人工树突计算：神经形态电路中树突的价值。

D. J. Mannion [1*], A. J. Kenyon [1]

[1]伦敦大学学院（UCL）电子与电气工程系，英国伦敦。

*通讯作者：daniel.mannion.13@ucl.ac.uk

摘要

仿生计算在神经元和突触方面取得了巨大成功。然而，它们之间的连接——树突——也发挥着重要作用。本文探讨了复现树突计算的动机，并提出一个框架，以指导未来构建树突计算的尝试。该框架指出了树突的关键特性，并以声音定位任务为例展示了树突计算。我们评估了树突对一个

BiLSTM 神经网络性能的影响，发现树突预处理能够减小
达到阈值性能所需的网络规模。

1 引言与背景理论

由神经元和突触构成的神经网络已成功推动了机器学习领域的发展。这种架构具有良好的泛化能力，因此，决策神经元和可调节突触权重这一基本概念已应用于多种领域。然而，尽管深度神经网络的性能不断提升，其能效与生物对应物之间仍存在巨大差距 [1]。为何会存在这种差距？找出这两种系统之间的差异，是开发能够解决这一问题的替代架构的关键。

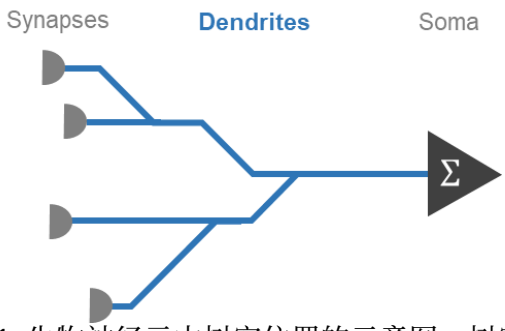

图 1. 生物神经元中树突位置的示意图。树突形成树状结构，将突触与神经元胞体连接起来。

深度神经网络模型与生物神经网络之间的一个显著差异，在于连接突触与神经元胞体的连接结构。本文其余部分将按照该领域的惯例，简称神经元胞体为神经元。在神经网络中，这些连接是理想的，数据能够瞬时从突触传输到神经元，且不会发生失真。但生物体内并非如此。连接突触与神经元的树突构成复杂的树状结构，其分支会延迟、衰减并转换沿其传递的动作电位。

树突计算的一个例子是确定入射声音方向。[2] 研究发现，听神经树突树引入的延迟可以补偿声音到达左右耳朵的时间差。声音先后到达左耳和右耳所产生的时间差，会分别在听神经中引发活动，并编码入射声音的角度。例如，如果声音正好来自前方，那么左右两侧听神经的活动会

同时发生。如果声源逐渐向左移动，右耳的活动就会越来越晚发生。因此，要确定声音来自哪个角度，听神经必须解码这两个信号之间的时间差。

树突树通过形成多个分支来协助完成这一计算，每个分支专门用于检测特定的时间差。单个分支通过对来自左耳或右耳的信号施加相应的延迟，使两侧的活动重新同步，从而针对特定时间差进行调谐。这样一来，总活动的振幅便会增大，促使相连的神经元发放。相反，如果特定分支引入的时间延迟与左右两侧活动之间的时间差不匹配，那么总活动的振幅就不足以促使神经元发放。

因此，可以使用一组这样的神经元来解码声音的来源角度；每个神经元的树突树都针对特定的时间差进行调谐。由此形成的单层神经网络中，每个输出神经元都对应一个特定的角度范围。有研究指出，采用这种架构，生物神经元能够以 10-100μs [3]–[6] 的分辨率检测时间间隔。

过去已有对树突的仿真研究。例如，一种方法是设计电路来复现神经科学家使用的模型。线性电缆模型描述了树突的基本电子特性。该模型将树突视为被绝缘层包围的导电通道。对于随时间变化的信号，绝缘层会产生电容，导致电流从树突核心泄漏到外部环境。此外，还有一个额外的漏电项，会使膜电位趋于静息值。

尝试复现该模型的方法使用 MOSFET 内部的硅通道来模拟漏电流，并将其与电容器并联。[7] 该电路模拟树突的一个区段，并可串接起来形成更长的树突分支。研究表明，在小电压偏置下，该实现能够复现线性电缆理论模型的响应；但在较大电压下，电路的行为会偏离该模型。

这种树突设计已应用于赢家通吃网络中的关键词检测问题（即在录制的音频中检测特定词语）。[8]

上述尝试旨在模拟线性电缆理论，而其他研究则试图更进一步，复现树突中特定离子的浓度。例如，研究人员已在模拟电路中复现钙和钠浓度的影响，以生成树突内的电位 [9]。与线性电缆理论相比，这会带来更复杂的电路实现，但也有望产生更丰富的动态特性。

或者，也可以不直接实现树突，而是复现树突的某些特性。例如，研究人员利用非易失性存储器交叉阵列电路复现树突的衰减和延迟特性，以实现脉冲时序依赖可塑性（STDP）行为 [10]；还有一些研究则使用硅通道来实现“加”和“减”的特性。[11]

无论我们选择如何复现树突，仍有一些问题有待探讨：树突应如何使用、它们会对神经网络性能产生什么影响，以及树突的哪些特性对计算至关重要。回答这些问题十分重要，因为它们必然会影响我们构建树突的方式。关于树突应如何使用的答案，决定了应复现哪些特性；而确定所需特性，则会影响应采用哪些技术来构建树突。

本文聚焦于这些基本问题，同时不预设构建树突所采用的技术。我们提出了一个通用框架，可适用于不同领域，无论采用电子、光子还是其他介质。我们首先汇总生物树突中观察到的特性，随后介绍树突的应用，以展示其潜在影响。这些应用示例并非面面俱到，但我们希望它们能启发树突的新用途。

2 框架

2.1 树突特性树突具有多种特性。

性，无论是被动的还是主动的。这些特性可以使计算在树突树内进行，或者使通道具有更高的带宽。我们确定了一些在多种生物树突中观察到的特性，并在下文加以描述。对于每种特性，我们都指出了能够量化该特性并用于比较不同技术的关键描述指标。

在谈及生物行为时，我们选择关注行为产生的效果，而非导致这些行为的生物化学机制。我们作出这一决定，是希望对人工树突的实现方式保持中立。了解产生这些行为的生物化学机制，确实可能有助于启发构建树突的新方法，但如果我们只对特定行为感兴趣，这并非必要。

A. 延迟线

与任何通信信道一样，树突在输入传递过程中会自然地产生时间延迟。但与通信信道不同，这种延迟是有益的。动作电位沿树突传播时产生的延迟可用于计算 [12]。例如，当突触输入位于树突上的不同位置时，来自靠近神经元胞体位置的动作电位会比来自树突更远处的输入更早到达。动作电位到达时间的差异，实际上会根据其产生位置所在的树突位置为其标记。有证据表明，生物体会利用这一机制来识别雏鸡听到的噪声位置。在神经网络中引入延迟的能力，可能有助于分析时间编码数据——下一节将介绍一个相关实例。

延迟线的关键描述参数是单位长度所引入的延迟量。根据实现方式的不同，该参数的取值范围可能有所不同，并受到信号在相应介质中的传播速度限制。确定这一特性，也能说明树突所需的物理尺寸。自然，传播速度越快的介质，需要的树突就越长，从而增大电路尺寸。因此，为了缩小电路占用面积，单位长度的延迟越大越理想。

B. 频率相关展宽与低通滤波

到目前为止，我们一直将树突引起的延迟视为恒定值，或至少假设我们考虑的是整个动作电位的传播。然而，动作电位是一种复杂的函数，由多个频率分量组合而成，每个分量在树突中的传播速度各不相同。因此，动作电位的不同频率分量会经历不同的延迟，进而导致动作电位变宽。树突本质上起着低通滤波器的作用，使动作电位变宽并衰减。

然而，动作电位变宽的程度并非固定不变。相反，动作电位变宽的程度可能取决于脉冲序列的频率以及先前的动作电位。例如，在大鼠海马锥体神经元中观察到，脉冲序列频率越高，每个动作电位变宽的程度就越大 [13]。因此，这种行为比简单的低通滤波器更为复杂。

我们可以将这种行为表示为一个截止频率可调的低通滤波器。对于频率更高的脉冲序列，截止频率会降低，从而使动作电位的展宽程度更大。我们应注意，Kim 等人 [13] 指出，随着脉冲序列频率升高，动作电位展宽程度的增加并非即时发生。相反，需要多个频率较高的动作电位脉冲，展宽程度才会发生变化。因此，必然存在某种整合过程来引发这一效应。我们可以用一个状态变量来表示这一过程，该变量定义截止频率并随时间更新。

C. 可变传播速度

迄今为止，我们一直将树突引入的给定频率分量的延迟视为恒定值；现在，我们将这一概念进一步拓展，引入根据突触活动等输入，在树突某一段内改变传播速度的能力。这会产生一种取决于某种输入活动的延迟。至此，树突通道的复杂性已超越固定结构，开始具备对其环境作出响应的能力。

动作电位传导速度可能具有各向异性，树突会根据局部突触输入调节其速度。[14] 还有证据表明，速度不仅取决于突触活动，也取决于神经元的放电阈值。例如，实验已表明，通过外部电场调节神经元的放电阈值，可以调节注入动作电位的传播速度 [15]。这一方法利用外部电场调节神经元阈值 [16]。

因此，存在多种调节动作电位传播速度的机制，这可能使树突内的计算更加灵敏。复制这一行为可能很重要，因为它能够动态控制树突特性，使其能够响应输入。例如，调节动作电位传导速度类似于通信系统中采用的相位／频率调制。因此，有望将多个突触输入编码到单个脉冲序列中。

D. 放大

在多种样本中都观察到了树突内的放大现象，例如猫的脊髓运动神经元 [17], 新皮层神经元的树突内 [18] 以及大鼠海马树突中 [19]。研究认为，放大对于沿较长树突（如运动神经元的树突）传递突触输入至关重要 [12]。

研究还发现，放大程度会因树突部位而异。在树突模拟中，树突干内的放大最强 ~24倍，而到了外侧分支处则减弱 ~1。7 倍。[19] 这种变化与树突分支的阻抗呈负相关；阻抗从树突干内的 $54M\Omega$ 变化到外侧分支处的 $1200M\Omega$ 。

如果要构建更大的树突树，在人工树突中实现增益至关重要。否则，动作电位在网络中传播时会逐渐衰减，最终变得微不足道，这会限制网络的规模。此外，增益的存在表明，树突片段可能会像神经元的神经元胞体那样发挥作用。如果增益足够大，该片段可能会表现出类似放电事件的特征。

E. 整合

树突中的整合过程十分复杂。整合的线性程度取决于动作电位的时序、幅度，以及它们在树突树上的空间间距。一般而言，整合可分为三种不同模式：亚线性、线性和超线性 [20]。

为展示树突整合对振幅的依赖性，先前的研究观察了海马 CA3 锥体神经元内的整合，发现振幅为 <5mV 的所有动作电位均呈线性整合。[21] 相比之下，振幅较大的动作电位是否呈线性整合，取决于其时序和振幅。对于振幅较大的输入，观察到了次线性整合，但只有在两个输入几乎同时到达时才会如此。

尽管观察到了多种不同的整合方式，研究人员发现，有些细胞会利用次线性和超线性整合，克服树突上的衰减等空间效应，从而实现整体上的线性整合 [22]。

这些不同整合模式的作用仍存在争议。可能只需线性求和就能改善动作电位的传递；也可能整合类型取决于树突所属神经元的类型。在尚未明确这一问题的答案之前，作为设计者，我们应尝试复现生物神经元中观察到的每一种整合方式。这将使设计者在设计树突电路时拥有更大的自由度，也可能有助于开发能够抵消信号衰减等非理想变换的系统。

F. 区室化

树突分支可以实现不同程度的区室化 [23]。区室化使突触与不同区室内的突触彼此独立。这使树突能够选择性地耦合相邻突触。

树突内区室化的定义因研究而异。有时，它指的是树突的一个区域与另一个区域在电子层面上的隔离程度；树突棘就是一个很好的例子 [24]。但这个词也用于描述彼此独立的计算模块：树突的某一区域表现出可塑性，而另一区域则没有 [25]。

尽管这两种解释有所不同，我们认为后者是前者的结果。如果不存在某种形式的电区室化，学习就不可能实现区室化。例如，[25] 中观察到的树突不同区域在可塑性响应上的差异，可以用钙离子浓度的差异来解释；这是一种电子区室化。

区室化的形成有多种原因，其中之一是扩散动力学。离子在树突中扩散时，随着离注入位点越来越远，其浓度会逐渐降低。最终，离子浓度变得可以忽略，不再影响树突该区域的性质 [26], [27]。我们可以将这些区段视为彼此区室化。

区室化还有其他成因，例如树突区段的物理结构或尺寸。树突棘就是一个很好的例子。树突棘与树突相连处的狭窄部直径约为 140nm，这会减缓离子在树突棘与树突分支之间的扩散 [28]。树突分支的直径也有类似影响：较细的分支会降低离子扩散的速度，从而进一步隔离树突的相邻区段[27]。

生物学中的区室化是由树突中离子和神经递质的扩散特性造成的，这一事实表明，同一段树突可能表现出不同的

区室化特性，具体取决于离子种类。这是树突相较于沿导线传输的电子可能具有的一项优势。

G. 复用

动作电位如何在神经元和树突内复用，一直是个备受争议的话题。目前尚不清楚树突是否会主动复用不同离子种类的动作电位。相反，叠加现象更为明显。因此，这种复用依赖于频分复用[29]–[31], 时分复用，或更复杂的编码方案[32]。

不过，有些系统能够在同一通道内复用信号，同时将串扰降至最低。例如，在光通信中，波分复用可将多个数据流合并到一根光纤中。引入复用有助于应对树突密集网络的布线难题。尽管生物树突具有的连接性、密度和复杂性是我们难以在固态电子学中复制的，但我们可以通过将不同的树突路径复用到单一通道中来缓解这一问题。

3 树突计算示例

在确定树突的计算特性以及树突计算的一个生物学实例后，我们需要考虑它在神经形态系统中可能发挥作用的领域。目前，神经形态电路侧重于可实现通用计算的可训练突触。这是一种灵活的方法，可应用于多种计算问题。相比之下，树突方法似乎并不具备同等的灵活性。从声音定位这一生物学实例中，我们看到，树突树的结构，即其分支的长度，在计算中起着至关重要的作用。假设这种结构是以特定形式制造出来，以解决某个特定的计算问题，那么该系统本质上就是硬编码的。制造完成后，要调整树突结构并不容易。因此，树突计算更适合用于处理固定的计算任务。输入信号的预处理阶段就是这类任务的一个例子。

3.1 预处理：数据转换以树突发挥作用的生物学实例为例

在声音定位中，树突树本质上是在对数据进行解码或转换，以便神经网络随后进行分析，如图 2B 所示。起初，感兴趣的信息（声音方向）通过声音到达左右耳的时间差进行编码。树突树将这种数据表示转换为一组神经元，其中每个神经元对应声音传来的一个特定角度，即一种空间编码。这种数据编码可能更适合神经网络进行分类。

为了展示树突在这一作用中的有效性，我们重现了同一个声音定位问题，并比较了经过和未经树突预处理的神经网络。神经网络的任务是对两个脉冲之间的时间间隔进行分类。我们模拟了不同规模网络的准确率，以评估与不含树突的网络相比，树突能否使网络在规模较小时也达到更高的准确率。

该任务的数据集由一组人工音频脉冲构成。生成两个宽度为 10ms、频率为 440Hz 的正弦波脉冲。其中一个脉冲被人为延迟，以模拟脉冲到达两只耳朵的时间略有不同。为模拟真实场景，在每个信号中加入噪声，包括随机加性白噪声和抖动噪声，以扰乱信号的时序。数据集包含三种延迟：0、5 和 10ms。

如图 3A 所示，神经网络由一个输入双向长短期记忆（BiLSTM）层 [33] 和一个全连接输出层组成。BiLSTM 层为网络引入短期和长期记忆，使其能够对时间序列数据进行分类。该层有 2 个输入，隐藏节点数则在 1 到 10 之间变化，以评估网络规模的影响。BiLSTM 层连接到具有 3 个输出的全连接输出层，每个输出对应网络需要分类的 3 种延迟之一。

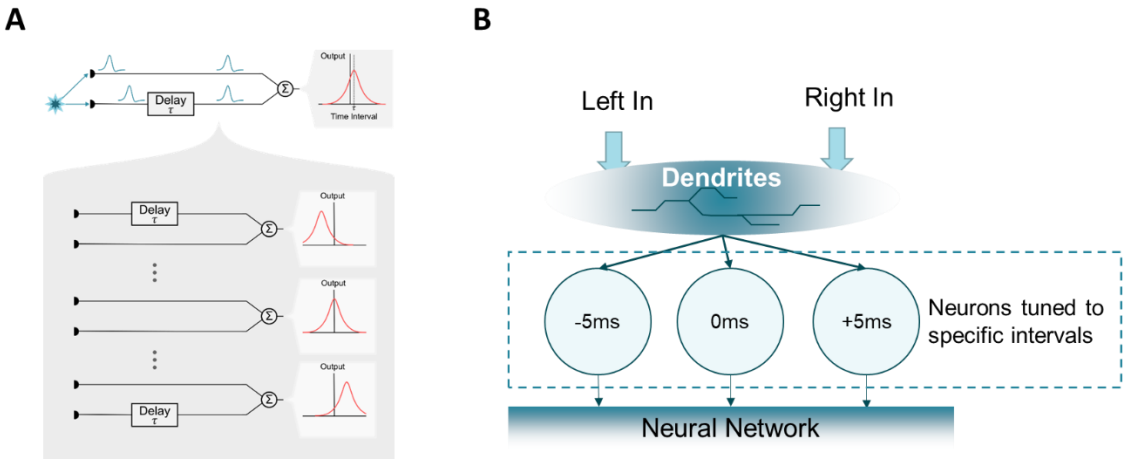

图 2. 利用树突预处理实现声音定位。A) 听神经中的树突通过延迟突触输入，帮助神经元检测来自左耳和右耳的相位差。通过调整一个通道相对于另一个通道的延迟，当输入的相位与树突引入的延迟相对应时，突触输入会发生重叠。这样，神经元对间隔这一特定延迟的输入最为活跃。通过调整树突延迟，可以调节这种敏感性。B) 将树突用作预处理元件的示意图。树突将来自左右通道的时间编码输入转换为空间编码，其中每个神经元对应一个特定的时间间隔。

全连接层的权重使用 Adam优化器 [34], 进行训练，这是一种随机梯度下降的变体。我们主要关注给定网络规模下的学习速度。因此，我们将训练限制为 50 个训练轮次，并在训练期间无论达到何种准确率，都会验证网络的性能。这样便可以比较有无树突时网络的学习速度。

树突位于网络的输入端。每个树突都用于对输入施加延迟。我们将两个输入通道中的一个设为参考通道，并将其无延迟地传入 LSTM网络。第二个通道连接到两个树突，其中一个不产生延迟，另一个产生 10 毫秒的延迟，这对应于数据集中最大的延迟。此时，树突层输出三个信号：第一个通道（无延迟）以及第二个通道的两个副本（延迟逐渐增加）；因此，LSTM 层的输入由两个扩展为三个。全连接输出层保持不变。

我们训练了普通 BiLSTM 网络和树突增强型双向长短期记忆网络，以评估它们对生成的数据集中脉冲时序间隔进行分类的准确率。图 3B 展示了随着 BiLSTM 网络规模增大，两者的表现。每种规模的网络都在包含 800 个样本的训练数据集上训练，最多进行 50 个训练轮次。网络的准确率通过另一个同样包含 800 个样本的测试数据集进行验证。由于训练过程具有随机性，我们针对每种网络规模重复了 40 次，并在图 3B 中绘制了这些试验的平均准确率。

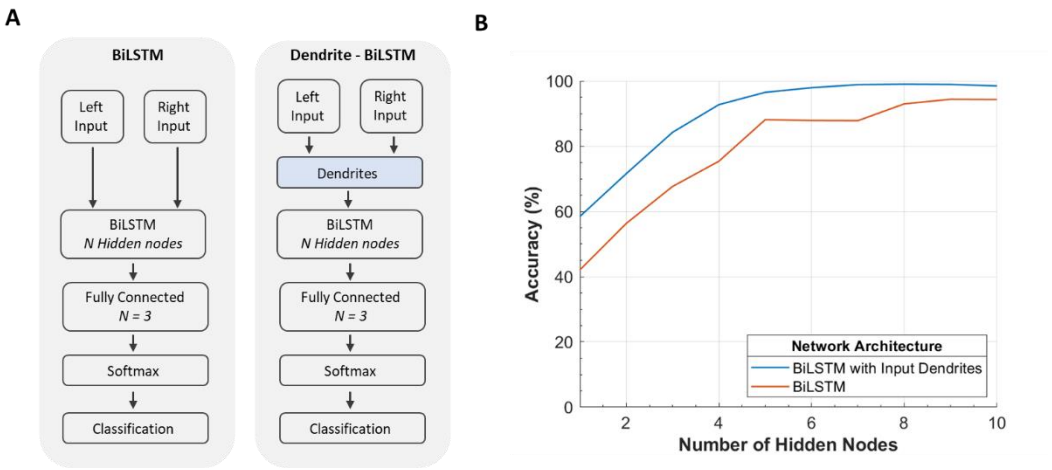

图 3. 输入树突层对 Bi*LSTM* 网络性能的影响。 A) 标准 BiLSTM 神经网络和树突增强型双向长短期记忆网络的架构。树突通过给右侧通道引入 10 毫秒延迟，对来自左右通道的输入进行预处理。B) 图中展示了 BiLSTM 层中隐藏节点数量逐渐增加时两个网络的性能。每个数据点是 40 次试验的平均值，每次试验的训练迭代最多进行 50 个训练轮次。

正如预期，两种网络的准确率都随着网络规模增大而提升。同样，如果让两种网络训练足够长的时间，它们也能取得相近的表现。然而，我们关注的是缩短训练时间并减小网络规模。带有树突输入的网络使用规模更小的 LSTM网络便能达到更高的准确率。可以看出，对于较小的网络（隐藏节点数量为 < 4），树突增强型网络能够达到与额外增加约一个隐藏节点的 BiLSTM 网络相同的准确率。对于较大的网络，树突增强型网络的表现与规模是其两倍的网络相当。因此，树突使网络规模得以缩减。

输入数据的转换是预处理任务的一个例子，可能会有用，但除此之外还有压缩等其他任务。生物系统从大量感觉细胞中获取输入，但大量输入/输出引脚给神经形态处理器带来了问题。树突树可以发挥作用，将来自多个传感器的数据压缩为单个脉冲序列：滤除不需要的数据，并通过调节动作电位的速度，对多个数据流进行转换和合并。

最后，迄今为止，我们只考虑了树突对网络输入端的影响。然而，树突在内部层中也具有潜力。尤其是考虑到树突片段的整合与增益特性时。如果树突某一段的增益足够高，其行为可能类似于神经元，能够通过较小的输入电流产生较大的动作电位。这表明我们可以

4 结论

树突是复杂的通信通道，能够在其树状结构的各个分支中执行计算。忽略树突，就可能忽略生物神经网络中的一个重要组成部分，而这一部分或许有助于构建更紧凑、更高效的硬件神经网络。

我们在研究这个问题时，没有预设任何特定的技术或方法来实现树突。我们首先从相关文献中确定了生物树突的关键行为，并

将这些行为作为复现树突的框架提出。并非所有这些行为都是必要的，具体取决于树突的应用场景。

为展示树突的影响，我们复现了一个树突计算的生物学实例。具体而言，我们将树突用作长短期记忆神经网络的预处理层，该网络负责对来自两个输入的脉冲之间的时间间隔进行分类。这复现了哺乳动物听神经中树突的作用：帮助神经元根据来自左右耳输入之间的相位差定位声音。

我们通过模拟发现，输入树突层能够缩小 LSTM 网络的规模
且不会降低性能。网络规模的缩减以及相应的训练时间缩短表明，树突或许有助于解决边缘设备上神经网络的能效问题。

然而，树突的应用仍有许多尚待解答的问题，例如，树突在哪些方面最有可能提升网络效率。我们展示了一个在网络输入端使用树突的实例，但同样也可以在内部层中加入树突。此外，包含树突的网络能否泛化也是一个问题。预处理实例依赖于对待解决问题的了解；对于相对固定的应用，这或许可以接受，但如果要设计一款用于解决通用学习问题的芯片，这可能会成为一个难题。

尽管存在这些不确定性，树突显然在生物学中发挥着重要作用，也可能影响仿生计算。我们提出了一个用于指导人工树突制造的框架，并举例说明了将其纳入神经形态电路的理由。

5 参考文献

[1] A. Mehonic 和 A. J. Kenyon，《受大脑启发的计算需要一份总体规划》，《自然》2022 年 604 7905，604，7905，255 260，2022，101038 41586 021 04362：卷. 期. 页码. – 2022年4月。doi：. /s - - -w.[2] H. Agmon-Snir、C. E. Carr 和 J. Rinzel，《树突在听觉巧合检测中的作用》，《自然》，1998，doi：10.1038/30505。[3] J. M. Goldberg 和 P. B. Brown，《狗上橄榄复合体双耳神经元对双耳分听纯音刺激的反应：声源定位的若干生理机制》，《神经生理学杂志》，1969，doi：10.1152/jn.1969.32.4.613。[4] C. E. Carr，《仓鸮声源定位的延迟线模型》，《综合与比较生物学》，1993，doi：10.1093/icb/33.1.79。[5] R. L. Hyson，《雏鸡脑干对双耳时间差的分析》，《生理与行为》，2005，doi：10.1016/j.physbeh.2005.08.003。[6] B. J. Fischer 和 A. H. Seidl，《鸟类声源定位电路中双耳时间差的分辨：一项建模研究》，《计算神经科学前沿》，2014，doi：10.3389/fncom.2014.00099。[7] S. Nease、S. George、P. Hasler、S. Koziol 和 S. Brink，《在可重构模拟平台上对电压模式 CMOS 树突进行建模与实现》，《IEEE 生物医学电路与系统汇刊》，第 6 卷，第 1 期，第 76–84 页，2012年2月，doi：10.1109/TBCAS.2011.2163714。[8] S. George、J. Hasler、S. Koziol、S. Nease 和 S. Ramakrishnan，《用于关键词检测的低功耗树突计算》，《低功耗电子学与应用杂志》，第 3 卷，第 2 期，第 73–98 页，2013年5月，doi：10.3390/jlpea3020073。

[9] C. C. Hsu 和 A. C. Parker，《用于神经形态电路中巧合检测的动态尖峰阈值与非线性树突计算》，2014年 IEEE 医学与生物工程学会第 36 届国际年会（EMBC 2014），第 461–464 页，2014年11月，doi：10.1109/EMBC.2014.6943628。[10] X. Wu 和 V. Saxena，《树突启发式处理使复合二进制突触中的脉冲时序依赖可塑性更符合生物学特性》，《IEEE 纳米技术汇刊》，第 18 卷，第 149–159 页，2019，doi：10.1109/TNANO.2018.2871680。[11] X. Li 等，《具有树突功能、用于神经形态系统的多端离子栅控低功耗硅纳米线突触晶体管》，《Nanoscale》，2020，doi：10.1039/d0nr03141k。[12] M. London 和 M. Häusser，《树突计算》，《神经科学年度评论》，第 28 卷，第 1 期，第 503–532 页，2005年7月，doi：10.1146/annurev.neuro.28.061604.135703。[13] J. Kim、D. S. Wei 和 D. A. Hoffman，《Kv4 钾通道亚基控制大鼠海马 CA1 锥体神经元动作电位复极化及其频率依赖性增宽》，《生理学杂志》，第 569 卷，第 1 期，第 41–57 页，2005年11月，doi：10.1113/JPHYSIOL.2005.095042。[14] G. J. Stuart 和 N. Spruston，《树突整合：60 年进展》，《自然—神经科学》，第 18 卷，第 12 期。自然出版集团，第 1713–1721 页，2015年11月25日。doi：10.1038/nn.4157。[15] K. A. Richardson、S. J. Schiff 和 B. J. Gluckman，《哺乳动物大脑皮层行波的控制》，《物理评论快报》，第 94 卷，第 2 期，第 028103 页，2005年1月，doi：10.1103/PHYSREVLETT.94.028103/FIGURES/4/MEDIUM。[16] C. Y. Chan、J. Hounsgaard 和 C. Nicholson，《体外电场对龟小脑浦肯野细胞跨膜电位和兴奋性的影响》，《生理学杂志》，第 402 卷，第 1 期，第 751–771 页，1988年8月，doi：10.1113/JPHYSIOL.1988.SP017232。[17] R. H. Lee 和 C. J. Heckman，《体内脊髓运动神经元树突中突触输入的可调放大》，《神经科学杂志》，第 20 卷，第 17 期，第 6734–6740 页，2000年9月，doi：10.1523/JNEUROSCI.20-17-06734.2000。[18] P. C. Schwindt 和 W. E. Crill，《持续性钠电导对新皮层神经元顶树突中突触电流的放大》，https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.5.2220，第 74 卷，第 5 期，第 2220–2224 页，1995，doi：10.1152/JN.1995.74.5.2220。[19] M. T. Harnett、J. K. Makara、N. Spruston、W. L. Kath 和 J. C. Magee，《树突棘的突触放大增强输入协同性》，《自然》2012年 491:7425，第 491 卷，第 7425 期，第 599–602 页，2012年10月，doi：10.1038/nature11554。[20] J. C. Magee，《兴奋性突触输入的树突整合》，《自然评论：神经科学》，2000，doi：10.1038/35044552。[21] N. N. Urban 和 G. Barrionuevo，《海马 CA3 锥体神经元中兴奋性突触后电位的主动求和》，美国国家科学院院刊，1998，doi：10.1073/pnas.95.19.11450。[22] S. Cash 和 R. Yuste，《CA1 锥体神经元对兴奋性输入的线性求和》，《神经元》，1999，doi：10.1016/S0896-6273(00)81098-3。

[23] P. Poirazi 和 A. Papoutsi，《通过计算模型阐明树突功能》，Nature Reviews Neuroscience，第 21 卷，第 6 期。Nature Research，第 303–321 页，2020年6月1日。doi: 10.1038/s41583-020-0301-7。[24] R. Yuste，《树突棘中的电隔室化》，Annual Review of Neuroscience。2013年。doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150455。[25] L. Godenzini、A. S. Shai 和 L. M. Palmer，《学习相关可塑性的树突隔室化》，eNeuro，第 9 卷，第 3 期，第 ENEURO.0060-22.2022 页，2022年5月，doi: 10.1523/ENEURO.0060-22.2022。[26] L. Beaulieu-Laroche 等，《人类皮层神经元中增强的树突隔室化》，Cell，2018年，doi: 10.1016/j.cell.2018.08.045。[27] F. Helmchen 和 U. V. Nägerl，《树突中的生化隔室化》，载于《树突》，G. Stuart、N. Spruston 和 M. Häusser 编，第三版。牛津：牛津大学出版社，2016年，第 285–325 页。doi: 10.1093/acprof:oso/9780198745273.001.0001。[28] V. H. Cornejo、N. Ofer 和 R. Yuste，《体内树突棘中的电压隔室化》，Science (1979)，2022年，doi: 10.1126/science.abg0501。[29] T. Akam 和 D. M. Kullmann，《哺乳动物脑中用于选择性通信的群体编码振荡复用》，Nature Reviews Neuroscience。2014年。doi: 10.1038/nrn3668。[30] C. Kayser、M. A. Montemurro、N. K. Logothetis 和 S. Panzeri，《脉冲相位编码增强并稳定时空脉冲模式所携带的信息》，Neuron，2009年，doi: 10.1016/j.neuron.2009.01.008。[31] A. K. Engel 和 W. Singer，《时间绑定与感觉意识的神经相关物》，Trends in Cognitive Sciences。2001年。doi: 10.1016/S1364-6613(00)01568-0。[32] R. Naud 和 H. Sprekeler，《稀疏脉冲簇优化复用神经编码中的信息传递》，美国国家科学院院刊，2018年，doi: 10.1073/pnas.1720995115。[33] S. Hochreiter 和 J. Schmidhuber，《长短期记忆》，Neural Comput，第 9 卷，第 8 期，第 1735–1780 页，1997年11月，doi: 10.1162/NECO.1997.9.8.1735。[34] D. P. Kingma 和 J. L. Ba，《Adam：一种随机优化方法》，第 3 届国际学习表征会议，ICLR 2015——会议论文集，2014年12月，访问日期：2023年4月3日。[在线]。链接：https://arxiv.org/abs/1412.6980v9