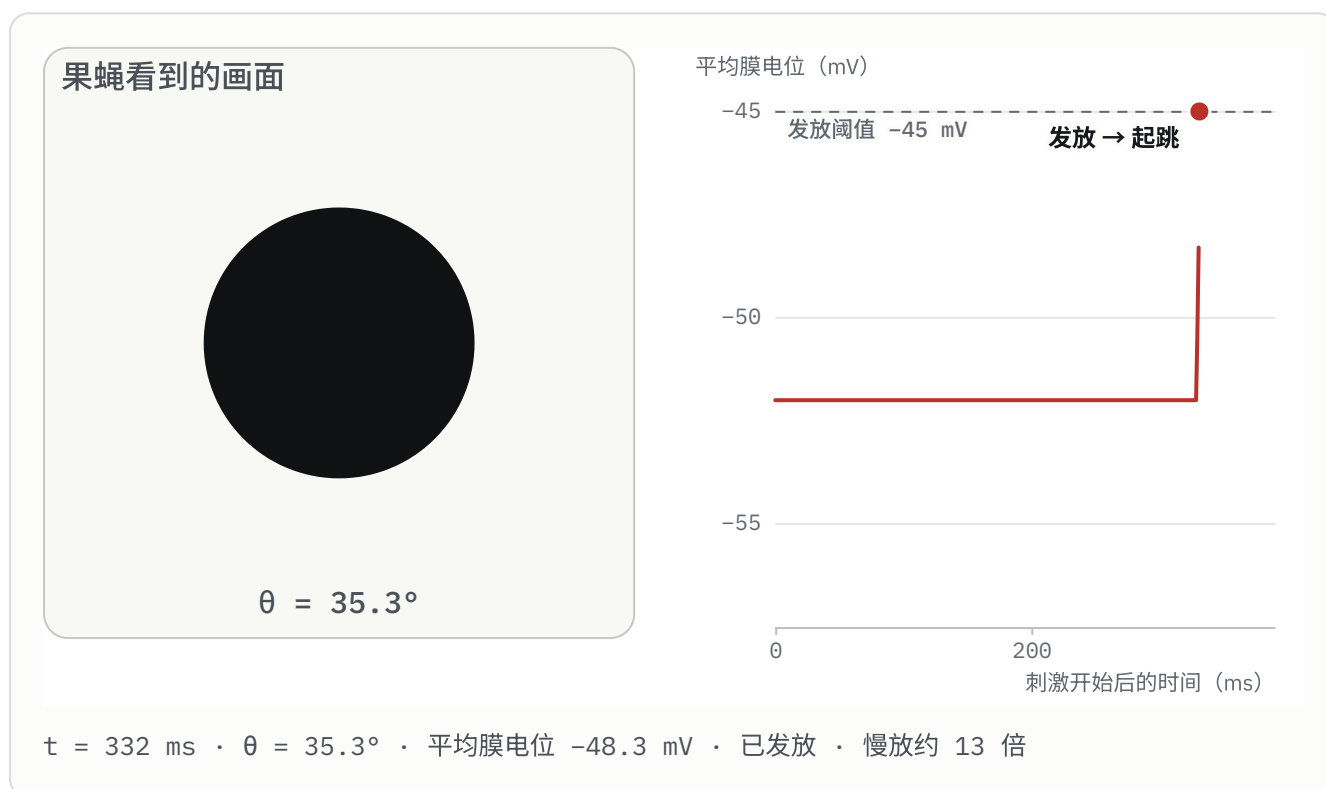


打乱果蝇的接线，它还能逃跑吗？

当一个黑影朝果蝇扑来，它脑中一根叫**巨纤维**的神经元会发出信号，果蝇随即起跳逃走。这个项目把这段回路按一只真实果蝇的完整接线图，一个神经元一个神经元地搬进电脑。然后先检查它像不像真果蝇，再一步步打乱它的接线，看它的反应会不会变。

Ewan Wu · 数据：MaleCNS v1.0 连接组 (CC-BY 4.0) · 代码：MIT 许可

这是静态的 PDF 版。可以交互的网页版：<https://ewanwu06.github.io/fly-escape-switch/>



小屏幕是果蝇看到的画面，一个黑色圆盘正在逼近。曲线是模拟出的巨纤维膜电位（左右两根的平均），用的是真实回路、逼近速度 $r/v = 40 \text{ ms}$ 。圆盘张到约 35° 时，电位越过阈值，巨纤维发放。

一分钟看懂

- **做了什么：**用一只真实果蝇的接线图，搭出由 364 个神经元组成的逃跑回路，并在电脑里模拟它。
- **发现一：**这个虚拟回路只复现了四项已发表实验结果中的一项：黑影张到约 34° – 37° 时发放。
- **发现二：**把接线打乱到只剩 40.6% 保持原样，这一项结果也只变了 0.11° 。在这个模型里，只要每个神经元的连接数量不变，具体连向谁对“何时发放”几乎没有影响。
- **但要注意：**另外三项结果，模型本身就没有复现，所以对它们，这个模型回答不了“接线重不重要”。第二步也只在一种逼近速度下做过。

本文结构

- | | |
|----------------|-------------------|
| • 1 问题：接线图重要吗？ | • 2 主角：巨纤维逃跑回路 |
| ● 3 刺激：一个逼近的黑影 | ● 4 虚拟神经元：会漏水的水桶 |
| ● 5 先立规矩：预注册 | ● 6 第一步：它像真果蝇吗？ |
| ● 7 第二步：打乱接线 | ● 8 亲手试试 |
| ● 9 这说明了什么 | ● 10 我们自己发现并改正的错误 |
| ● 11 下一步、术语与参考 | |

每一章开头的黑色圆盘会越来越大，就像逼近的黑影：从 10° 一直长到 63° 。



第 1 章，共 11 章 · $\theta = 10.0^{\circ}$

问题：接线图重要吗？

连接组 (connectome) 是一张大脑的完整接线图：有哪些神经元，每个神经元连向谁，每条连接有多少个突触。2026 年，研究者正式发布了雄性果蝇整个中枢神经系统的连接组 MaleCNS v1.0，数据公开，任何人都能下载。

有了接线图，一个很自然的想法是把它直接放进电脑“跑起来”，看它能不能产生果蝇的行为。网上已经有不少“果蝇大脑玩游戏”之类的演示。但有一个问题很容易被略过：就算模拟出来的网络能做事，这个能力究竟来自这张图里具体的连线方式，还是只来自一些更粗略的统计特征，比如每个神经元大概有多少条连接？

区分这两者有一个标准的对照实验，叫**保度数重连**（degree-preserving rewiring）。一个神经元的连接数叫它的“度”。保度数重连会随机打乱“谁连向谁”，但让每个神经元发出和收到的连接数都保持不变。如果打乱之后行为照旧，就说明这个行为并不依赖具体的接线。

打个比方

想象一座城市的公路网。保度数重连就像把所有路口重新接一遍：每个路口进出的路还是那么多条，但每条路通向哪里全变了。如果重接之后交通照样顺畅，那顺畅就不是靠原来那套具体的路线设计。

这个对照本身并不新：已经有项目在一整个果蝇大脑上做过一次“打乱或不打乱”的二选一对比。这个项目的不同在于三点：打乱的程度是**逐步加大**的；只针对一个小而清楚的回路；并且先用**已发表的实验数据**检验这个回路像不像真的。

— 深入一点：储备池计算与“涌现”

许多演示把连接组当成一个固定不动的网络，再在外面接一个经过训练的“读出层”，真正学会任务的是这个读出层。这叫**储备池计算**（reservoir computing）。它能完成任务，不代表是接线本身产生了这个行为。保度数重连正好能区分两者：如果换成一个随机接线的网络也能做到，功劳就不在具体的接线上。



第 2 章，共 11 章 · $\theta = 15.3^\circ$

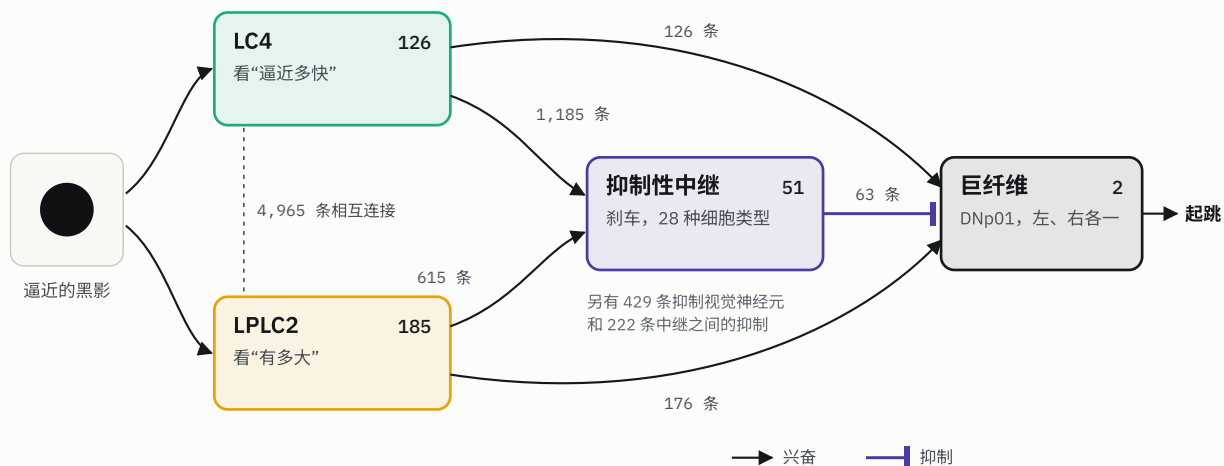
主角：巨纤维逃跑回路

果蝇左右脑各有一根**巨纤维**（giant fiber，细胞类型名 DNp01）。它是一根又粗又长的下行神经元，从大脑一直延伸到控制腿和翅膀的胸部神经节。它一发放，就会触发果蝇的快速起跳。

这段回路的输入来自眼睛。两类视觉神经元把信号送到巨纤维：

- **LC4**：对“东西逼近得有多快”敏感，也就是张角变大的速度。
- **LPLC2**：对“东西看起来有多大”敏感，也就是张角本身。

这些视觉神经元还会激活一批**抑制性神经元**，它们的作用像刹车，又连回巨纤维。所以视觉信号有两条路到达巨纤维：一条直接踩油门，一条先经过刹车。



从 MaleCNS 中提取出的回路。箭头 $\rightarrow$ 是兴奋性连接， $\dashv$ 是抑制性连接，线上的数字是连接条数。视觉神经元之间也有将近 5,000 条相互连接。只收录至少有 5 个突触的连接。

■ **126** LC4

■ **185** LPLC2

■ **51** 抑制性中继

■ **2** 巨纤维

364 个神经元

7,784 条连接 (7,070 兴奋、714 抑制)

95,201 个突触

提取得对不对？

2019 年，Ache 等人在另一只果蝇（一只雌蝇的全脑电镜数据 FAFB）里，数过连到右侧巨纤维的 LC4：**55 个**。从 MaleCNS 这只雄蝇里数出来的也是 **55 个**，突触数只多 5.7%（2,580 对 2,442）。性别不同、个体不同、数据集不同，数字对上了。LPLC2 的数字差得多一些（84 个对 108 个），原因还不清楚。



第 3 章，共 11 章 · $\theta = 20.6^\circ$

刺激：一个逼近的黑影

果蝇实验里常用的“威胁”，是屏幕上一个不断变大的黑色圆盘，模拟一个直冲过来的物体。它在果蝇眼里有多大，用**张角** θ 表示：物体两侧边缘对眼睛张开的角度。

$$\theta(t) = 2 \cdot \arctan(r / (v \cdot |t|))$$

这里 r 是物体半径， v 是速度， t 是距离碰撞还有多久。决定逼近节奏的只有 r/v 这一个比值，单位是毫秒： r/v 越小，逼近越快、越突然。已发表的实验和这个项目都用了 10、20、40、80 ms 四种，圆盘都从

10° 长到 63°。



选一个逼近速度，拖动时间滑块或点播放。上：张角 θ 随时间的变化，横线是已发表的发放阈值（约 40° ），红点是模型中巨纤维第一次发放的位置。下：模型送给两类视觉神经元的输入信号。

注意曲线的形状：开始时张角几乎不动，最后一刻才猛地变大。■ **LC4** 的输入跟着张角变大的速度走，所以在最后时刻最强，而且逼近越快越强。■ **LPLC2** 的输入在张角约 42° 时最强，和速度无关。

— 深入一点：模型里唯一不是来自连接组的部分

视觉输入怎么编码，是这个模型里唯一的人为假设，来自 Ache 等人 2019 年的实验结论：LC4 的输入与张角变化速度成正比，LPLC2 的输入是以 42° 为中心的钟形曲线。钟形曲线的宽度 $\sigma = 5^\circ$ ，是用第一项基准测试 B1 校准的，之后冻结不再改动。另外，每个视觉神经元的输入都加了最多 $\pm 10 \text{ ms}$ 的随机时间偏移，因为真实的神经元不会像阅兵一样完全同步（第 10 章会讲为什么必须加这一步）。从视觉神经元到巨纤维之间怎么整合，全部交给连接组里测出来的连接。

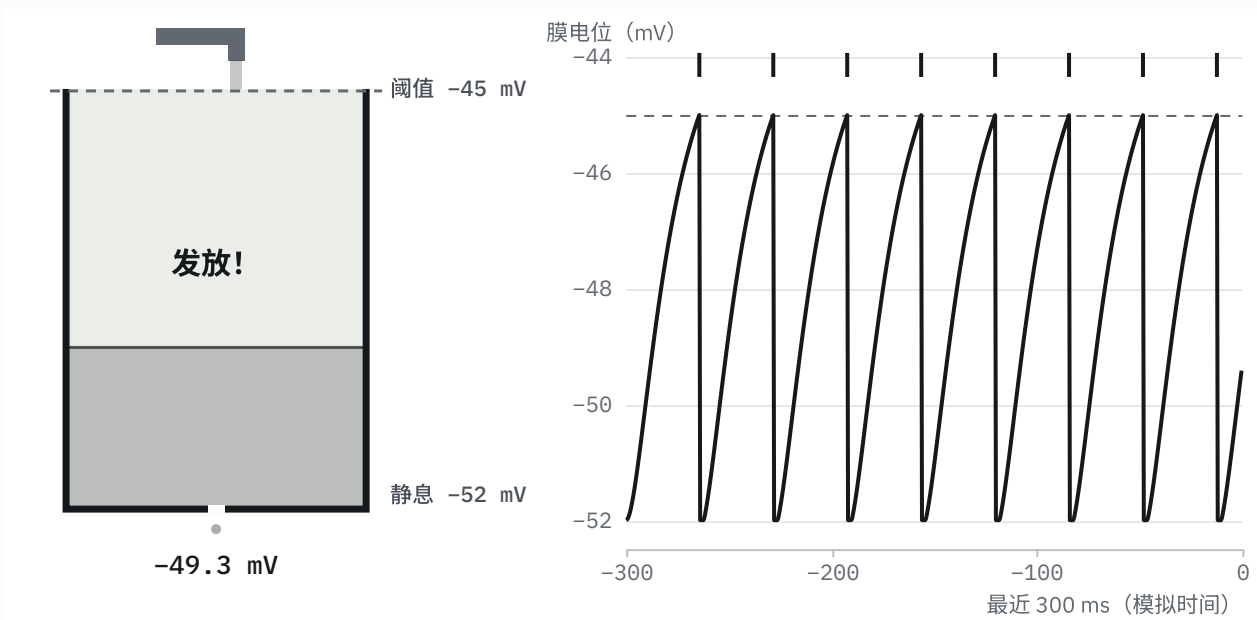


虚拟神经元：会漏水的水桶

每个神经元都用**漏积分-发放模型**（LIF）模拟。可以把它想成一个会漏水的水桶：

- 上游神经元发放时，往桶里倒水：膜电位升高。
- 桶底有个小洞，水会慢慢漏掉：膜电位回落到静息值。
- 水位一到刻度线（阈值），神经元就发放一次，桶立刻倒空，然后短暂休息。

持续输入（水龙头） 1.80 mV/ms



发放频率约 27 次/秒（模拟时间）· 单个 LC4 发放一次，从静息开始最多让膜电位升高约 2.2 mV，而离阈值有 7 mV · 慢放 25 倍

一个模型神经元，用的是这个项目的真实参数，慢放 25 倍。调节持续输入（水龙头），或者点按钮模拟一个 LC4 发放一次。输入太弱时水位停在刻度线以下，永远不发放；超过一定强度后开始规律发放，输入越强发放越快。

模型里的数值都是真实单位：静息电位 -52 mV，阈值 -45 mV，所以这个水桶只有 7 mV 深；漏水的时间常数是 20 ms；每个突触传来 0.275 mV。一个 LC4 连到巨纤维平均约有 50 个突触，所以单个 LC4 发放一次还远远不够，要好几个几乎同时发放才行。这些参数直接照搬一个已发表的果蝇全脑模型（Shiu 等，2024，《自然》），没有为这个项目调过。

关键在于：模型里没有任何“逃跑程序”。视觉信号怎样汇总到巨纤维，完全由连接组里测出来的连接和突触数决定。



第 5 章，共 11 章 · $\theta = 31.2^\circ$

先立规矩：预注册

在跑任何模拟之前，研究设计就已写好并提交到版本库（git），每次提交都带着时间戳：要检验哪几项、用什么指标、怎样算通过，以及结果出来后每一种情况分别怎么解读。这叫**预注册**。

这是为了防止一个常见的问题：看到结果之后再回头调整标准，让结果“看起来”更好。预注册之后，任何改动都必须留下带日期的公开记录，并注明发生在看到结果之前还是之后。

- 9 月 22 日 22:54 写下计划 `d8d510e`
研究设计预注册：假设、指标、分析计划，以及三种结果各自怎么解读
- 9 月 22 日 23:29 运行 `9496a7b`
从 MaleCNS 中提取出 364 个神经元的回路
- 9 月 23 日 10:32 写下计划 `d53b136`
四项测试（B1–B4）的通过标准写进代码
- 9 月 23 日 10:48 运行 `befb9d5`
第一次运行测试，暴露出“完全同步”的问题（见第 10 章）
- 9 月 23 日 11:09 写下计划 `0a59501`
修正方案（输入时间偏移）先写进设计
- 9 月 23 日 11:29 运行 `d2e9c47`
然后重新运行 B1–B4
- 9 月 23 日 15:47 写下计划 `9cc0ca4`
第二步的输入设置写进设计
- 9 月 23 日 15:52 运行 `3fa4f26`
运行逐步打乱的实验：每个剂量 100 个回路
- 9 月 24 日 02:08 写下计划 `f3e30b5`
增益敏感性分析的方案先写进设计
- 9 月 24 日 02:15 运行 `f2bdc83`
然后运行增益敏感性分析



第一步：它像真果蝇吗？

从已发表的电生理实验里挑出四项结果，作为这个虚拟回路的“考试”，编号 B1–B4。通过标准在正式运行这些测试之前就写进了代码并提交。

B1

✓ 复现

什么时候发放

真果蝇 黑影张到约 40° 时，巨纤维发放。

模型 四种速度下都在 33.7° – 37.2° 发放，落在事先定好的 30° – 50° 之内。

按代码判定，在 6 套随机输入中通过 6 套

σ 正是用这一项校准的，所以它不是完全独立的检验。把输入增益调高到 1.2 倍或更高，最快速度下的结果会跌出范围。

B2

✗ 未复现

速度和大小的分工

真果蝇 逼近越快，LC4（速度）的贡献越大；LPLC2（大小）的贡献各速度差不多。

模型 没有出现这种逐渐变化的规律。只保留 LC4 输入时，巨纤维在快速逼近（10、20 ms）下发放，慢速（40、80 ms）下完全不动：是全有或全无。

按代码判定，在 6 套随机输入中通过 0 套

B3

⚠ 代码判定通过 · 实际未复现

关掉 LPLC2

真果蝇 去掉 LPLC2 之后，巨纤维只剩下对速度的反应。

模型 在 40 ms 的速度下关掉 LPLC2，巨纤维完全没有反应，也就没有速度成分可言。

按代码判定，在 6 套随机输入中通过 6 套

代码只检查“反应的峰值时间有没有移动至少 2 ms”。巨纤维没有反应时，这一条被平凡地满足了。登记的标准还要求移动方向正确，代码没有检查方向，而实际方向是反的。

B4

⚠ 代码判定通过 · 实际未复现

两只眼一起看

真果蝇 两只眼同时看到威胁时，反应小于两只眼分别看到时的和（亚线性）。

模型 逐根巨纤维看，它对双眼刺激的反应和只刺激同侧眼时完全一样，另一只眼从未让它去极化：两只眼只是简单相加。

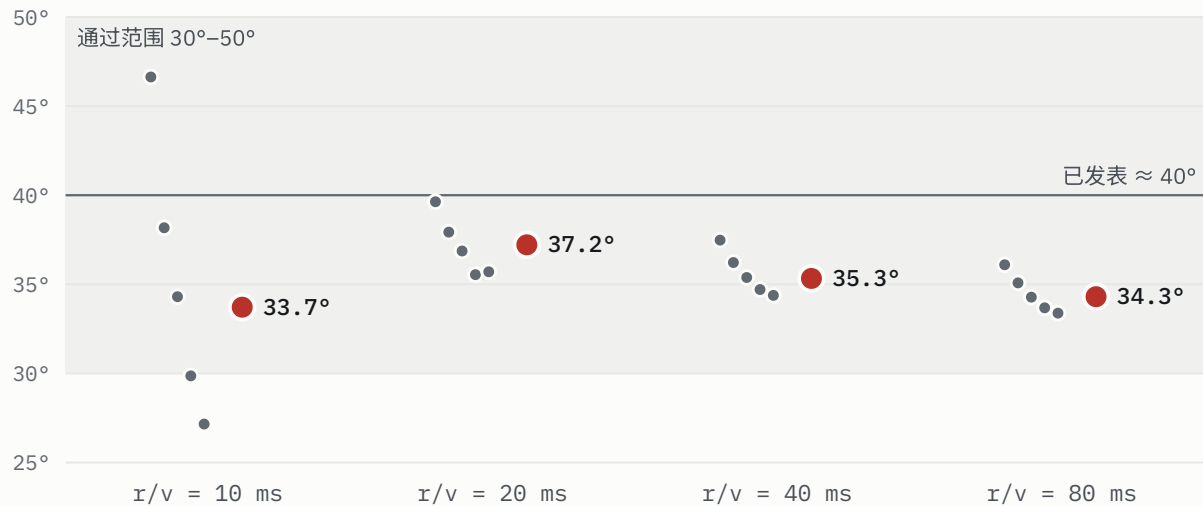
按代码判定，在 6 套随机输入中通过 3 套

代码里的指标把两根巨纤维平均起来，只看到第一次发放为止，所以它量到的其实是两根巨纤维有多同步。它显示的“亚线性”（指数 0.81）就是这么来的。

四项里只有 B1 真正复现了。对 B2–B4 来说，是模型本身不像真果蝇，这和接线有没有被打乱无关。

● 主运行（增益 8.0 mV/ms） ● 增益改为 0.6–1.4 倍

第一次发放时的张角



— 显示数据表

r/v	主运行	0.6×	0.8×	1.0×	1.2×	1.4×
10 ms	33.7°	46.6°	38.2°	34.3°	29.9°	27.2°
20 ms	37.2°	39.6°	37.9°	36.9°	35.5°	35.7°
40 ms	35.3°	37.5°	36.2°	35.4°	34.7°	34.4°
80 ms	34.3°	36.1°	35.1°	34.3°	33.7°	33.4°

B1：每种逼近速度下，巨纤维第一次发放时黑影的张角。灰带是事先定好的通过范围 30°–50°，横线是已发表的约 40°。红点是主运行，灰点是把输入增益改成 0.6–1.4 倍时的结果（增益敏感性分析，也在运行前写好了方案）。

— 深入一点：B4 逐根巨纤维的数字

下表是一次事后检查（不属于预注册内容）中每根巨纤维在第一次发放前的最大去极化（相对静息电位），三次运行共用同一套随机输入。每根巨纤维只对同侧的眼有反应，双眼时的数值与只看同侧眼时完全相同。

刺激	左侧巨纤维 (mV)	右侧巨纤维 (mV)
双眼	6.54	6.63

刺激	左侧巨纤维 (mV)	右侧巨纤维 (mV)
只有左眼	6.54	0.00
只有右眼	0.00	6.63

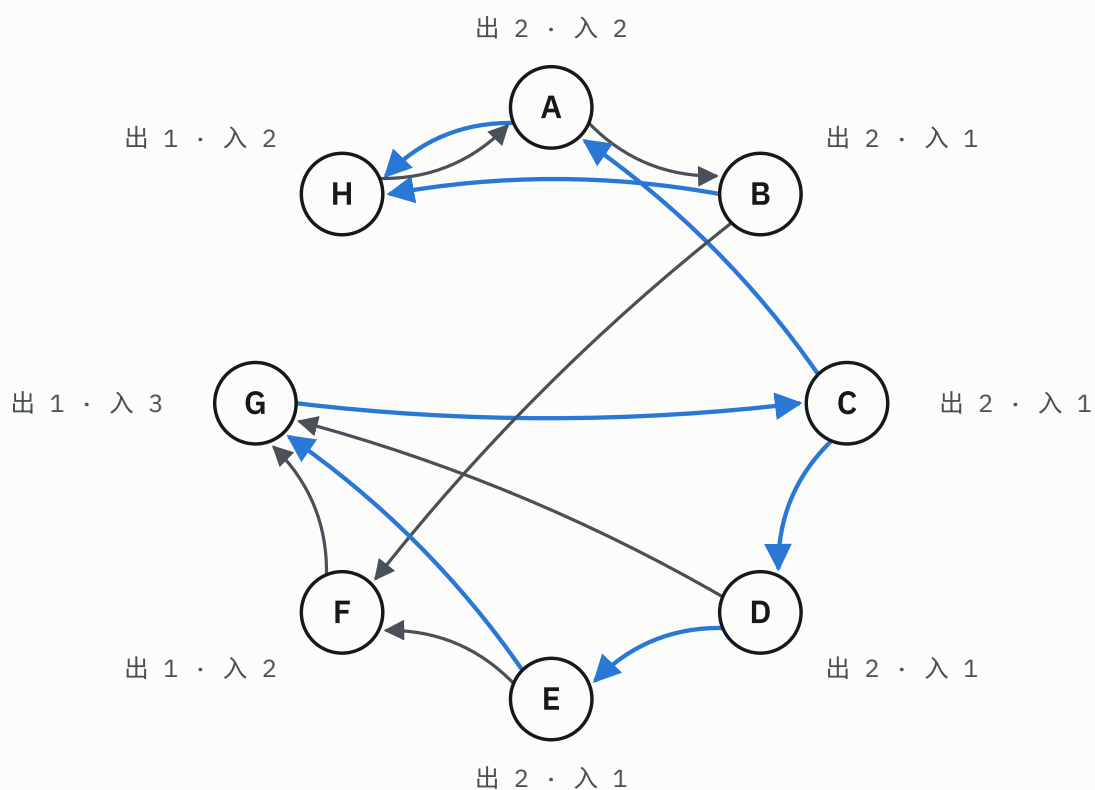
逐根指数 = 双眼 ÷ (只有左眼 + 只有右眼)。全部 6 套随机输入下，两根巨纤维的逐根指数都是 1.000。



第 7 章，共 11 章 · $\theta = 41.8^\circ$

第二步：打乱接线

现在进入核心问题。打乱接线用的是**双边交换**：随机挑两条连接 $A \rightarrow B$ 和 $C \rightarrow D$ ，把它们改成 $A \rightarrow D$ 和 $C \rightarrow B$ 。这样一来，每个神经元发出的连接数和收到的连接数都没变，每条连接的突触数和正负号也跟着发出它的神经元走，变的只是“谁连向谁”。



已交换 6 次 · 原始连接保留 6 / 13 (46%) · 上一次: $E \rightarrow H + B \rightarrow G \Rightarrow E \rightarrow G + B \rightarrow H$

一个 8 个神经元的小例子。点“交换一次”：被选中的两条连接先高亮，再交换终点。每个圆圈旁的数字（发出 / 收到的连接数）始终不变，蓝色的是交换后新出现的连接，原样保留的连接越来越少。

打乱的程度用**剂量 f** 表示：交换次数 = $f \times \text{连接总数} \div 2$ 。f = 1 时，平均每条连接会被动到一次。但因为每次都是随机挑选，有的连接被挑中好几次，有的一次也没被挑中，所以最后仍有约 41% 的原始连接保留。

右图的剂量 f

0.05

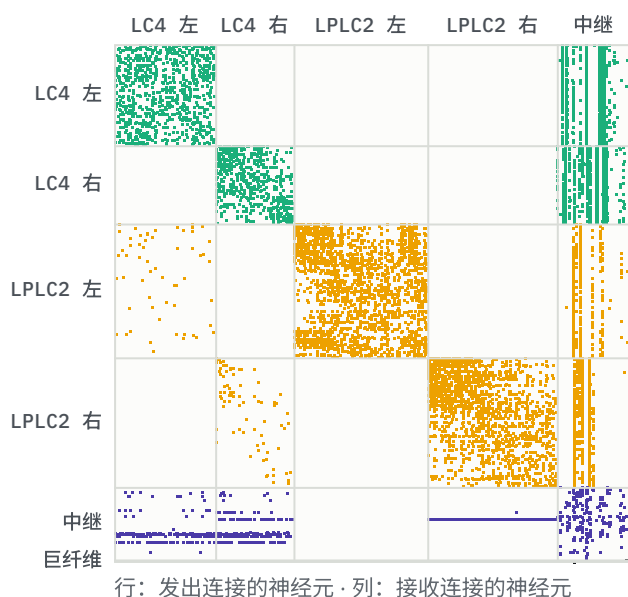
0.10

0.25

0.50

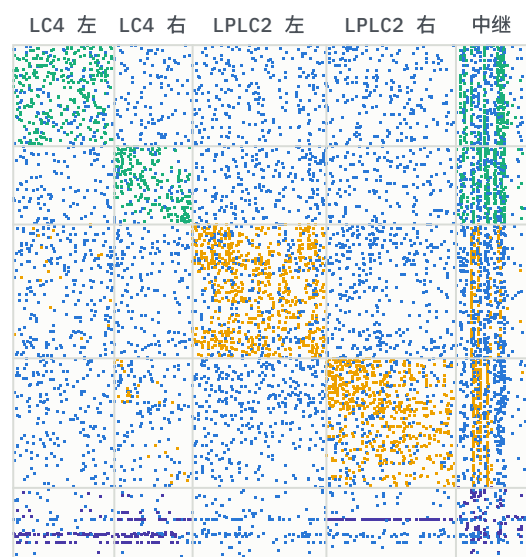
1.00

真实回路



行：发出连接的神经元 · 列：接收连接的神经元

打乱后的一个例子： $f = 1.00$ ，保留 40.3%



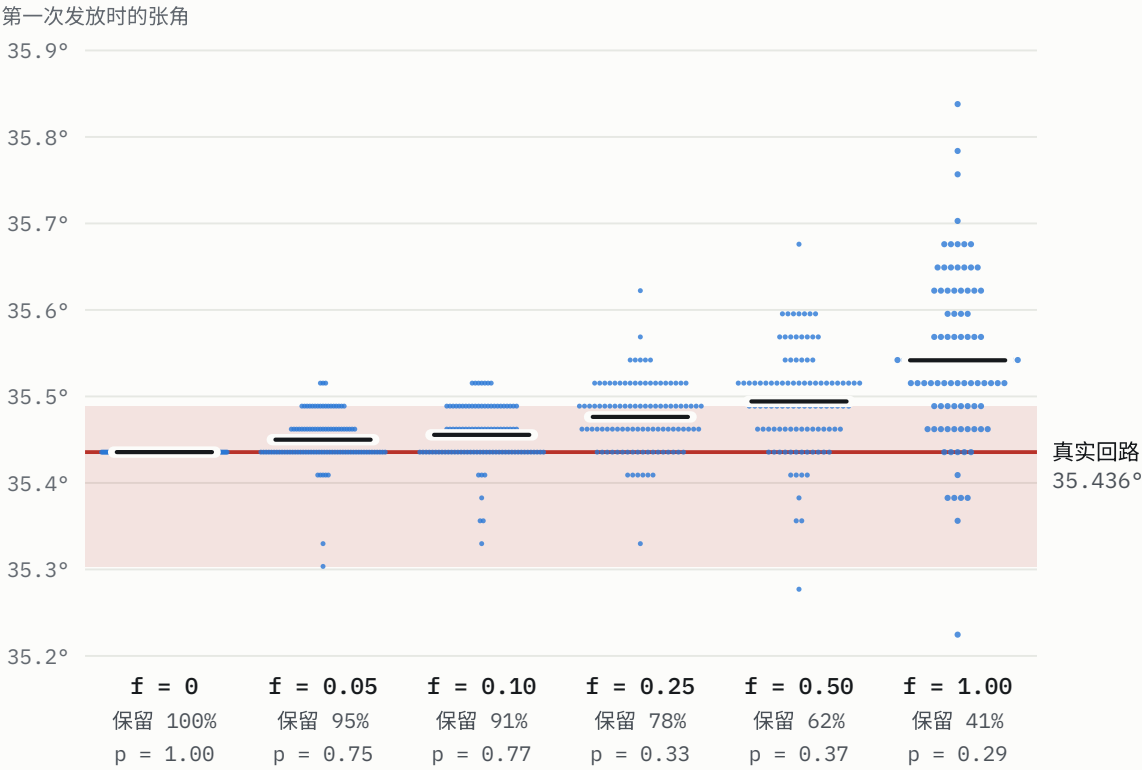
右图 $f = 1.00$ · 7,784 条连接，原样保留 40.3%，新出现 4,644 · 每个神经元的发出数、接收数都和左图一样

左边是真实回路的连接矩阵，共 364×364 格：每一行是一个发出连接的神经元，每一列是一个接收连接的神经元，一个点就是一条连接，颜色表示发出方的类型。右边是同一个回路打乱后的一个例子（可以选剂量），蓝色的是打乱后新出现的连接。点的位置变了，但每一行、每一列的点数一个都没变。把鼠标放在任一矩阵上，可以对照查看同一行、同一列。

实验做法：在 6 个剂量下 ($f = 0, 0.05, 0.10, 0.25, 0.50, 1.00$) 各生成 100 个打乱的回路，全部用同一套输入、同一种逼近速度 ($r/v = 40 \text{ ms}$) 模拟。然后看真实回路的反应，在这 100 个打乱回路中间是不是显得特别。

纵轴 **放大看** 放进 B1 的范围

● 打乱后的回路（每个剂量 100 个） — 打乱回路的平均值 — 真实回路
■ 真实回路自身的波动（6 套随机输入）



— 显示数据表

剂量 f	保留原始连接	打乱回路平均	SD	真实回路	p
0	100.0%	35.436°	0.000°	35.436°	1.000
0.05	95.1%	35.450°	0.031°	35.436°	0.752
0.10	90.5%	35.456°	0.034°	35.436°	0.772
0.25	78.2%	35.476°	0.041°	35.436°	0.327
0.50	61.9%	35.494°	0.060°	35.436°	0.366
1.00	40.6%	35.542°	0.093°	35.436°	0.287

每一列是一个剂量下 100 个打乱回路第一次发放时的张角（蓝点），短横线是它们的平均值。红线是真实回路，浅红色带是真实回路自己在 6 套不同随机输入下的变化范围。每列下方标出保留的原始连接比例和 p 值。切换到“放进 B1 的范围”，可以看出这些差别相对通过范围有多小。

结果

- **24 项检验**（6 个剂量 × 4 个指标）没有一项显著。最小的 p 值是 0.287，远高于常用的 0.05 门槛。
- 打乱得越多，发放时张角的平均值确实略微变大，但最多只变了 **0.11°**，比真实回路自己换一套随机输入时的变化（0.19°）还小。
- 每一个打乱后的回路都会发放，而且都远在 B1 的 30°–50° 范围之内。

– 深入一点：24 项检验的 p 值一览

p 值是“如果真实回路只是这 100 个打乱回路中普通的一员，看到至少这么大差别的概率”。经过 Benjamini–Hochberg 多重比较校正后，没有一项显著；即使不校正，也没有一项低于 0.05。f = 0 时“打乱”的回路和真实回路完全一样，所以 p = 1。四个指标并不独立（发放时的张角和峰值时间几乎同步变化），所以这 24 项实际上远少于 24 个独立检验。

指标	f = 0	f = 0.05	f = 0.10	f = 0.25	f = 0.50	f = 1.00
第一次发放时的张角	1.00	0.75	0.77	0.33	0.37	0.29
反应峰值时间	1.00	0.75	0.77	0.33	0.37	0.29
最大去极化（实际反映两根巨纤维的同步程度）	1.00	0.74	0.75	0.88	0.67	0.55
是否发放	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00



第 8 章，共 11 章 · $\theta = 47.1^\circ$

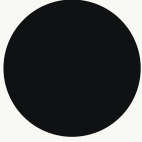
亲手试试

下面是模拟的原始数据。选一个逼近速度和打乱剂量，看两根巨纤维的平均膜电位怎样随时间变化；把鼠标放在图上读数，或点播放，小屏幕会同步显示果蝇此刻看到的画面。每个剂量这里只展示一个打乱回路作为例子，它和上一节矩阵里显示的是同一个回路；统计结果以上一节为准。这里用的随机输入和上一节不是同一套，所以真实回路的数字会和上一节差零点几度。

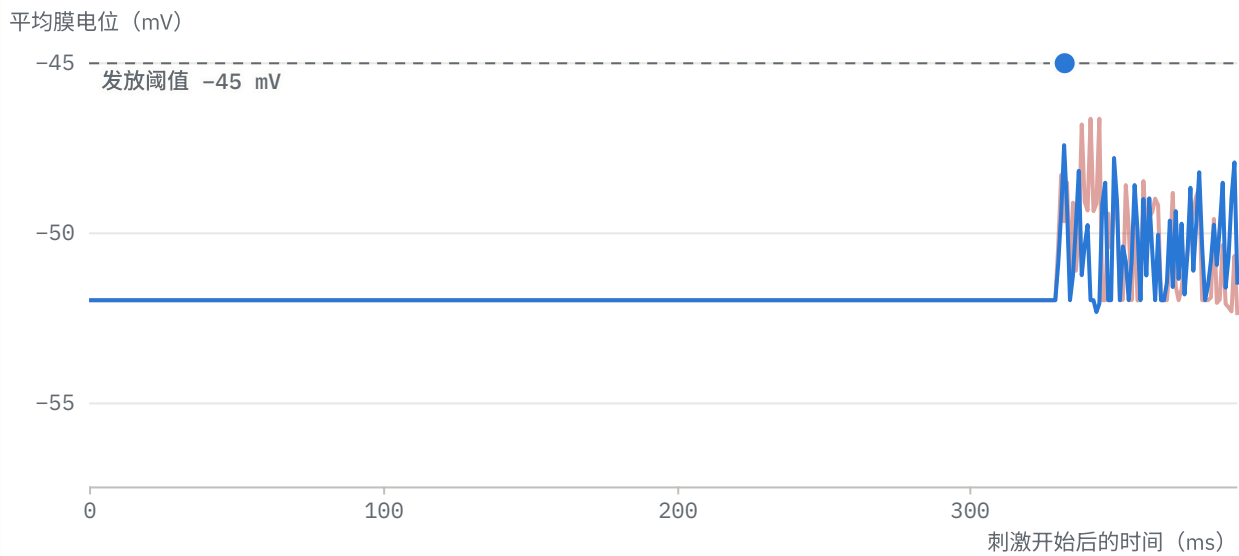
逼近速度 r/v 10 ms 20 ms **40 ms** 80 ms

打乱剂量 f 真实 0.05 0.10 0.25 0.50 **1.00**

果蝇看到的画面



$\theta = 35.3^\circ$



真实回路在 331.6 ms (张角 35.3°) 第一次发放。这个 $f = 1.00$ 的打乱例子 (保留 40.3% 原始连接) 在 332.2 ms (张角 35.5°) 第一次发放，张角比真实回路大 0.16° 。

曲线是左右两根巨纤维膜电位的平均值。第一次发放之后，两根巨纤维会反复发放、复位，平均值因此上下跳动。



第 9 章，共 11 章 · $\theta = 52.4^\circ$

这说明了什么

在跑实验之前，研究设计就写好了三种可能的结果以及各自的解读。结果落在下表的哪一行：

情况	预先写好的解读	落在这里
真实回路通过，打乱后不通过	具体接线是必要的（结构特异性）	无
打乱后的回路同样通过	保持每个神经元的连接数就够了	B1
真实回路本身就不通过	阴性结果：“连接组 + LIF”不足以解释这些反应	B2B3B4

能说明的

- 在这个模型里，对“巨纤维何时发放”这一项，保持每个神经元的连接数量就够了，具体连向谁几乎不起作用。
- 真实的连接组，加上一个标准的简化神经元模型，只复现了四项实验中的一项。这本身是一个有用的阴性结果：光有接线图还不够。

不能说明的

- 不能说“真果蝇的接线不重要”。第二步只在一种逼近速度（40 ms）、一套随机输入、一个输入增益下做过。
- 这种打乱方式很温和：每个神经元的连接数、突触数和正负号都保留了，打乱最多时也还剩约 41% 的原始连接。
- B2-B4 模型本身没过，所以对这三项回答不了接线重不重要。
- 模型有已知的简化：没有电突触（电镜连接组看不到它们，而巨纤维通往下游运动神经元的连接主要就是电突触）；LPLC2 树突内部的计算没有模拟；巨纤维另外约 1,000 个输入（约 673 个兴奋性、361 个抑制性）没有纳入；“眼睛”只是一个公式。



第 10 章，共 11 章 · $\theta = 57.7^\circ$

我们自己发现并改正的错误

研究很少一次就做对。这个项目把每一处更正都公开记录下来，并注明发生在看到结果之前还是之后。下面是几个例子。

重新运行之前

太整齐，反而是 bug

第一次运行时，311 个视觉神经元收到几乎一样的输入，像阅兵一样完全同步地发放。巨纤维因此从静息状态一步跨过阈值，好几个指标在所有条件下都恒为 0，根本无法检验。修正方案（给每个视觉神经元加上随机时间偏移）先写进设计并提交，然后才重新运行。

任何测试之前

一个把答案抹掉的归一化

LC4 的输入原本在每种逼近速度内部各自归一化，把每种速度的峰值都压成 1。这恰好抹掉了 B2 要检验的东西：快速逼近时 LC4 信号本应比慢速强 8 倍。改成统一的参照之后，才开始任何测试。

全部结果之后

一个其实在量“同步”的指标

终审发现，“最大去极化”这个指标把两根巨纤维平均起来，并在任意一根发放时截止。一旦有一根先发放，它量到的就是两根巨纤维有多同步，而不是反应有多大。B4 的“通过”就是这么来的。已登记的判定没有重新打分，报告如实说明了它们的真实含义，并补做了一项标明为“事后”的逐根检查。

全部结果之后

标错来源的参考数据

用来验证提取结果的“55 个 LC4”，最初被标成来自 hemibrain 数据集。实际上它来自 Ache 等人 2019 年在 FAFB 数据集上的重建，而那篇论文比 hemibrain 发布得还早。基于这个错误标签提出的一个解释也一并撤回。数字本身没有变。

全部结果之后披露

一次没有留下记录的扫描

输入增益是把视觉信号换算成输入电流的系数。在它固定之前，为了排查“整个回路毫无反应”，曾做过一次增益 $\times \sigma$ 的扫描，瞥见了部分 B1 的结果，随后停止，结果也没有保存。这件事在全部结果出来之后公开披露。复核还发现，按当初写下的规则，增益应该是 7.0（或 6.0），而不是实际使用的 8.0。为此补做了一项事先写好方案的增益敏感性分析：B1 在 0.6–1.0 倍增益下通过，在 1.2 和 1.4 倍时不通过。





下一步、术语与参考

还可以做的检验

- 在全部四种逼近速度下做打乱实验（目前只做了 40 ms）。
- 用多套随机输入、不同的输入增益和 σ 重复第二步。
- 预先登记一个逐根巨纤维、覆盖整个刺激过程的指标，重新检验 B2 和 B4。
- 试试别的打乱方式：不让突触数跟着神经元走的打乱，或者遵守细胞类型连接规则的打乱。
- 先改进模型本身，让真实回路通过 B2–B4。但必须先写一份新的预注册，避免看到结果之后再调参。

术语表

连接组	一个大脑的完整接线图：所有神经元，以及它们之间的每一条连接和突触数。
神经元、突触	神经元是传递信号的细胞；突触是两个神经元之间传递信号的接触点。两个神经元之间往往有几十个突触。
膜电位、发放	膜电位是神经元内外的电压，单位 mV。它升到阈值时，神经元会发出一个短促的电脉冲，叫发放（spike）。
LIF	漏积分-发放模型：把神经元简化成一个会漏水的水桶，满了就发放并清空。
巨纤维（DNp01）	果蝇左右各一根的下行神经元，发放时触发快速起跳逃跑。
LC4, LPLC2	两类视觉神经元。LC4 对逼近速度敏感，LPLC2 对物体大小敏感。
抑制性中继	被视觉神经元激活、再去抑制巨纤维的神经元，作用像刹车。这里共 51 个。
张角 θ 、 r/v	张角是物体在眼中所占的角度； r/v 是半径与速度之比，决定逼近的快慢。
度、保度数重连	度是一个神经元的连接数。保度数重连随机打乱连接的去向，但保持每个神经元的度不变。

剂量 f	打乱的程度：交换次数 = $f \times \text{连接总数} \div 2$ 。
预注册	在看到结果之前，公开写下要检验什么、怎样算通过、结果怎样解读。
p 值、BH 校正	p 值衡量“纯属偶然也会出现这么大差别”的可能性。同时做很多项检验时，需要用 Benjamini–Hochberg 等方法校正，以免把偶然当成发现。
储备池计算	把一个固定网络当作“储备池”，只训练外接的读出层来完成任务。

参考文献

1. Ache, J. M., et al. (2019). Neural basis for looming size and velocity encoding in the *Drosophila* giant fiber escape pathway. *Current Biology*, 29(6), 1073–1081.
2. Klapoetke, N. C., et al. (2017). Ultra-selective looming detection from radial motion opponency. *Nature*, 551, 237–241.
3. Azimuthal invariance to looming stimuli in the *Drosophila* giant fiber escape circuit. (2023). *Journal of Experimental Biology*, 226(8), jeb244790.
4. Shiu, P. K., et al. (2024). A *Drosophila* computational brain model reveals sensorimotor processing. *Nature*.
5. Lappalainen, J. K., et al. (2024). Connectome-constrained networks predict neural activity across the fly visual system. *Nature*, 634, 1132–1140.
6. MaleCNS connectome v1.0 (2026). HHMI Janelia FlyEM, University of Cambridge, MRC Laboratory of Molecular Biology, Google Research. *Cell*. CC-BY 4.0.
7. Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 57(1), 289–300.
8. Kisame76. *drosophila-brain-mlx*. github.com/Kisame76/drosophila-brain-mlx

本页所有数字都直接读取自项目提交的结果文件；“亲手试试”和第二步矩阵中的例子回路由项目自己的代码重新生成，并与提交的结果逐位核对过。

Connectome data from the MaleCNS v1.0 dataset, HHMI Janelia Research Campus FlyEM project, in collaboration with the University of Cambridge, MRC Laboratory of Molecular Biology, and Google Research. Licensed under CC-BY 4.0.

