processes: markers in the brain. *Poznanie i perezhivanie [Cognition and Experience].* 2024;5(4):111–134. DOI: 10.51217/cogexp_2024_05_04_08. (In Russian).
15. Thurley K, Ayaz A Virtual reality systems for rodents. *Curr Zool.* 2017;63(1):109–119. DOI: 10.1093/cz/zow070.
16. Harvey CD, Collman F, Dombeck DA, Tank DW. Intracellular dynamics of hippocampal place cells during virtual navigation. *Nature.* 2009;461(7266):941–6. DOI: 10.1038/nature08499.
17. Pettit NL, Yap EL, Greenberg ME, Harvey CD. Fos ensembles encode and shape stable spatial maps in the hippocampus. *Nature.* 2022;609(7926): 327–334. DOI: 10.1038/s41586-022-05113-1.
18. Galtiaev AV, Svarnik OE. Application of Virtual Reality Technologies in the Study of Cognitive Processes: Evidence from Learning and Memory in C57BL/6 Mice. *Proceedings of the 67th All-Russian Science conference MIPT «Nano-, bio-, information, cognitive and socio-humanitarian sciences and technologies».* Moscow, Fizmatkniga. 2025. P. 24–27. (In Russian).
19. Kislin M, Mugantseva E, Molotkov D, Kuleshkaya N, Khirug S, Kirilkin I, Pryazhnikov E,

- Kolikova J, Toptunov D, Yuryev M, Giniatullin R, Voikar V, Rivera C, Rauvala H, Khiroug L. Flat-floored air-lifted platform: a new method for combining behavior with microscopy or electrophysiology on awake freely moving rodents. *J Vis Exp*. 2014;(88):e51869. DOI: 10.3791/51869.
20. Landler L, Ruxton GD, Malkemper EP. Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behav Ecol Sociobiol*. 2018;72(8):128. DOI: 10.1007/s00265-018-2538-y.
 21. Shibata K, Sasaki Y, Bang JW, Walsh EG, Machizawa MG, Tamaki M, Chang LH, Watanabe T. Overlearning hyperstabilizes a skill by rapidly making neurochemical processing inhibitory-dominant. *Nat Neurosci*. 2017;20(3):470–475. DOI: 10.1038/nn.4490.
 22. Lin J. Divergence measures based on the Shannon entropy. *IEEE Trans. Inf. Theory*. 1991;37(1):145–151. DOI: 10.1109/18.61115.
 23. Shuto H, Maeda T, Koike C, Takahashi M, Mandai M, Matsuyama T. Hidden Markov models reveal behavioral state dynamics in depth-related locomotion in mice. *PLoS One*. 2025;20(8):e0329367. DOI: 10.1371/journal.pone.0329367.



Гальтяев Алексей Владимирович — родился в Стерлитамаке (1999). Окончил Московский физико-технический институт (2021 - бакалавриат, прикладные математика и физика, 2023 - магистратура, прикладная математика и информатика). В настоящее время обучается в аспирантуре МФТИ (биофизика). Работает лаборантом-исследователем в НИЦ "Курчатовский институт" и старшим преподавателем в Московском институте психоанализа. Область научных интересов: исследование процессов обучения животных и результирующей активности нейронов головного мозга

Россия, 141701 Московская область, г. Долгопрудный, Институтский пер., 9
Московский физико-технический институт
Россия, 123182, г. Москва, пл. Академика Курчатова, д. 1
НИЦ "Курчатовский институт"
E-mail: galt'yaev21@gmail.com
ORCID: 0009-0009-1875-9537
AuthorID (eLibrary.Ru): 1285092



Сварник Ольга Евгеньевна — окончила Южно-Орегонский университет (США, 1996) со степенью бакалавра психологии, Республиканский центр гуманитарного образования (1998) и аспирантуру Института психологии РАН (2001). Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата психологических наук по специальности «Психофизиология» (2003). Работает в лаборатории психофизиологии им. В. Б. Швыркова Института психологии РАН в должности ведущего научного сотрудника. Является деканом факультета наук о жизни Московского института психоанализа. Область научных интересов: активность мозга и отдельных нейронов в процессе приобретения и хранения навыков/знаний.

Россия, 141701 Московская область, г. Долгопрудный, Институтский пер., 9
Московский физико-технический институт
E-mail: olgaesvarnik@yandex.ru
ORCID: 0000-0002-0439-4532
AuthorID (eLibrary.Ru): 92096