

中国计算神经科学的早期研究工作 ——对 1965 年“汪-顾模型”的再发现

司光伟¹，陈昭¹，栾贵波¹

¹ 中国科学院生物物理研究所，北京 100101

上世纪 80 年代后期，计算神经科学作为一个新学科领域开始兴起¹。它强调采用定量的方法，如数学建模、理论分析和数值模拟等来研究和解决神经科学中的重要科学问题。自此后的三十余年里，作为连接神经科学、认知科学与信息科学的前沿交叉学科，计算神经科学获得快速发展，为理解大脑运作的基本原理，攻克脑疾病以及推动人工智能技术的发展做出了关键贡献^{2,3}。

然而鲜为人知的是，早在上世纪 60 年代，中国科学家就曾在这领域做出过精彩的工作。1965 年，中国科学院生物物理研究所（以下简称生物物理所）汪云九^a、顾凡及^b通过分析动物视网膜神经电生理实验现象，提出了运动方向、速度检测的神经计算模型（简称为“汪-顾模型”），与同期西方学者提出的经典模型有异曲同工之妙。

本文通过新发现的论文手稿、档案资料及口述访谈等，

^a 汪云九（1937-2024），男，1959 年山东大学数学系毕业后进入生物物理所工作，曾任研究员，2002 年退休，2024 年在北京去世。长期在中国科学院研究生院讲授《神经信息学》课程。著有《意识的神经科学原理》、《神经信息学》、《生物控制论研究方法》、《意识与大脑》等论著，另有译著多种。曾任中国生物物理学会生物控制论与生物信息论专业委员会主任、中国自动化学会生物控制论专业委员会主席、中国数学会生物数学学会副主席等职。

^b 顾凡及（1938- ），男，1961 年复旦大学数学系毕业后进入中国科学技术大学生物物理系工作。1961-1965 年在生物物理所理论组进修。1979 年调入复旦大学生理学与生物物理学系，曾任复旦大学生命科学学院教授，2004 年退休。著有《生物控制论研究方法》、《神经信息处理》和《An introduction to neural information processing》等论著。退休后致力于脑科学领域科普创作，著有《脑科学的故事》、《三磅宇宙与神奇心智》、《脑海探险》等科普著作以及《意识探秘》、《意识的宇宙》和《脑中魅影》等译作十余本。曾任中国生物物理学会生物数学专业委员会主任、中国神经科学会计算神经科学和神经工程专业委员会副主任等职。

梳理和考察这段尘封的历史，探寻当时这两位年轻人如何在艰苦的条件下，于短短数年间走到国际科学前沿，为中国本土计算神经科学发展史发掘出新的历史事实。

1. 20 世纪中期计算神经科学在学科交汇处萌芽

20 世纪 40 年代，随着电生理技术的突破，生理学家霍奇金 (Alan Hodgkin) 和赫胥黎 (Andrew Huxley) 实现了对乌贼神经细胞离子电流的记录，并建立了描述神经元细胞膜电位活动的数学模型⁴。该模型被认为是计算神经科学的奠基之作。

随后，研究视角逐步从单神经元拓展到神经环路。生理学家哈特兰 (Haldan Hartline)、巴罗 (Horace Barlow)、休伯尔 (David Hubel)、威泽尔 (Torsten Wiesel) 等人通过记录动物视觉环路神经元对特定图案刺激的响应，研究视觉信息处理的神经机制⁵⁻⁷。随着实验数据的积累，研究者们开始运用数学模型定量描述实验现象⁵，从信息编码的角度理解神经活动⁸。

与此同时，受到生物神经网络的启发，人工神经网络研究开始兴起。1943 年，麦卡洛克 (Warren McCulloch) 与皮茨 (Walter Pitts) 提出了第一个神经网络数学模型⁹；1958 年，罗森布拉特 (Frank Rosenblatt) 发表了现代人工神经网络的雏形——感知机 (Perceptron) 模型¹⁰。该时期，研究者将大脑视为一个信息处理系统，通过建模提炼生物神经网络稳健高效的信息处理机制，发展仿生算法，构成了现代人工智能

技术的重要源头。

至此，在生理学与计算机科学的交叉地带，计算神经科学研究开始萌芽。

2. 生物物理所理论组在视觉信息加工领域的早期探索

1956年，新兴边缘学科生物物理学被写入《1956—1967年科学技术发展远景规划纲要》，1958年生物物理所成立，贝时璋任所长。1959年9月，贝时璋发起成立理论组，最初的成员只有三人^c。

关于成立理论组的考虑，组长郑竺英后来回忆：“贝所长本人被当时控制论提议者——诺伯特·维纳的‘边缘科学’或称‘杂交科学’所感动，他希望能做一些这方面的工作。”

^d贝时璋曾对三人说：“目前科学上学者研究的领域越来越窄，他可以是那个领域中的专家，但对其边缘区域的情况却毫无知晓，而恰恰是这些交叉区域提供了最丰富的机会，是一些未开垦的处女地。”^e成立伊始，理论组在贝时璋建议的生物信息论、生物控制论和量子生物学三个方向中，选择了生物控制论。“由于贝老希望我们做一些实验，不要纯粹搞理论研究，故选择第二项，有助于将生物学定量化。”¹¹

理论组几位年轻人被当时莱夏特（Werner Reichardt）和哈森施泰因（Bernhard Hassenstein）通过巧妙的视觉行为学实验，提出描述昆虫检测物体运动方向与速度的数学模型

^c 此三人为郑竺英、汪云九和郁贤章。郑竺英（1926-2022），女，1950年浙江大学生物系毕业，1958年进入生物物理所工作，曾任生物物理所研究员，1987年退休，2022年在北京去世。汪云九、郁贤章分别为1959年山东大学数学系、北京大学理论物理系应届本科毕业生。

^d 2018年5月郑竺英致生物物理所的信。

^e 郑竺英，《科研园地留痕——郑竺英科普文集》，生物物理所内部出版物，2006年。

(Hassenstein-Reichardt 模型)¹²的经典工作所吸引,开启了边学边干的探索。早期课题包括小鼠体温调节的反馈控制机制¹³和青蛙肌梭神经元的响应函数^{14,15}等。

1963 年,汪云九在极其有限的学术资料中关注到哈特兰关于蜚复眼电生理实验工作¹⁶,尤其欣赏其从实验数据中提炼出侧抑制数学公式的研究思路⁵。随后,汪云九、郑竺英利用计算机模拟蜚复眼中小眼之间的侧抑制作用,验证了该机制能够突出图像边缘的猜想¹⁷。接着,他们将侧抑制计算应用于图像边缘曲率特征检测,提出了印刷体阿拉伯数字的识别算法¹⁸。此后,他们进一步分析了描述侧抑制网络随时间演化的动力学方程,利用计算机拟合得到了与实验数据高度一致的结果¹⁹,并猜想这种动力学性质在可能承担运动变化图案识别的生理功能²⁰。

这一时期,汪云九等人敏锐地关注到了视觉研究的前沿进展,围绕视觉信息处理展开了持续深入的探索,研究对象逐步从静态特征扩展到动态特征,为随后提出运动方向、速度检测模型做好了准备。

3. 运动方向、速度检测模型的提出过程

此后,他们又继续做了哪些研究?1966 年至 1975 年间的公开渠道上找不到相关资料。但是,在此后发表的多种论文、专著和教材中^{11,21-23},均提及一项工作:一个运动方向、速度检测的视网膜感受野模型。

循着上述线索，我们辗转找到了完成于 1965 年的两篇未发表的论文手稿：《检察方向、速度的视网膜感受野的数学模型》^f（附件 1）、《关于视网膜感受野数学模型的一般形式的几个问题》（附件 2）。两篇手稿均署名为“中国科学院生物物理所仿生组”（如图 1）。

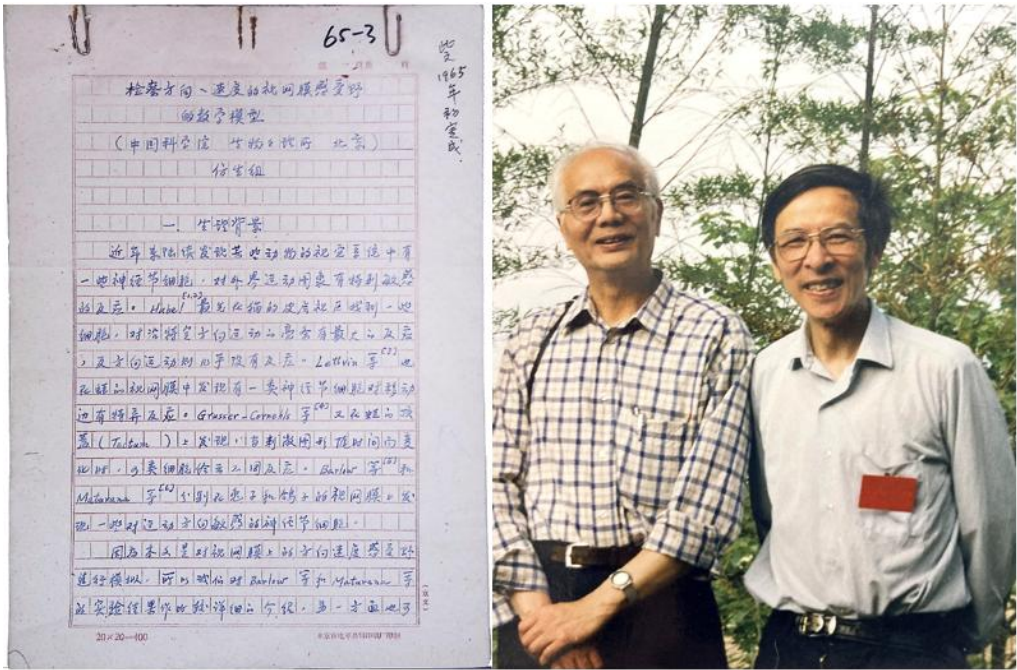


图 1 左：汪-顾模型论文手稿。右：汪云九（左）与顾凡及（右）。

上述手稿详细记录了该模型的提出过程。作者在研读当时视觉神经生理学文献时，注意到了视网膜及视皮层中特征选择性研究相关工作^{6,7,24-29}。这些研究均报道了一些神经元能够对特定方向、速度运动的物体做出选择性响应。视觉信息在传入大脑之前，已经在视网膜上进行了加工处理。考虑到视网膜结构相对简单，他们遂将研究目标聚焦于视网膜上

^f 原文用“检察”一词，今多用“检测”。

的视觉信息加工过程。

他们综合蛙²⁵、家兔²⁹、家鸽²⁷等动物上的电生理实验现象，总结出视网膜上具有运动检测特征的输出神经元普遍具备以下性质：一是响应的选择性只与运动方向和速度有关，与背景、物体尺寸及颜色等特征无关；二是对光照增强(ON)和光照减弱(OFF)都有响应，即具有 ON-OFF 响应特性。

脊椎动物的视网膜一般具有三层结构(图 2A)。第一层感受器细胞，接收外界光输入；第二层双极细胞，其输入端和输出端有两种只在层内连接的神经元进行信息处理，中间层的神经连接方式和神经元性质决定了信息处理的方式；第三层神经节细胞，也是当时大部分电生理实验记录的输出对象，其中部分神经节细胞即表现出运动方向与速度选择性。

他们构造出一个三层人工神经网络。其中，输入端感受器细胞响应光照的模型形式，借鉴了其前期研究中青蛙肌梭神经元响应函数¹⁴。模型的关键是中间层的设计。他们注意到同年苏联科学家马克西莫夫(В. В. Максимов)等人针对青蛙视网膜双极细胞的电生理实验工作²⁸，认识到中间层细胞有激活和抑制两种类型，响应有快慢之分，且存在不同的激活阈值。通过对抑制连接、时间延迟、激活阈值等要素的不断组合、推演，并与已知的电生理实验现象进行反复比对，他们最终确定了模型的形式(图 2B)：在中间层引入非对称的延迟抑制，并为输出层的神经节细胞设置了激活阈值。

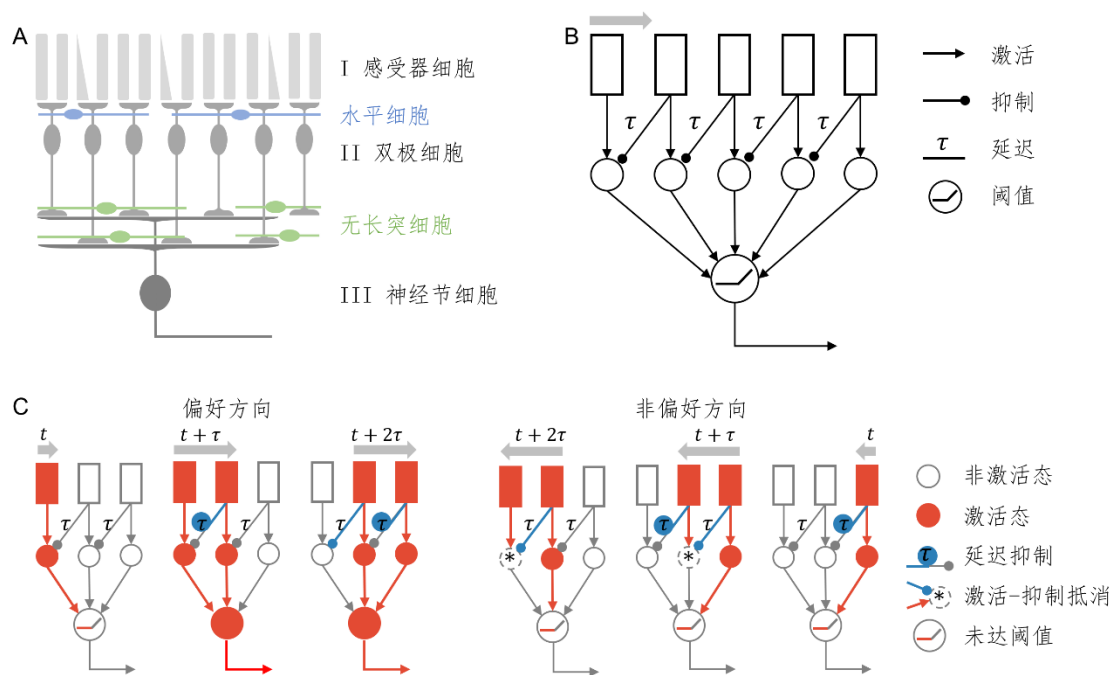


图 2 运动方向、速度检测模型。A、视网膜三层细胞结构示意图。感受器细胞、双极细胞与神经节细胞构成了视网膜三层前馈投射的结构，水平细胞与无长突细胞在突触层进行侧向连接。B、运动方向、速度检测的视网膜感受野模型（汪-顾模型）示意图。非对称的延迟抑制是运动方向检测的关键。通过调节延迟时间 τ 的长短可以实现对运动速度的检测。C、模型的工作原理示意图。当物体沿非偏好方向运动时，当前时刻激活的感受器下行的兴奋输入，与前一时刻激活的感受器下行经过延迟的抑制输入相互抵消（标*处），未达到输出层的激活阈值，无法向下输出信号。只有当物体沿偏好方向运动时，输出层才会产生信号。

手稿清晰地阐释了该模型如何实现对特定运动方向的检测（图 2C）。当物体沿“偏好方向”移动时，感受器依次激活，当前感受器产生的兴奋信号与之前感受器延迟传导的抑制信号错开，不会在中间层抵消，末端能输出检测信号；

而当物体沿相反方向（“非偏好方向”）运动时，当前感受器发出的激活信号，恰好与之前感受器发出的抑制信号在同一时间汇聚并相互抵消，末端无法突破阈值产生输出。由此，运动方向的选择性通过对非偏好方向上的信号的抑制得以实现。在此基础上，通过调节延迟时间的长短，就能实现对运动速度的检测。

作者采用了矩阵数学形式构造模型，并在手稿中深入讨论了针对不同功能的网络结构优化设计问题，为后续应用提供了理论支撑。模型的数学架构清晰、计算简便，显著降低了其工程转化难度，仅需基础电子元器件即可实现。1966年1月，基于该模型，生物物理所仿生组成功研制出小口径步枪自动瞄准装置的模型样机。这一系列工作，完整地实现了从归纳生物现象，到提炼数学模型，再到工程应用的仿生学研究链条。

此外，手稿还讨论了视网膜最优结构问题。基于网络结构是信息传输效率最优进化结果的假设，可以利用信息论中的编码容量原理计算出三层细胞数量间的最优比例关系——细胞数量如果过少，则无法充分处理视觉信息；如果过多则会造成资源冗余浪费。作者发现理论推导出的最优比例与青蛙、松鼠等动物视网膜三层细胞的实际数量关系高度吻合。

4. 对模型贡献者与提出时间的考证

这个模型作者是谁？尽管手稿论文署名“生物物理所仿生组”，我们认为模型作者十分明确：即汪云九、顾凡及两人。

1964 年，在理论组基础上成立第五研究室，以仿生学为研究方向，也称仿生学研究室，汪云九、顾凡及当时都在该室工作。汪云九本人论著和回忆文章里，均指出该矩阵模型由汪云九、顾凡及于 1965 年提出^{11,23g}。1978 年，汪云九在发表论文中提到：该项工作“当时是与中国科技大学 02 系顾凡及同志合作的结果，特此致谢。”²¹。顾凡及在回忆文章里提到，“汪云九先生和我提出了用不对称的延时抑制来解释对运动方向的检测，并且提出了感受野的矩阵模型。”¹¹。仿生室主任郑竺英在回忆文章里写到，“汪云九和顾凡及同志用矩阵方式写出感受野给光、撤光以及开-撤光的三种感受野的数学模型。”¹¹。基于上述证据，我们将该模型称为“汪-顾模型”。

关于该模型的提出时间，前述证明作者的材料中，均提到矩阵模型的提出时间是 1965 年，相互之间没有出入。生物物理所《1965 年年中研究技术工作小结》总结了该项工作：“今年初制成了曲率感受野的电子模型。同时，在综合了不同感受野的各种特性之后，提出了一个比较全面的感受野的数学模型，在这基础上，又制成了方向、速度感受野的电子模型。”³⁰ 因此，我们认为 1965 年这个时间点也是清楚的、明确的。

5. 汪-顾模型的价值

上世纪 50-60 年代，视觉信息处理研究蓬勃发展，运动检测的神经机制是研究热点之一。1965 年，巴罗与莱维克

^g 汪云九，《学科交叉的先行者——祝郑竺英先生八十大寿》，《科研园地留痕——郑竺英科普文集》，生物物理所内部出版物，2006 年。

(William Levick) 通过双光缝实验, 提出了脊椎动物视网膜神经节细胞方向选择性的神经计算算法⁷, 被称为“**Barlow-Levick 模型**”。作为从描述生理现象走向探究算法机制的代表性工作, 该模型在神经科学发展史上具有里程碑意义¹。视网膜神经节细胞运动方向选择性的神经环路机制被写入多种神经科学教科书^{31,32}。时至今日, 该模型仍以其持久的学术生命力, 持续启发着后来者的研究³³。

Barlow-Levick 模型揭示了, 动物并不需要复杂的轨迹追踪或速度梯度计算, 仅凭一种简单的运动检测机制, 即可迅速锁定猎物或探测威胁, 且无需大脑承受过重的视觉数据负荷。受此启发的仿生算法具有稳健、高效、低功耗等特点, 如今已被广泛应用于神经形态计算(Neuromorphic computing)等前沿技术领域。

在当时中西学术交流不畅的历史背景下, 汪-顾模型由中国学者独立提出, 在时间上与 **Barlow-Levick** 模型几乎同步。

巴罗与莱维克采用的是经典的“猜想-验证”范式。针对运动方向选择性的产生机制, 他们提出两种猜想: 一种是 **Hassenstein-Reichardt** 模型主张的通过非对称的时间延迟和信号相乘, 通过增强偏好方向上的信号产生; 另一种是基于非对称的延迟抑制, 通过抑制非偏好方向上的信号产生。随后, 他们通过设计精巧的双光缝实验, 通过比较两个光缝单独给光和按不同顺序给光条件下输出神经元的响应, 最终证明方向选择性来自于非对称的延迟抑制(图 3A)。

当时汪云九与顾凡及不具备条件开展精密微电极电生理实验，他们采用了“归纳-推演”方式来研究该问题。他们对文献中描述的生理现象的进行整理归纳，总结出共性特征，将其作为模型要解释的核心目标。他们从大量分散的实验文献中提取出构建网络所需的关键要素，特别是从西方学者较少关注到的苏联文献中发现了视网膜中间层的关键电生理性质。随后，通过逻辑推理，他们推演出了能够复现所有已知实验现象的最小网络拓扑结构（图 3B）。

尽管采取的研究思路迥异，但中西学者最终得出了一致的结论：非对称的延迟抑制，是实现运动方向检测的关键要素。

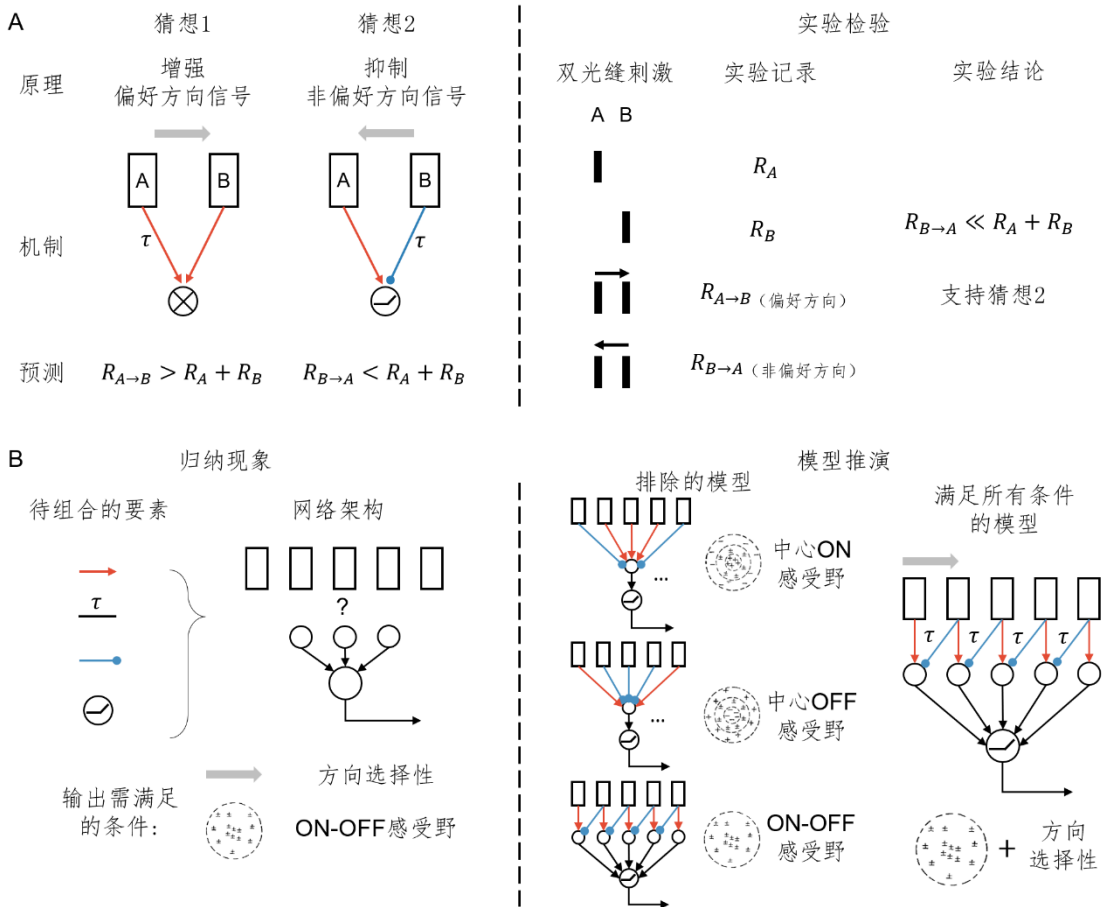


图 3 对比 Barlow-Levick 模型与汪-顾模型的提出过程。A、Barlow 与 Levick 为运动方向选择性的机制提出了两种猜想：增强偏好方向的信号（Hassenstein-Reichardt 模型）或者抑制非偏好方向的信号。他们设计了双光缝实验，通过比较两个光缝单独给光和按不同顺序给光条件下输出神经元的活动，验证了后一种猜想。B、汪云九、顾凡及通过归纳实验现象，总结出三层网络架构、可组合的结构要素、以及输出信号需满足的条件。然后通过推演排除掉不能产生 ON-OFF 感受野以及不具备方向选择性的模型，筛选出能复现所有实验现象的最终模型。

需要指出的是，汪-顾模型和 Barlow-Levick 模型均是在算法层面上对运动方向检测机制进行解释。受限于那个时代神经科学的发展阶段，其物理实现方式——即什么神经元以何种机制实现上述算法，当时并不清楚。如今我们知道，实现侧抑制的并不是汪云九与顾凡及认为的双极细胞，也不是巴罗与莱维克推测的水平细胞。在此后的几十年里，随着实验技术的不断突破，科学家们逐步发现了脊椎动物视网膜中参与抑制的神经元类型^{34,35}、抑制方向选择性的神经连接机制³⁶、以及产生时间延迟的生理学来源^{37,38}。但正是模型提出的算法原理，为后来有关神经机制的研究指明了方向。

汪-顾模型手稿中关于视网膜优化设计问题的分析也不尽完善。一方面，当时可获取的跨物种解剖学数据还不够丰富，后来发现灵长类动物视网膜细胞数量比例与青蛙、松鼠等差异巨大；另一方面，影响视网膜神经网络组织的因素，

例如能量约束、自然图像的信息分布等，其复杂性远超当时的认知³⁹。但这种试图从第一性原理出发量化解释生物学现象的思路，与同时代巴罗提出“高效编码假说”（efficient coding hypothesis）不谋而合⁸。这一思想在当时是如此超前——直至 30 年后，视网膜到视皮层的结构与信息编码规律才得到系统性的解释⁴⁰⁻⁴³。视觉信息处理由此成为神经科学中理论与实验结合最紧密的分支之一，并推动现代人工智能技术在图像识别领域获得率先突破⁴⁴。

从实验现象基础上提出计算模型，简化是必要的步骤，模型假设所依赖的生物细节可能不够精准。但是，一个优秀模型的学术价值，一定远超其具体细节的“不够精准”。“只要计算模型始终是在可靠的实验数据基础上提出来的，它就能同实验进程一道向前发展，并帮助指导未来研究的方向。”

45

6. 科学突破从哪里来——独到的学术眼光和纯粹的好奇心

关于中国计算神经科学发展的历史，学界并无专门的研究。在零星出现的论述中，生物物理所理论组的工作被认为是相关研究的萌芽⁴⁶。然而，其中最具代表性的汪-顾模型却湮没无闻，远未获得其应有的声誉。

汪-顾模型的提出过程，是一场跨学科研究的精彩实践。数学背景的汪云九、顾凡及从纷繁杂芜的生理学实验中，精准地抓取到关键文献、关键要素，通过理论推演发现了其背

后的计算原理。汪云九曾在一篇手稿中探讨了方法论：“收集有关生物实验资料，把它系统化，去掉陈旧的过时的结果（去粗存精），找到一致的共同的结果，清除错误的资料，对于各家有矛盾的结果……把它们放在头脑中想想……修改假设和公式（模型），使之符合。”其独到的学术眼光与研究思路令人赞叹。汪-顾模型的学术成就及其背后故事值得被后人知晓。

回顾来看，这项工作是在极其短暂的时间内完成的。从1963年4月汪云九首次接触到哈特兰关于侧抑制工作算起，到1965年初完成汪-顾模型手稿，只用了2年时间。彼时，距离他们大学毕业也不过短短几年。两位没有留学经历、甚至没有读过研究生的年轻人，在基础薄弱、条件艰苦的情况下，如何能做出国际前沿的研究成果？

一方面，研究方向的选择至关重要，在学科相交地带，潜藏着最能发挥比较优势的空间。近70年前，生物物理所及其理论组就开始了跨学科研究实践，几个年轻人在视觉信息处理这一前沿领域，找到了能够发挥其自身优势的最佳切入点。改革开放后，彭桓武曾竭力呼吁物理学家进入生命科学领域；进入新世纪，在李政道提议下北京大学理论生物学中心成立，成为推动交叉学科与定量生物学发展的重要基地；如今，交叉学科解决复杂科学问题的潜力已逐渐成为学界共识。

另一方面，纯粹的好奇心和求知欲是强大的内在驱动力。当时两个年轻人出于对科学探索的朴素热爱，一开始就敢于

挑战前沿科学问题，没有包袱和束缚，全身心投入其中。顾凡及回忆道，“我们觉得这个可以做，那时候也没有其他事情，在食堂吃完饭就讨论，很快就讨论出来了。”

以汪云九、顾凡及为代表的一批先行者，从无到有，开辟出中国计算神经科学研究土地，并在历史的起伏中默默坚持、耕耘不辍。他们编译学术著作，开设专业课程，甘为人梯育才，成立学术组织，开展学术交流，为中国计算神经科学保存了火种。如今这片土地，吸引着越来越多的青年科学家投身其中。

2026年5月，我们访谈了88岁的顾凡及先生。他说，60年前在生物物理所的那几年是他一生中最难忘的时光。关于模型的提出过程，他回忆道，“纯粹是好奇心，不知道比国外是先还是后，也不觉得是了不起的事情，觉得好玩就做了。”

参考文献:

1. Sejnowski, T. J., Koch, C. & Churchland, P. S. Computational neuroscience. *Science* (80-.). **241**, 1299–1306 (1988).
2. Wang, X.-J. *et al.* Computational neuroscience: a frontier of the 21st century. *Natl. Sci. Rev.* **7**, 1418–1422 (2020).
3. Hassabis, D., Kumaran, D., Summerfield, C. & Botvinick, M. Neuroscience-Inspired Artificial Intelligence. *Neuron* **95**, 245–258 (2017).
4. Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* **117**, 500–544 (1952).
5. HARTLINE, H. K. Receptor Mechanisms and the Integration of Sensory Information in the Eye. *Rev. Mod. Phys.* **31**, 515–523 (1959).
6. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* **160**, 106–154 (1962).
7. Barlow, H. B. & Levick, W. R. The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina. *J. Physiol.* **178**, 477–504 (1965).
8. Barlow, H. B. Possible Principles Underlying the Transformations of Sensory Messages. in *Sensory Communication* 216–234 (1961).
9. McCulloch, W. S. & Pitts, W. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bull. Math. Biophys.* **5**, 115–133 (1943).
10. Rosenblatt, F. The perceptron: A probabilistic model for information storage and organization in the brain. *Psychol. Rev.* **65**, 386–408 (1958).
11. 中国科学院生物物理研究所. 生物的启示: 仿生学四十年研究纪实. (科学出版社, 2008).
12. Hassenstein, B. & Reichardt, W. Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. *Zeitschrift für Naturforsch. B* **11**, 513–524 (1956).
13. 郑竺英, 汪云九, 赵冠美, 傅子森 & 蒋锦昌. 利用频率特征的方法研究冷适应前后小白鼠的体温调节系统. 科学通报 **4**, (1964).
14. 顾凡及, 陈传涓 & 王湘生. 某些感受器的动态分析与模拟. 科学通报 **3**, (1965).
15. 王玉芳, 王湘生, 陈传娟, 顾凡及 & 余明琨. 蟾蜍肌梭的数学模型. 中国科学技术大学学报 **1**, (1965).
16. Ratliff, F. & Hartline, H. K. The responses of limulus optic nerve fibers to patterns of illumination on the receptor mosaic. *J. Gen. Physiol.* **42**, 1241–1255 (1959).
17. 汪云九 & 郑竺英. 利用电子计算机模拟复眼中小眼之间的相互抑制现象. 科学通报 **5**, (1964).
18. 汪云九, 郑竺英 & 侯慧龄. 利用鲨眼的相互抑制网络原理对印刷阿拉伯数字进行的信息加工. 科学通报 **3**, (1965).
19. Ratliff, F., Hartline, H. K. & Miller, W. H. Spatial and Temporal Aspects of Retinal Inhibitory Interaction. *J. Opt. Soc. Am.* **53**, 110 (1963).
20. 汪云九, 郑竺英 & 侯慧龄. 相互抑制网络瞬态反应的一些研究. 科学通报 **4**, (1965).
21. 汪云九. 某些脊椎动物视网膜感受野的数学模型及其推广. 生物化学与生物物理学报 **10**, 1–14 (1978).

22. 汪云九 & 刁云程. 脊椎动物视觉系统中的信息预处理问题II.数学模型、电子模型及讨论. 生物化学与生物物理进展 **6**, (1979).
23. 汪云九. 神经信息学: 神经系统的理论和模型. (高等教育出版社, 2006).
24. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J. Physiol.* **148**, 574–591 (1959).
25. Lettvin, J., Maturana, H., McCulloch, W. & Pitts, W. What the Frog's Eye Tells the Frog's Brain. *Proc. IRE* **47**, 1940–1951 (1959).
26. Grüsser-Cornehls, U., Grüsser, O.-J. & Bullock, T. H. Unit Responses in the Frog's Tectum to Moving and Nonmoving Visual Stimuli. *Science (80-.)*. **141**, 820–822 (1963).
27. Maturana, H. R. & Frenk, S. Directional Movement and Horizontal Edge Detectors in the Pigeon Retina. *Science (80-.)*. **142**, 977–979 (1963).
28. Максимов, В. В., ЗЕНКИН, Г. & БЫЗОВ, А. Л. ИССЛЕДОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ БИПОЛЯРОВ ДВУХ ТИПОВ В СЕТЧАТКЕ ЛЯГУШКИ. *Биофизика* **9**, 141–147 (1965).
29. Barlow, H. B., Hill, R. M. & Levick, W. R. Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit. *J. Physiol.* **173**, 377–407 (1964).
30. 中国科学院生物物理研究所1965年年中研究技术工作总结. 中国科学院档案馆. (档号: A020-0057-006).
31. 饶毅, 梅林 & 段树民. 神经生物学导论. (高等教育出版社, 2025).
32. Luo, L. *Principles of Neurobiology*. (Garland Science, 2020).
33. Kadakia, N. *et al.* Odour motion sensing enhances navigation of complex plumes. *Nature* **611**, 754–761 (2022).
34. Euler, T., Detwiler, P. B. & Denk, W. Directionally selective calcium signals in dendrites of starburst amacrine cells. *Nature* **418**, 845–852 (2002).
35. Fried, S. I., Münch, T. A. & Werblin, F. S. Mechanisms and circuitry underlying directional selectivity in the retina. *Nature* **420**, 411–414 (2002).
36. Briggman, K. L., Helmstaedter, M. & Denk, W. Wiring specificity in the direction-selectivity circuit of the retina. *Nature* **471**, 183–190 (2011).
37. Kim, J. S. *et al.* Space-time wiring specificity supports direction selectivity in the retina. *Nature* **509**, 331–336 (2014).
38. Hausselt, S. E., Euler, T., Detwiler, P. B. & Denk, W. A Dendrite-Autonomous Mechanism for Direction Selectivity in Retinal Starburst Amacrine Cells. *PLoS Biol.* **5**, e185 (2007).
39. Sterling, P. & Laughlin, S. *Principles of Neural Design*. (The MIT Press, 2017).
40. Atick, J. J. & Redlich, A. N. What Does the Retina Know about Natural Scenes? *Neural Comput.* **4**, 196–210 (1992).
41. Dan, Y., Atick, J. J. & Reid, R. C. Efficient coding of natural scenes in the lateral geniculate nucleus: Experimental test of a computational theory. *J. Neurosci.* **16**, 3351–3362 (1996).
42. Perge, J. A., Koch, K., Miller, R., Sterling, P. & Balasubramanian, V. How the optic nerve allocates space, energy capacity, and information. *J. Neurosci.* **29**, 7917–7928 (2009).

- 43. Olshausen, B. A. & Field, D. J. Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. *Nature* **381**, 607–609 (1996).
- 44. Krizhevsky, A., Sutskever, I. & Hinton, G. E. ImageNet classification with deep convolutional neural networks. *Commun. ACM* **60**, 84–90 (2017).
- 45. 郭爱克. 计算神经科学. (上海科技教育出版社, 2000).
- 46. 唐孝威 *et al.* 神经信息学与计算神经科学. (浙江科学技术出版社, 2012).