2023年2月25日

# 快速赫布可塑性与工作记忆

Anders Lansner[a, b] (ala@kth.se)，Florian Fiebig[b](fiebig@kth.se)，Pawel Herman[b, c] (paherman@kth.se)[a]斯德哥尔摩大学数学系，SE-106 91 瑞典斯德哥尔摩[b]瑞典皇家理工学院计算机科学与技术系，100 44 斯德哥尔摩，瑞典[c]Digital Futures，瑞典皇家理工学院

通讯作者：Anders Lansner

摘要

至少自20世纪90年代中期以来，工作记忆（WM）理论与模型一直由持续性活动假说主导。过去十年间，随着支持所谓活动静默型工作记忆的实验依据不断累积，人们日益关注持续性活动作为短期维持工作记忆信息机制的不足，以及解释稳健的多项目工作记忆时面临的根本困难。因此，如今人们主要沿着快速突触可塑性这一潜在机制的方向探索替代理论。在这一背景下，非赫布型与赫布型突触可塑性之争自然浮现。本综述聚焦于快速赫布可塑性，并追溯以这种联想学习形式为基础的工作记忆理论与模型的起源。

## 引言

不同记忆系统之间的紧密互动，对人脑的大多数功能至关重要，尤其是认知能力。脑科学界普遍认为，突触可塑性是语义和情景长时记忆（LTM）不同形式背后最重要的神经机制。然而，对于短时记忆（STM）现象，特别是工作记忆（WM）的底层机制，人们的共识较少。工作记忆既能暂时维持信息，又能灵活地操控信息，使大脑能够记录当前情境，并对当下保持连贯的认知 [1,2]。尽管工作记忆的容量仅有少数几个项目，但它能够激活相关的长时记忆表征，从而协调知觉和认知过程。前额叶皮层（PFC）被认为是工作记忆的关键脑区，而它与海马及新皮层记忆存储区之间的相互作用也十分显著 [3]。

赫布联想性突触可塑性以长时程增强（LTP）的形式存在，如今已在神经科学领域被确认为长时记忆背后的主要神经机制 [4]。相比之下，长期以来，人们一直认为工作记忆（WM）完全依赖于前额叶皮层（PFC）循环回路中的持续性活动 [5], ，这些回路通常被建模为吸引子神经网络。然而，近来，最初的持续性活动工作记忆假说受到了质疑，研究者提出，不同形式的快速突触可塑性可能支持工作记忆。新兴的突触理论和模型有望统一解释大脑中跨越不同时间尺度的记忆现象背后的计算原理，从工作记忆到长时记忆。尽管文献近来聚焦于非赫布型突触可塑性，将其视为可替代持续性活动的工作记忆关键机制，且这在一定程度上正是我们倡导快速赫布可塑性支持稳健工作记忆的原因，我们仍强调快速赫布可塑性的潜力。特别是，我们回顾其背后的计算理论、功能意义以及

有关快速诱导和表达联想性（“赫布型”）突触可塑性参与工作记忆的实验证据。

## 从持续性活动到突触工作记忆

关于工作记忆现象机制基础的激烈争论，很大程度上源于实验对所谓延迟期神经活动的描述；延迟期被视为工作记忆的操作性标志。开创性研究 [6,7] 奠定了所谓持续性活动假说的基础 [5]，，该假说认为，神经元群体在整个延迟期内持续活动，是工作记忆的关键机制。随后，人们提出了许多假说，试图解释皮层中持续性活动的神经生物学基础，涉及从单个神经元的内在特性到神经回路的连接性及其特性等诸多方面 [8–10]。旨在解释神经元持续放电效应的计算研究，聚焦于循环网络中的吸引子动力学，例如所谓的眼动延迟反应工作记忆实验中的 bump 吸引子模型 [11,12]。

随着理论和实验研究不断增多，人们对这一原始理论及其计算建模实现的局限性的担忧也日益加深。早期的 bump 模型本质上只能形成单项目记忆，因为它们无法可靠地同时存储多个吸引子记忆，甚至无法在这些记忆之间交替；而这些能力是更高级工作记忆形式所必需的 [13]。其他分布式吸引子记忆网络能够在其权重矩阵中存储多个项目，并自发地或响应刺激而激活它们 [14]。在涉及多项目工作记忆任务的实验中，人们发现，爆发式活动而非持续性活动与工作记忆的维持和控制相关，这与这些计算模型所展现的情况十分相似 [15]。此外，与生物工作记忆和分布式吸引子记忆网络的稳健性形成鲜明对比的是，bump 模型通常容易受到干扰物或其他干扰性活动来源的影响，除非加入额外的稳定因素 [12]。这些模型在重现活动静默型记忆方面也存在困难，这表明无需神经元群体持续处于活跃状态，工作记忆信息也能得到稳健维持 [16]。

归根结底，随着越来越多的实验结果表明，工作记忆信息无需持续性活动也能维持，人们对其底层神经机制的其他解释日益重视。实验研究与计算研究之间日益深化的协同作用，推动着范式稳步转变。事实上，一些早期理论和计算模型认为，赫布型突触可塑性在感觉融合、神经绑定和工作记忆中发挥着重要作用 [17–19]，，这些模型通过显示周期性振荡和再激活，或对不同的内部表征进行时分复用，呈现出延迟活动的瞬态特性。然而，这些理论和模型并未受到广泛关注，可能是因为当时普遍认为，长时程增强样可塑性的诱导需要重复刺激，且其效应显现缓慢；同时，支持此类快速赫布型突触可塑性的生物学证据也极为稀少。因此，在更详细地讨论赫布突触工作记忆网络模型之前，我们先简要回顾有关这些过程的实验数据。

## 快速赫布型突触可塑性的实验数据

突触可塑性是一种高度多样且复杂的现象，包含许多不同方面和组成部分 [20]。然而，赫布型长时程增强（LTP）已被确立为长时程记忆（LTM）背后的关键机制。关于皮层中的快速赫布

突触可塑性的实验数据要少得多，但早在 20 世纪 90 年代，它就被描述为早期长时程增强的一种组成形式，称为短时程增强（STP） [21,22]。在一个 θ周期内产生 5 到 10 个尖峰即可诱导该现象，其表达可在 2–3 秒内出现 [23]。后来的研究强调了这种赫布短时程增强在工作记忆中的潜在作用 [24,25]。有研究提出，其背后的分子机制是谷氨酸激活 NMDA，导致 $Ca^{2+}$ 内流，并触发AMPA受体门控离子通道的磷酸化和电导增加 [25]。最近，人们描述了不同形式的赫布短时程增强，其中一些表现出使用依赖性衰减 [26,27], ，这对于重写式记忆颇为适宜，有助于避免灾难性遗忘 [28]。遗憾的是，利用当前实验技术很难详细研究快速突触可塑性，部分原因是长时程增强诱导方案和基线监测可能会干扰短时程增强 [26], ；不过，用于体内靶向刺激和电压记录的全光学技术或许能改变这一状况 [29]。

工作记忆具有类似赫布短时程增强的特性，另一个较为间接的证据是：用氯胺酮阻断NMDA通道会显著影响工作记忆功能 [30] （但另有不同解释，见 [31] ）。多巴胺输入前额叶皮层在正常认知过程中和神经精神疾病中都发挥着重要作用 [32,33]。类似于多巴胺在基底神经节中的作用 [34],，它也可能参与前额叶皮层中的突触可塑性 [35,36]。

# 赫布突触工作记忆计算模型

关于快速赫布突触可塑性的实验数据，以及支持其参与工作记忆的证据，目前仍相当有限。尽管如此，受数据约束的计算模型增进了我们对其工作记忆功能后果的理解，并提出了可供实验检验的预测。这些网络模型的一个关键组成部分是其突触可塑性机制，因此我们先简要介绍这些机制。

## 突触可塑性模型

采用非放电单元的较抽象网络模拟通常使用标准的基于相关性的学习规则，例如见 [37]。这里我们重点介绍一些更为详细、适用于脉冲神经网络模型（SNN）的可塑性模型。此处不讨论描述生化和生物物理突触过程的计算模型，尽管这些模型与神经药理学领域相关 [38,39]。

### 脉冲时序依赖可塑性（*STDP*）

STDP是脉冲神经网络中最常用的突触可塑性模型。它是一种数据驱动的现象学模型 [40,41] ，其中权重变化取决于突触前与突触后脉冲的相对时序。研究者已提出并评估了多种对称和非对称STDP核函数，并开发了三联体STDP模型作为扩展，以便更好地拟合实验数据 [42,43]。Izhiekevich开发了带有资格迹的奖励依赖型STDP核函数，即奖励依赖型STDP [44] ，并将其用于突触工作记忆建模 [45]。值得注意的是，在假设突触前和突触后神经元均以泊松放电的前提下，STDP模型可以与非脉冲放电率模型相关联，从而复现标准的基于放电率的赫布学习和反赫布学习 [46]。

### 贝叶斯置信传播学习规则（*BCPNN*）

BCPNN 模型已用于近期多个赫布突触工作记忆模型。其学习规则直接依据贝叶斯规则推导而来，最初用于非脉冲型皮层联想记忆模型，后来也被改用于脉冲神经网络 [47–49]。激活概率和共激活概率通过指数加权移动平均进行估计，其中包括资格迹。这些平均值中变化最慢者的时间常数决定了学习率——数值较高会产生长期记忆，数值较低则产生短期记忆 [48]。随时间推移，突触前后活动相关会形成兴奋性突触，而缺乏相关性则产生零连接；负相关会产生抑制，对应于树突靶向双突触抑制 [50]。此外，与大多数赫布可塑性模型不同，BCPNN 会调整突触后神经元的内在兴奋性，以反映其活动历史，这与贝叶斯先验相对应 [49,51]。

## 皮层工作记忆网络模型

最早明确采用快速赫布突触可塑性来实现工作记忆的模型 [19] ，着重解释延迟活动。与早期的峰值吸引子模型 [12], 不同，该模型能够一次性编码多个项目，并呈现出活动静默型工作记忆的特征，与后来提出的基于非赫布短时程可塑性的模型相似 [52]。不过，赫布机制使网络能够抵御干扰项和网络非均匀性的影响。该赫布短时程增强模型的一个变体依赖于移除 NMDA 镁阻滞来实现突触增强 [53], ；Szatmary 和 Izhikevich 后来重新提出了这一思路 [54] ，并采用了一种颇为独特的混合模型，其中还包含由长时程增强形成的长期记忆结构（多时序组）。研究者还利用复杂的脉冲网络模型，研究了通过快速脉冲时序依赖可塑性一次性形成长效新记忆[55,56]。

最新的赫布工作记忆模型采用基于放电率的协方差规则 [57,58], ，或更精细的脉冲学习规则，例如基于奖励的学习，以存储与任务相关的工作记忆表征或 BCPNN [45,59,60]。

### 超越延迟活动

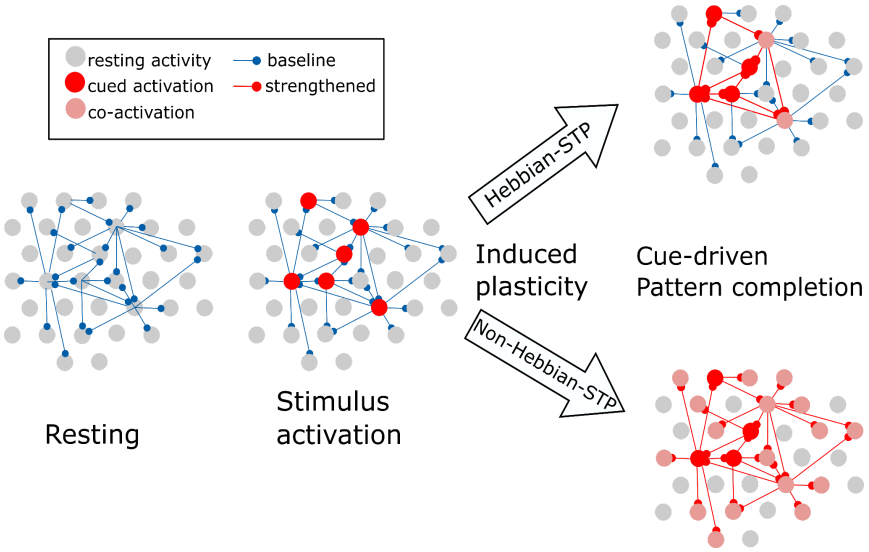
采用快速赫布突触可塑性的吸引子工作记忆网络模型，在记忆读出期间会表现出或多或少持续的延迟活动，这与采用固定连接和非赫布短时程可塑性机制的其他模型类似。与后者一样，这些模型也能表现出多项目工作记忆和活动静默型工作记忆。然而，过去对维持的关注范围有些狭窄，过分强调了这类机制，却忽视了工作记忆功能的其他重要方面；其中一些方面将在下文讨论。

---

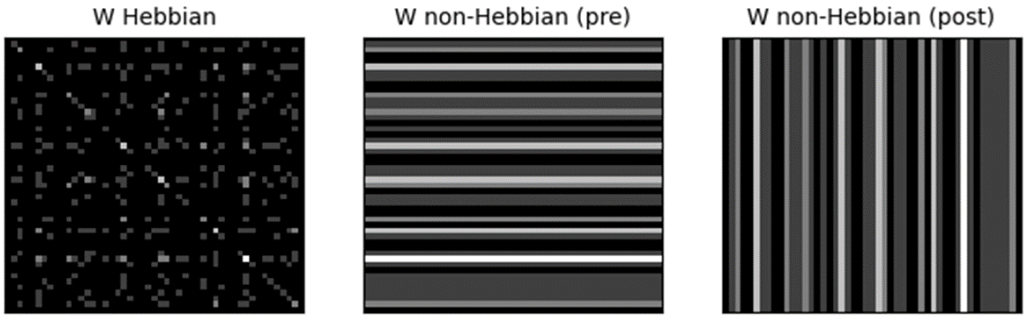
**框 1. 赫布可塑性而非非赫布可塑性能够编码新记忆**

A. 形成新记忆和联想是人类记忆的典型特征。下图说明，非赫布短时程可塑性的结果缺乏特异性：它会增强由刺激激活的神经元的所有传出突触。相比之下，赫布可塑性会选择性地增强仅指向活跃

的突触后神经元的突触，从而形成可提取记忆。因此，在只有非赫布短时程可塑性的神经回路中，线索驱动回忆会导致扩散激活；而在具有赫布短时程增强的神经回路中，则会编码出可提取记忆。




B.与突触前和突触后非赫布可塑性相比，使用赫布可塑性在小型循环吸引子记忆中编码七种稀疏随机模式所产生的以下权重矩阵，进一步说明了非赫布可塑性的低可辨识度。突触易化或增强是突触前非赫布短时程可塑性的例子，而内在兴奋性的变化是突触后非赫布短时程可塑性的例子。




---

新颖编码。 突触强度的快速赫布式变化，使最初缺乏组织的神经回路能够形成工作记忆表征；多位作者都强调了工作记忆的这一特性（例如参见 [19,53,54,59]）。重要的是要认识到，仅靠突触前机制无法实现新项目学习（或对已存储项目进行新颖结合的学习）（参见框 1）。非赫布模型通常建立在已有记忆表征的基础上。Manohar等人 [57] 将其模型中的赫布学习组件替换为非赫布短时程可塑性，并证明所得模型无法以高于机会水平的表现编码新颖的工作记忆项目。另一方面，我们最近证明，在一种协同利用非赫布短时程可塑性和赫布BCPNN可塑性的模型中，吸引子记忆的一次性编码效果更佳（图 1a，未发表数据）

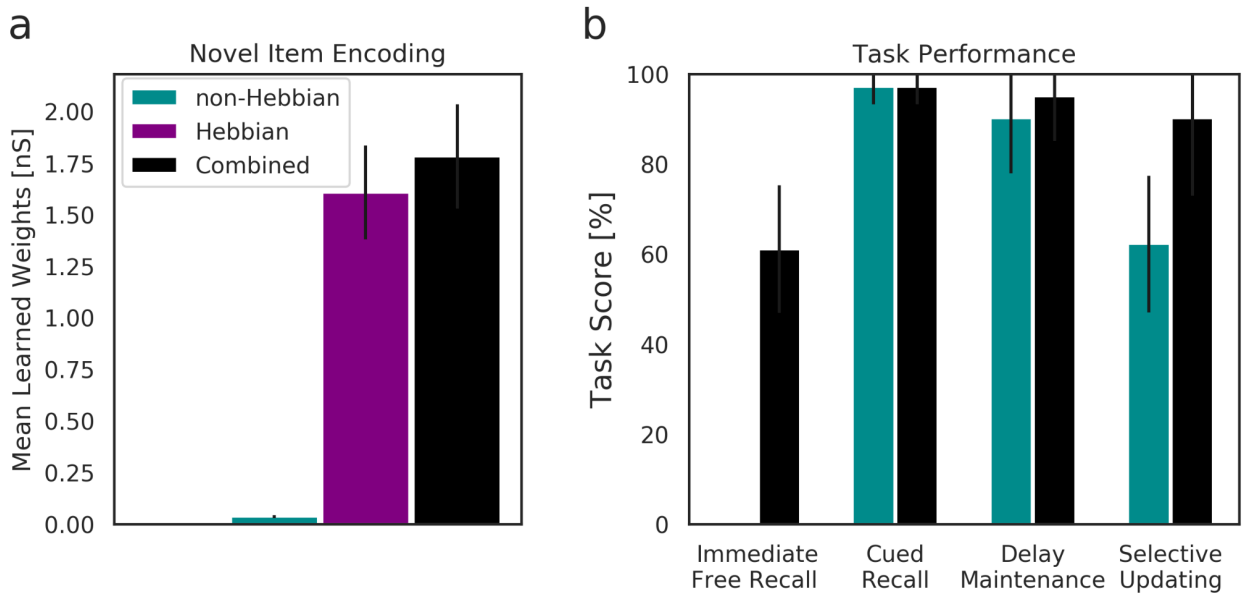



图 1.具有赫布型、非赫布型或组合型突触可塑性的脉冲神经网络中的工作记忆编码、维持和更新，基于Fiebig与Lansner（2017）模型的未发表扩展。a）新项目学习后锥体细胞之间的平均循环权重。b）模型配置在新项目即时自由回忆、线索回忆、五秒内维持四个线索项目，以及用四个新项目替换已维持项目（选择性更新）任务中的表现。

选择性更新与重置。 在日常工作记忆情境中，随着任务需求不断变化，记忆项目需要得到有效更新或从工作记忆中移除。这也包括通过一阵不相关噪声抹除整个工作记忆并重置赫布权重的可能性 [19]。赫布学习通常会形成具有重写特性的记忆（例如参见[28]），因此项目并非随时间推移而被移除，而是由额外刺激将其取代。纳入抑制性学习或将兴奋与抑制的学习复用的机制（例如BCPNN），能够进一步增强这种能力，用一组新记忆替换一组维持中的记忆 [60]。

短时记忆—长时记忆索引。工作记忆具有多模态和组合性，因此能够稳健地利用现有的长时记忆 [2,61] 和感觉表征 [9]。赫布模型可以通过动态招募一个短时记忆细胞群（推测位于前额叶皮层），暂时绑定长时记忆或特征选择性细胞群，从而实现这一功能。在这类工作记忆模型中，循环短时记忆细胞群本质上是一个临时的细胞集合 [57,60], ，它通过快速的赫布短时记忆—>长时记忆突触可塑性，迅速与感觉长时记忆表征形成联合分布式吸引子。此后，这种连接便充当绑定的长时记忆表征的索引。已有研究指出，这种分布式吸引子网络无需任何修改，就能实现视觉搜索 [58] 和可变值绑定 [62] （图 2）。它还可以解释有关动态工作记忆表征 [63], 的观察结果，因为在任务进行过程中，动态的前额叶皮层细胞集合可能消失并重新形成 [36]。

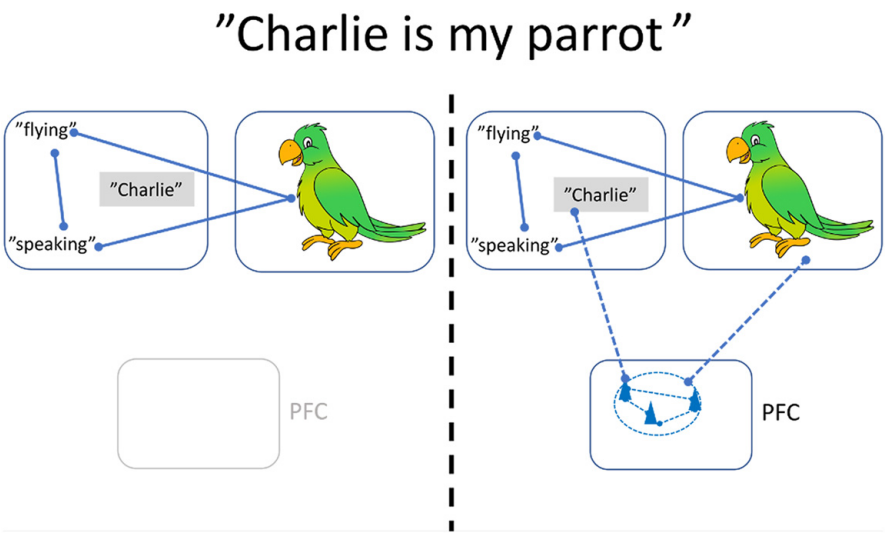



图 2. 变量—值绑定可以通过前额叶皮层的短期 STM-LTM 索引实现。左：最初，“鹦鹉”的多模态表征与作为专有名词表征的“Charlie”并列存在于 LTM 中，但彼此未连接。当有人说“Charlie 是我的鹦鹉”时，名称“Charlie”通过快速赫布可塑性介导，经由前额叶皮层暂时、相互地与鹦鹉表征绑定。右：此时，模式补全使“Charlie”能够激活整个组装体；类似地，“飞行”或看到一只鹦鹉也会触发“Charlie”。

## 总结性评论

关于工作记忆基本机制的讨论，正经历一场切实可见的范式转变。尽管在特定的工作记忆任务中仍可能观察到持续性活动——尤其是作为记忆激活的相关指标——但如今，突触可塑性显然已成为关注焦点。在这篇综述中，我们着重探讨了一种很有前景的假说：赫布短时程增强类似于长时程增强，但诱导和表达更快，是工作记忆背后的关键机制。不过，我们也承认，目前的生物学证据尚无定论。人们越来越期待，能够提供足够时空分辨率的新实验技术与计算模型协同结合，最终揭示工作记忆功能不同方面的相关因素及机制，从编码、维持、更新到意志控制。

### 作者贡献

所有作者均参与了论文的讨论与撰写。

### 利益冲突

无可声明。

### 致谢

我们谨向瑞典研究委员会（VR）资助项目：2018-05360和2016-05871、Digital Futures以及瑞典电子《科学》研究中心（SeRC）对我们的支持表示感谢。

## 参考文献

1. D’Esposito M, Postle BR。《工作记忆的认知神经科学》。Annu Rev Psychol. 2015;66: 115–142。2. Eriksson J, Vogel EK, Lansner A, BergströmF, Nyberg L。《工作记忆的神经认知架构》。Neuron. 2015。第 33–46 页。doi:10.1016/j.neuron.2015.09.020 3. Myroshnychenko M, Seamans JK, Phillips AG, Lapish CC。《工作记忆引导的觅食任务延迟期内海马与内侧前额叶皮层相互作用的时间动态》。《大脑皮层》。2017。第 5331–5342 页。doi:10.1093/cercor/bhx184 4. Langille JJ, Brown RE。《记忆的突触理论：历史综述与对近期反对意见的调和》。Front Syst Neurosci. 2018;12: 52。5. Goldman-Rakic PS。《前额叶皮层的架构与中央执行系统》。Annu N

Y

Acad Sci. 1995;769: 71–83. 6. Fuster JM, Alexander GE. 与短时记忆相关的神经元活动。《科学》. 1971;173: 652–654. 7. Kubota K, Niki H. 猴的前额叶皮层神经元活动与延迟交替表现。《神经生理学杂志》. 1971. 第337–347页。doi:10.1152/jn.1971.34.3.337 8. Zylberberg J, Strowbridge BW. 皮层回路中的持续性活动机制：工作记忆的可能神经基础。Annu Rev Neurosci. 2017;40: 603–627. 9. Sreenivasan KK, Curtis CE, D’Esposito M. 重新审视工作记忆期间持续性神经活动的作用。Trends in Cognitive Sciences. 2014;18: 82–89. 10. Durstewitz D, Seamans JK, Sejnowski TJ. 工作记忆的神经计算模型

y.

《自然神经科学》。2000；3（增刊）：1184–1191。11. Camperi M, Wang XJ. 前额叶皮层视空间工作记忆模型：循环网络与细胞双稳态。《计算神经科学杂志》。1998；5：383–405。12. Compte A, Brunel N, Goldman-Rakic PS, Wang X-J. 皮层网络模型中空间工作记忆的突触机制与网络动力学。Cerebral Cortex

.

2000;10: 910–923. 13. Miller P. 神经系统中吸引子状态之间的游走。《神经生物学当前观点》。2016;40: 14–22. 14. Amit DJ, Brunel N. 全局自发活动和局部结构化活动的模型，发生于

g

大脑皮层中的延迟期。《大脑皮层》。1997;7: 237–252. 15. Lundqvist M, Rose J, Herman P, Brincat SL, Buschman TJ, Miller EK. 伽马和贝塔爆发支撑工作记忆。Neuron. 2016. 第 152–164 页。doi:10.1016/j.neuron.2016.02.028 16. ** Stokes MG. 前额叶皮层中的“活动沉默型”工作记忆：动态编码框架。Trends in Cognitive Sciences. 2015;19: 394–405.

**一篇关于前额叶皮层中的工作记忆之持续性活动以外相关指标的开创性综述，强调了神经动力学对工作记忆的重要性。文章讨论了非赫布型或赫布型短时程突触可塑性作为所谓活动静默型工作记忆基础的可能神经基础。**17. vonder MalsburgC.知觉模型和脑功能中的绑定。《神经生物学当前观点》。1995;5: 520–526。18. TononiG, Sporns O,Edelman GM. 脑复杂性的度量：联系神经系统中的功能分离与整合。《美国国家科学院的

f

Sciences. 1994. pp. 5033–5037. doi:10.1073/pnas.91.11.5033 19. ** Sandberg A, Tegnér J, Lansner A. 基于快速赫布学习的工作记忆模型。Network: Computation in Neural Systems. 2003. pp. 789–802. doi:10.1088/0954-898X/14/4/309.**首个基于快速赫布突触可塑性的循环吸引子工作记忆模型。一个由具有适应性的非放电单元构成、采用BCPNN学习规则的模块化网络，展现出单次新信息编码、多项目覆写式短时记忆及更新能力、较高的干扰耐受性，以及储存记忆的自发重放。**20. Sjöström PJ, Turrigiano GG, Nelson SB. 放电率、时序和协同性共同决定皮层突触可塑性。Neuron. 2001;32: 1149–1164. 21. Malenka RC. 突触后因素控制海马CA1区突触增强的持续时间。Neuron. 1991;6: 53–60. 22. * Malenka RC, Nicoll RA. NMDA受体依赖性突触可塑性：多种形式与机制。Trends Neurosci. 1993;16: 521–527.**一篇早期综述，全面回顾了LTP最初1–2小时内发挥作用的突触可塑性过程的实验发现。文中重点介绍海马NMDA依赖性赫布型短时程突触可塑性、其诱导和表达的条件，以及它与长效长时程增强成分的关系。**23. Gustafsson B, Asztely F, Hanse E, Wigstrom H. 豚鼠海马CA1区离体长时程增强的起始特征。European Journal of Neuroscience. 1989. pp. 382–394. doi:10.1111/j.1460-9568.1989.tb00803.x 24. ** Erickson MA, Maramara LA, Lisman J. 单次短暂爆发可诱导GluR1依赖性联想性短时程增强：一种短时记忆的潜在机制。Journa

l

《认知神经科学》. 2010. pp. 2530–2540. doi:10.1162/jocn.2009.21375.**最早提出并深入探讨将快速赫布短时程增强作为工作记忆关键组成部分的论文。综述了与工作记忆功能密切相关的诱导、表达和持续时间信息。**25. Lisman J. 谷氨酸能突触在结构和生化层面十分复杂，因为涉及多种可塑性过程：长时程增强、长时程抑制、短时程增强和缩放。Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2017 [引自 1 月 11 日 2023]. doi:10.1098/rstb.2016.0260 26. Volianskis A, Bannister N, Collett VJ, Irvine MW, Monaghan DT, Fitzjohn SM, et al. 不同的NMDA受体亚型介导大鼠海马体外CA1突触处长时程增强和两种短时程增强的诱导。《生理学杂志》. 2013;591: 955–972. 27. Volianskis A, Jensen MS. 大鼠海马CA1区长时程增强的瞬时型和持续型。《生理学杂志》. 2003;550: 459–492.

28. Nadal JP, Toulouse G, Changeux JP, Dehaene S. 形式神经元网络与记忆重写板。《欧洲物理快报》. 1986. pp. 535–542. doi:10.1209/0295-5075/1/10/008 29. Fan LZ, Kim DK, Jennings JH, Tian H, Wang PY, Ramakrishnan C, et al. 全光生理学揭示了行为时间尺度可塑性的突触基础。《细胞》. 2023. pp. 543–559.e19. doi:10.1016/j.cell.2022.12.035 30. Driesen NR, McCarthy G, Bhagwagar Z, Bloch MH, Calhoun VD, D'Souza DC, et al. NMDA受体阻断对人类工作记忆相关前额叶功能和连接性的影响。《神经精神药理学》. 2013;38: 2613–2622. 31. Wang M, Yang Y, Wang C-J, Gamo NJ, Jin LE, Mazer JA, et al. NMDA受体支持背外侧前额叶皮层工作记忆期间的持续性神经元放电。Neuron. 2013. pp. 736–749. doi:10.1016/j.neuron.2012.12.032 32. Seamans JK, Yang CR. 多巴胺调节前额叶皮层的主要特征与机制。《神经生物学进展》. 2004;74: 1–58. 33. Goto Y, Yang CR, Otani S. 前额叶皮层中正常与异常的突触可塑性：其在精神障碍中的作用。《生物精神病学》. 2010;67: 199–207. 34. Morris G, Schmidt R, Bergman H. 基于多巴胺浓度的纹状体动作学习。《实验脑研究》. 2010;200: 307–317. 35. Huang Y-Y, Simpson E, Kellendonk C, Kandel ER. 遗传学证据表明，D1受体可双向调节前额叶皮层的突触可塑性。《美国国家科学院院刊》. 2004;101: 3236–3241. 36. ** Bocincova A, Buschman TJ, Stokes MG, Manohar SG. 前额叶皮层灵活编码的神经特征。《美国国家科学院院刊》. 2022;119: e2200400119.**研究表明，赫布短时程增强工作记忆模型所产生的神经选择性典型试次间变化，也能在执行工作记忆任务的猴的前额叶皮层神经元群中观察到。** 37. Amit DJ, Mongillo G. 尖峰驱动的突触动力学如何产生工作记忆状态。《神经计算》. 2003;15: 565–596. 38. Bhalla US. 神经元中的分子计算：建模视角。《神经生物学当前观点》. 2014;25: 31–37. 39. Kotaleski JH, Blackwell KT. 运用系统生物学方法模拟突触可塑性的分子机制。《自然综述：神经科学》. 2010. pp. 239–251. doi:10.1038/nrn2807 40. Bi GQ, Poo MM. 培养的海马神经元中的突触修饰：对尖峰时序、突触强度和突触后细胞类型的依赖性。《神经科学杂志》. 1998;18: 10464–10472. 41. Song S, Miller KD, Abbott LF. 通过尖峰时序依赖性突触可塑性实现竞争性赫布学习。《自然神经科学》. 2000;3: 919–926. 42. Morrison A, Diesmann M, Gerstner W. 突触可塑性的现象学模型

基于尖峰时序。《生物控制论》。2008。第459–478页。
doi:10.1007/s00422-008-0233-1 43. Pfister J-P、Gerstner W。尖峰时序依赖可塑性模型中的尖峰三联组
. J
《神经科学》。2006；26：9673–9682。44. Izhikevich EM。通过将尖峰时序依赖可塑性与多巴胺信号联系起来，解决远端奖励问题
e
信号。《Cerebral Cortex》。2007；17：2443–2452。45. Savin C、Triesch J。工作记忆回路中任务依赖表征的涌现。《计算神经科学前沿》。2014；8：57。46. Kempter R、Gerstner W、van Hemmen JL。赫布学习与脉冲神经元。《生理学评论E》
cal
。1999。第4498–4514页。doi:10.1103/physreve.59.4498 47. Lansner A、Holst A。具有脉冲单元的高阶贝叶斯神经网络。《国际神经科学杂志》
ral
《系统》. 1996;7: 115–128. 48. Sandberg A, Lansner A, Petersson KM, Ekeberg O. 一种具有增量学习能力的贝叶斯吸引子网络。《网络》. 2002;13: 179–194. 49. Tully PJ, Hennig MH, Lansner A. 近似概率推断的突触与非突触可塑性。《突触神经科学前沿》. 2014;6. doi:10.3389/fnsyn.2014.00008 50. Chrysanthidis N, Fiebig F, Lansner A. 将双花束细胞引入模块化皮层联想记忆模型。《计算神经科学杂志》. 2019. pp. 223–230. doi:10.1007/s10827-019-00729-1 51. Debanne D, Inglebert Y, Russier M. 神经元内在兴奋性的可塑性。《神经生物学当前观点》. 2019;54: 73–82. 52. Mongillo G, Barak O, Tsodyks M. 工作记忆的突触理论。《科学》. 2008;31
9:
1543–1546。53. Lisman JE、Fellous J-M、Wang X-J。NMDA受体通道在工作记忆中的作用。
ory.
《自然-神经科学》。1998。第273–275页。doi:10.1038/1086 54。* Szatmáry B，Izhikevich EM。工作记忆的尖峰时序理论。PLoS Comput Bio
l.
2010;6. doi:10.1371/journal.pcbi.1000879**由长期尖峰时序依赖可塑性形成多时序组的循环网络。将赫布短时程增强与 NMDA 平台可塑性相结合，以实现多项目工作记忆。经过反复呈现后，可以编码新记忆。**55. Del Giudice P, Fusi S, Mattia M. 用 networ 模拟工作记忆的形成
ks
由通过可塑性突触连接的积分发放神经元构成。J Physiol Paris. 2003;97: 659–681. 56. Zenke F、Agnes EJ、Gerstner W。多种突触可塑性机制协同作用，在脉冲神经网络中形成和提取记忆。《自然通讯》。2015. doi:10.1038/ncomms7922 57. * Manohar SG、Zokaei N、Fallon SJ、Vogels TP、Husain M。注意的神经机制。
ing
工作记忆中的项目。Neurosci Biobehav Rev. 2019;101: 1–12。

**描述注意与工作记忆可能如何相互作用。该研究在一个小型概念验证非脉冲模型中展示了这一点，该模型包含感觉神经元和联结神经元。展示了持续性活动与活动静默维持过程如何能够共存。**58. Bocincova A, Olivers CNL, StokesMG,Manohar SG.用于视觉搜索和工作记忆的共同神经网络架构。《视觉认知》。2020;28: 356–371。59. **Fiebig F,Lansner A.基于赫布短时程增强的脉冲工作记忆模型。《神经科学杂志》。2017;37:83–96。**一个具有赫布短时程增强的脉冲模块化循环神经网络模型对列表中的项目进行编码，并自由回忆其中约5-7个项目。该模型的自由回忆和线索回忆统计结果，在首因效应、近因效应和条件回忆概率方面再现了人类实验的结果。**60. ** FiebigF, Herman P, Lansner A.基于快速赫布可塑性的工作记忆索引理论。《电子神经科学》。2020;7.doi:10.1523/ENEURO.0374-19.2020。**提出了一个关于猕猴前额叶皮层和颞叶皮层中工作记忆的索引理论及计算模型。该模型具有脉冲单元、皮层柱、层状连接模式、混合受体类型、斑块状长程连接以及合理的连接延迟。在前额叶皮层中形成的临时细胞集合通过快速赫布可塑性与新皮层长时记忆表征绑定，从而激活长时记忆表征，并在前额叶皮层中提供新颖编码、维持、选择性更新和动态编码。**61.Fuster JM. 短时记忆和长时记忆的分布式记忆。《神经生物学学习与记忆》。1998;70: 268–274。 62.Feldman J. 神经绑定问题。《认知神经动力学》。2013;7:1–11。 63.Stokes MG, Kusunoki M, Sigala N,NiliH, Gaffan D, DuncanJ. 前额叶皮层中用于认知控制的动态编码。Neuron。2013;78: 364–375。