

Фрэнк Верблин и Ботонд Роска

КИНО

В НАШИХ ГЛАЗАХ

В сетчатке глаза происходит гораздо более серьезная обработка информации, чем считалось ранее



Зрительную систему часто сравнивают с телевизионной камерой: хрусталик глаза фокусирует свет, падающий на матрицу фоторецепторов в сетчатке, которые словно по волшебству превращают фотоны в электрические сигналы, передаваемые по зрительному нерву в мозг. Однако, как показывают исследования, подобная аналогия неверна. На самом деле значительная часть предварительной обработки информации производится уже на уровне сетчатки, затем в мозг для дальнейшей интерпретации посылаются целая серия динамических образов, каждый из которых отражает лишь один аспект общей зрительной картины.

Мы пришли к столь неожиданному выводу, исследовав сетчатку кроликов, которая чрезвычайно сходна с человеческой (аналогичные результаты также дали опыты на саламандрах). Каким же образом сетчатка строит те картины, которые затем пересылает в мозг? На что они похожи в тот момент, когда попадают в зрительные центры мозга? Как они передают все богатство и разнообразие окружающего мира? Заложено ли в них понимание увиденного?

В целом наши выводы сводятся к тому, что специализированные нервные клетки, или нейроны, расположенные в толще сетчатки, передают нечто, что напоминает дюжину различных видеофильмов, транслируемых одновременно. Каждый такой видеопоток представляет собой непрерывное упрощенное отображение одного из аспектов наблюдаемой сцены, которую сетчатка непрерывно посылает в мозг. Например, один из зрительных потоков передает подобный карандашному наброску контур предмета, намечающий лишь границы объектов, другой реагирует на движение, причем часто лишь в одном определенном направлении, третьи каналы несут информацию о свете и тенях, а функции некоторых и вовсе трудно интерпретировать однозначно.

Каждый видеоролик передается по своей группе волокон зрительного нерва в высшие центры мозга, где происходит еще более сложная обработка информации. (Кстати, слуховая система человека имеет сходную организацию: каждое волокно слухового нерва несет данные лишь о небольшом диапазоне частот, а мозг объединяет все сигналы ►

в единую картину.) Исследователи доказали, что такие параметры, как движение, цвет, глубина и форма, обрабатываются в разных областях зрительной коры, и разрушение какого-либо участка вызывает дефицит в восприятии лишь одного конкретного аспекта. Однако сама по себе способность мозга воспринимать все многочисленные параметры начинается с сетчатки.

На приводимых нами рисунках мы постарались показать, как сетчатка создает свои сюрреалистические электрические образы, передаваемые в мозг. В ходе исследований мы начали постепенно понимать, как строится каждый из видеопотоков. Нам известно, что информацию, на основе которой мозг строит свою интерпретацию зрительного мира, несут 12 каналов, но пока нельзя сказать, как происходит их объединение. Возможно, видеопотоки служат лишь строительными кирпичиками, или своего рода опорами, на основе которых мозг возводит собственные конструкции. Процесс напоминает детально описанный «внутренний взор», связывающий слова книги в осмысленное повествование.

Несмотря на то, что образы, формирующиеся в сетчатке, должны в совокупности охватывать все детали наблюдаемых объектов (будь то обеденный стол, водопад или лицо человека), некоторые важные компоненты все же могут отсутствовать. Данные картины ничего не говорят об ощущении, субъективном отношении, текстуре или фокусе внимания. Возможно, названные

компоненты каким-то образом скрыты в видеопотоках, которые получает мозг. Или, может быть, в сетчатке кролика просто нет того, что мы смогли бы увидеть в глазах человека — например чувств.

Тем не менее, очевидно, что образы на сетчатке представляют собой естественный «язык» зрения, который очень важно понять. Специалисты пытаются восстановить зрение у ослепших людей, помещая перед зрительным нервом искусственные сенсоры вместо сетчатки. Получены обнадеживающие результаты, однако такие устройства дают лишь грубую зрительную картину. Испытания на людях уже проводятся в Глазном институте Дохени при университете Южной Калифорнии и скоро начнутся в Медицинской школе университета Уэйна. Успех зависит от того, сможем ли мы передать в мозг такие же паттерны активности, какие рождаются при нормальной работе сетчатки, заложить в искусственные устройства естественный язык зрения. Однако появится новая проблема: как правильно подключить каждый поток, несущий абстрактные детали изображения, к соответствующим волокнам зрительного нерва?

Для создания эффективных протезов глаза необходимо точно установить, какие процессы происходят в сетчатке. Такое знание поможет исследователям понять, как совместная работа глаза и мозга обеспечивает нам ясное восприятие, как возникают зрительные иллюзии, как мы видим быстро перемещающиеся объекты и восполняем недостающие детали.

Активная анатомия

Удивительные свойства сетчатки связаны со сложностью ее строения. Труднейшая экспериментальная работа позволила добавить много новых деталей к классической модели связей в сетчатке, впервые описанной великим испанским анатомом Сантьяго Рамон-и-Кахалем 100 лет назад.

Прозрачная сетчатка (1) состоит из филигранно организованных слоев нейронов (2). Наружный пласт, наиболее удаленный от хрусталика, содержит палочки и колбочки, которые поглощают падающий свет и превращают его в нервную активность. Эти фоторецепторы соединены с нейронами десяти различных типов, называемых биполярными клетками. Они с помощью своих длинных отростков (аксонов) передают сигнал во внутренний плексиформный слой, который четко делится на 10 параллельных подслоев. Аксон каждой отдельной биполярной клетки направляет импульс всего в несколько подслоев.

На внутренней стороне плексиформного слоя (3) располагаются ганглиозные клетки двенадцати различных типов (*фиолетовый цвет*). Большинство из них посылает дендриты всего в один подслой, где они получают возбуждающий вход от ограниченного количества биполярных нейронов (*зеленый*). Ганглиозные клетки направляют видеопотоки в различные области мозга для дальнейшей обработки. Дендриты некоторых ганглиозных клеток широко ветвятся и передают диффузный сигнал, а другие имеют узкое дендритное дерево и несут информацию высокого разрешения. Одни реагируют на возрастание скорости выделения медиатора (молекул-передатчиков), продуцируемых биполярными клетками, а другие — на снижение скорости.

Однако входов от биполярных клеток на ганглиозные в пределах каждого подслоя еще недостаточно для формирования двенадцати видеопотоков. Сигналы от биполярных клеток модулируются разнообразными мелкими нейронами, называемыми амакриновыми клетками (*серый*).

ОБЗОР: СЮРРЕАЛИСТИЧЕСКОЕ ВИДЕНИЕ

- Сетчатка не просто передает сигналы в мозг. Как ни удивительно, она выделяет 12 различных аспектов видимой картины. В результате работы групп нейронов рождаются видеопотоки, состоящие из призрачных образов.
- На основе таких абстрактных картин мозг строит свой зрительный мир, которому присущи и четкость восприятия деталей, и богатство смысла.
- Понимание «зрительного языка», заключенного в видеопотоках, поможет исследователям в создании искусственных сенсоров для слепых людей. Кроме того, успешные работы в данном направлении позволят понять, каким образом глаз и мозг обеспечивают нам ясное зрение, и как на них воздействуют оптические иллюзии.

Некоторые из них направляют свое действие в сторону в пределах того же подслоя, подавляя взаимодействие между удаленными ганглиозными клетками. Другие амакриновые клетки передают тормозной сигнал вертикально между подслоями (и соответственно между видеопотоками) как бы информируя один пласт, что не надо записывать в свой поток то, что уже записывается в другом. Таким образом, амакриновые клетки координируют распределение содержания между видеопотоками.

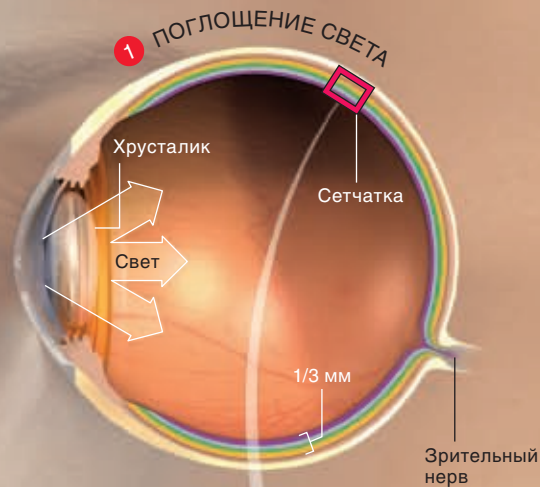
Исследователи, в том числе Хайнц Вассле (Heinz Wässle) из Института исследования мозга Макса Планка (Франкфурт), Томас Ойлер (Thomas Euler) из института Медицинских исследований Макса Планка (Гейдельберг) и Ричард Мэсленд (Richard Masland) из Массачусетского госпиталя общего профиля, выделили 27 различных типов амакриновых клеток.

Все что мы видим, воспринимается нами во времени. Даже взгляд на черную точку, неподвижно висящую в бесцветном трехмерном пространстве, рождает зрительные потоки, поскольку сетчатка видит ее непрерывно во времени. В сетчатке располагается множество ганглиозных клеток различных типов, и каждая из них передает свой видеоролик. Однако в отличие от обычного кинофильма, состоящего из отдельных кадров, ганглиозные клетки посылают непрерывный поток сигналов.

Из взаимодействия между биполярными и амакриновыми клетками и рождается тот канал информации, на основе которого мы воспринимаем видимый мир. Видеопотоки образуют фундаментальный «зрительный язык» со своими правилами синтаксиса и грамматики. ▶

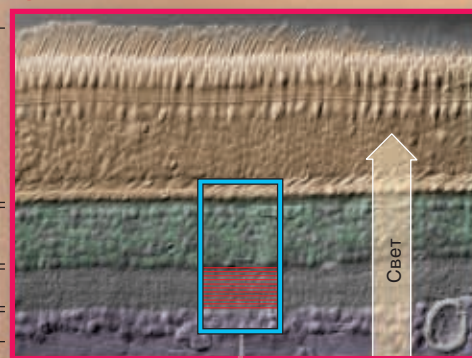
ОБ АВТОРАХ

Фрэнк Верблин (Frank Werblin) — профессор нейронаук в Калифорнийском университете в Беркли. В 1973 г. совместно с Джоном Доулингом (John Dowling) из университета Джонса Хопкинса он опубликовал в журнале *Scientific American* статью об уникальных открытиях в области физиологии нейронов сетчатки. **Ботонд Роска** (Botond Roska) возглавляет научную группу в Институте биомедицинских исследований Фридриха Мишера в Базеле, Швейцария, где он занимается созданием генетических методов выявления зрительных путей.



2 СЛОИ СЕТЧАТКИ

Палочки и колбочки на наружной стороне сетчатки
Биполярные и амакриновые клетки
Внутренний плексиформный слой
Ганглиозные клетки

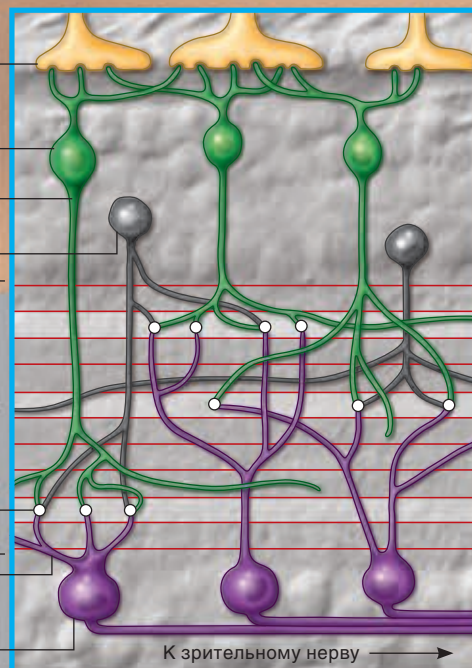


К хрусталику

3 СВЯЗИ В ПЛЕКСИФОРМНОМ СЛОЕ

Окончания палочек и колбочек
Тело биполярной клетки
Аксон
Тело амакриновой клетки

Внутренний плексиформный слой
Синапс
Дендрит
Тело ганглиозной клетки



Одинокий луч света

Основываясь на собственных экспериментах, нам удалось описать сложную работу сетчатки. С помощью тончайшей полой стеклянной иглы, называемой микропипеткой, мы вводили в ганглиозную клетку желтый краситель, который быстро распространяется по всем дендритам и позволяет выявить, какого подслоя они достигают. Микропипетка одновременно служит электродом, регистрирующим электрическую активность клетки, которая отражает комбинацию возбужденных сигналов от биполярных клеток и тормозных сигналов от амакриновых.

Для того чтобы получить представление о том, какие же видеозаписи ганглиозные клетки посылают по зрительному нерву, мы начали

с регистрации реакции ганглиозных клеток, расположенных в один ряд, на лучик света, проецируемый непосредственно на сетчатку глаза кролика (4). Воздействие светом на квадрат сетчатки со сторонами 600 микрон длилось одну секунду. Мы регистрировали тормозные и возбуждающие воздействия на ганглиозные клетки одного типа, и повторяли процедуру для всех остальных. Клетки каждого вида имели свои характерные и разнообразные ответы. На рисунке (5) один квадрат соответствует одной секунде, а цветом обозначена амплитуда электрического сигнала от одной клетки.

Любопытно, что у клеток того типа, который показан на иллюстрации, реакция возникала по всей ширине светового пятна, однако клетки не поддерживали активность на протяжении всего времени воздействия света. Необычно то, что некоторые из них, располагающиеся за пределами 600-микронного

светового пятна, активировались после выключения света (на рисунке это отмечено полосками синего цвета, возникающими после секундного интервала). Даже по прошествии двух секунд в том месте, где было световое пятно, видна слабая реакция.

Как нам интерпретировать такую закономерность? Если бы все клетки посылали сигнал на протяжении целой секунды, то соответствующий квадрат на нашем рисунке был бы закрашен целиком (6). На самом же деле выходной сигнал фильтруется: он показывает реальный размер светового пятна, однако сокращен во времени и длится порядка одной десятой секунды, начавшись с опозданием примерно на одну десятую секунды от начала воздействия света. Очевидно, длительность ответа только сообщает об изменении освещенности. Возможно, ганглиозные клетки такого типа распознают лишь появление света, а не его постоянное присутствие. Слабая активация клеток в двух полосках по бокам может передавать своего рода «off-сигнал». Смысл третьего

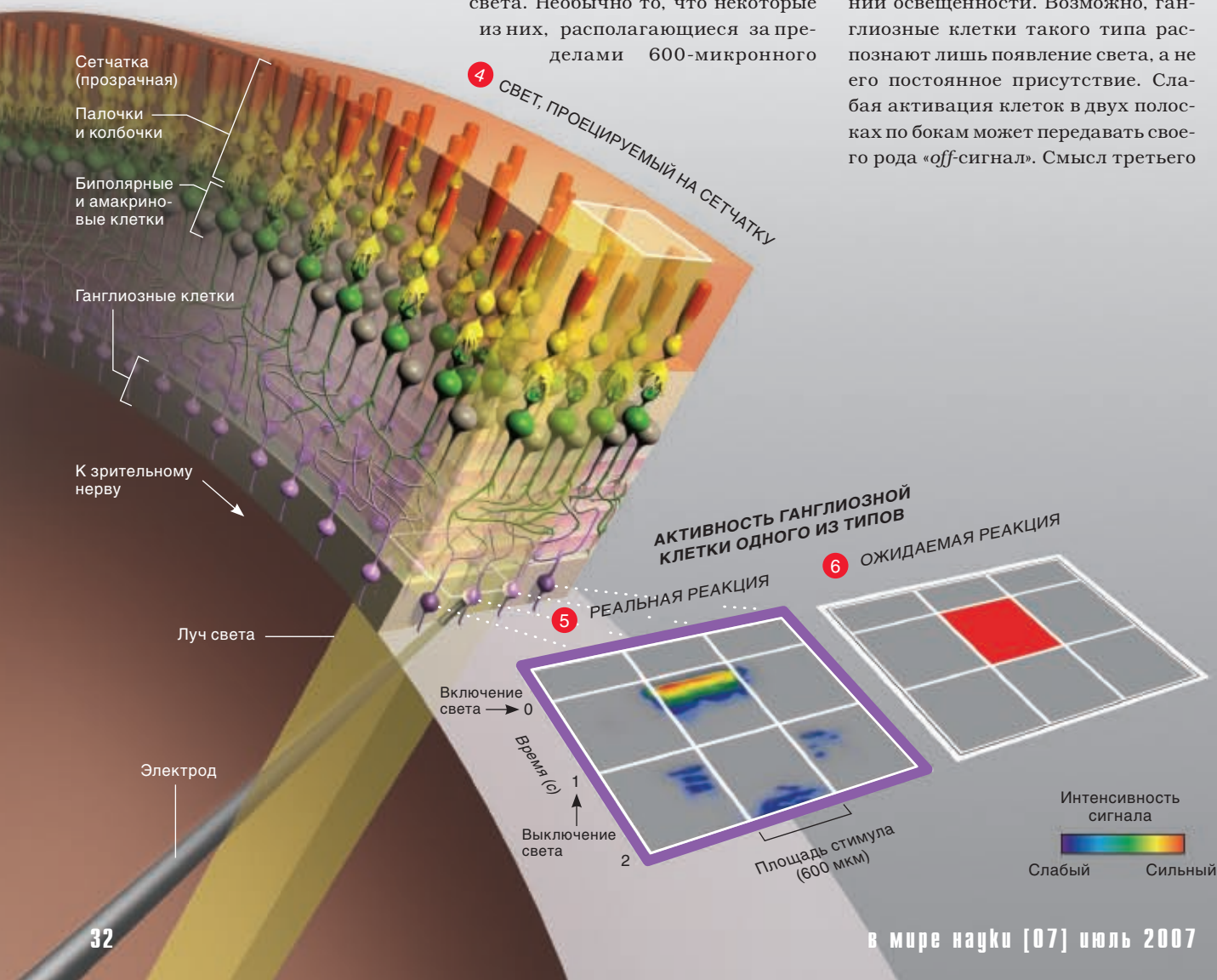
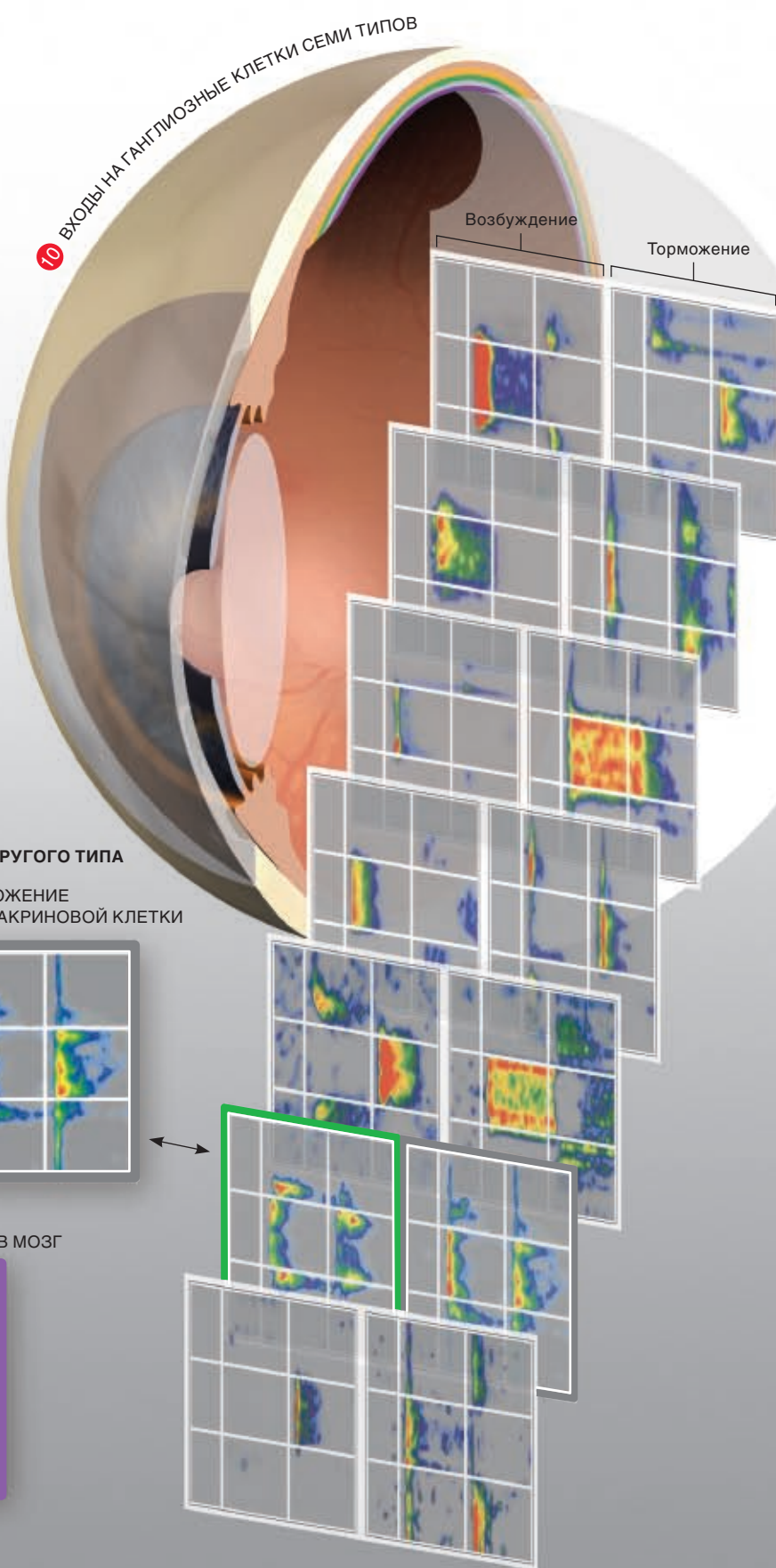


ILLUSTRATION BY DON FOLEY; IMAGE DATA FROM FRANK WERBLIN

синего пятна около двухсекундной отметки мы еще не понимаем.

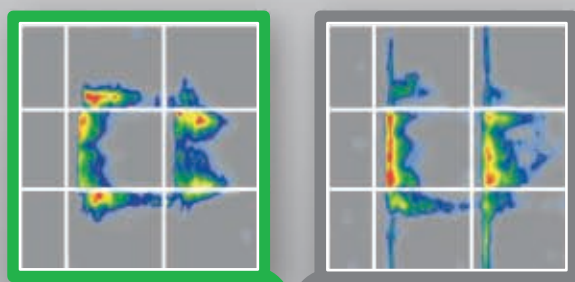
Каждый из 12 типов ганглиозных клеток создает свой собственный канал, который выделяет те или иные аспекты зрительного мира. Однако выходной сигнал формируется как следствие возбуждения, производимого биполярными клетками, и торможения, производимого амакриновыми клетками. В результате и возникает такой редуцированный паттерн. Рисунки (7), (8) и (9) показывают два входа и конечный выход ганглиозной клетки другого типа, отличного от того, что приведен на предыдущем рисунке.

Итак, ганглиозные клетки каждого типа непрерывно посылают в мозг по зрительному нерву пространственно-временные образы, каждый из которых представляет собой уникальный результат сочетания возбуждения и торможения (10). 12 типов ганглиозных клеток непрерывно передают в мозг соответствующее число видеопотоков, развивающихся во времени (мы регистрировали лишь семь типов, иначе эксперимент оказался бы просто невыполнимым). ▶

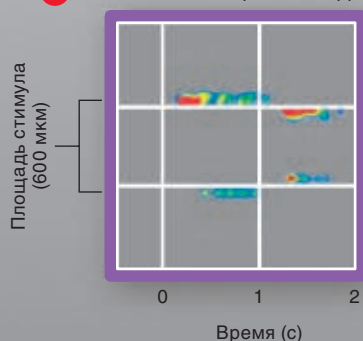


АКТИВНОСТЬ ГАНГЛИОЗНОЙ КЛЕТКИ ДРУГОГО ТИПА

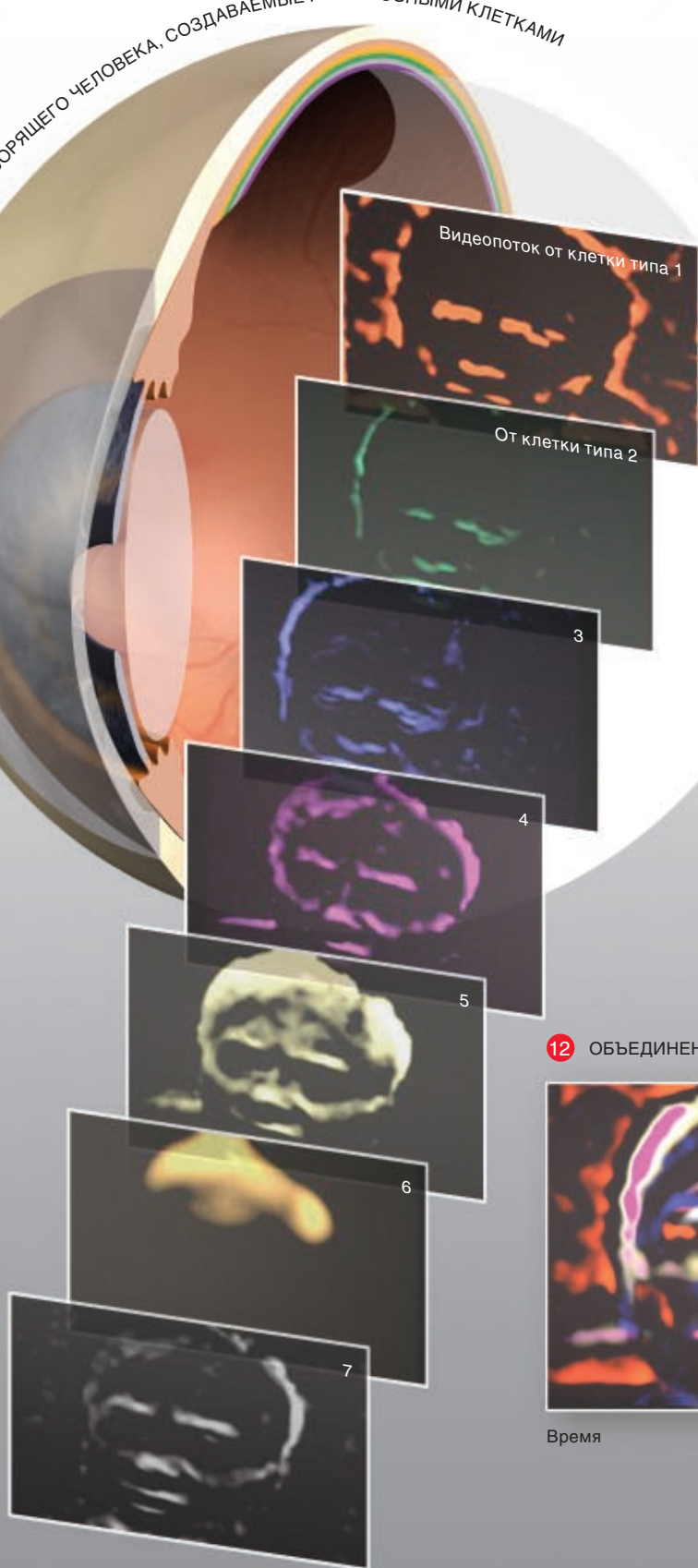
- 7 ВОЗБУЖДЕНИЕ ОТ БИПОЛЯРНОЙ КЛЕТКИ
- 8 ТОРМОЖЕНИЕ ОТ АМАКРИНОВОЙ КЛЕТКИ



- 9 РЕЗУЛЬТИРУЮЩИЙ ВЫХОД В МОЗГ



11 ОБРАЗЫ ЛИЦА ГОВОРЯЩЕГО ЧЕЛОВЕКА, СОЗДАВАЕМЫЕ ГАНГЛИОЗНЫМИ КЛЕТКАМИ

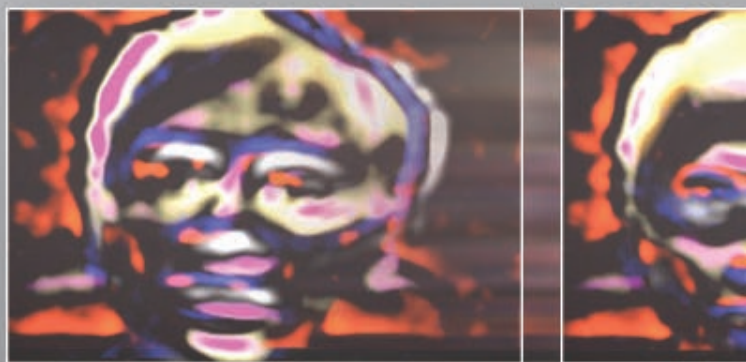


Отфильтрованное лицо

Поскольку глаз рассчитан на восприятие более интересной картины, нежели простой светлый квадрат, мы заинтересовались: что произойдет, если на сетчатку спроецировать естественный объект, например лицо говорящего человека. Что покажет каждый из 12 каналов? Будут ли отдельные аспекты изображения попадать в один видеопоток и игнорироваться остальными?

Несмотря на кажущуюся простоту описанного выше эксперимента, на практике невероятно трудно поместить в живую сетчатку кролика достаточно электродов, чтобы зафиксировать путь мгновенной вспышки света, не говоря уж о реальной сцене, длящейся минуту. Поэтому мы ввели результаты наших экспериментов со световым квадратом в компьютер, который воспроизводит микросхему искусственной сетчатки — клеточную нервную сеть, разработанную Леоном Чуа (Leon Chua) из Калифорнийского университета в Беркли и Тамашем Роска (Tamás Roska) из Венгерской Академии в Будапеште. Система преобразовывала световой квадрат в 12 пространственно-временных паттернов возбуждения и торможения,

12 ОБЪЕДИНЕНИЕ ОБРАЗОВ, ПОСЫЛАЕМЫХ В МОЗГ



Время

1 с

ILLUSTRATION BY DON FOLEY; IMAGE DATA FROM FRANK WERBLIN

которые были очень похожи на те, что возникают в живой сетчатке.

Обнадеженные результатом, мы предъявили компьютерной сетчатке реальный объект: один из нас (Верблин) сел перед камерой и говорил в течение минуты. Модель, запрограммированная для поставленной задачи Давидом Бальей (David Balya) из Будапештского технико-экономического университета, генерировала видеопотоки для семи различных типов ганглиозных клеток (11).

Чтобы проверить правильность эксперимента, мы зарегистрировали реакции нескольких нейронов живой сетчатки кролика, увидевшего лицо говорящего человека. Вскоре стало ясно, что каждая популяция ганглиозных клеток действует как фильтр, извлекающий свои собственные пространственно-временные характеристики зрительного мира. Каждому видеопотоку мы придали свой цвет, чтобы отличать их друг от друга.

Например, один фильтр (*стр. 34, оранжевый цвет*), вероятно, передавал только границы основных деталей лица и показывал мир в виде контурного наброска. Другой фильтр (*пурпурный цвет*) выделял тени под глазами и носом. Третий (*бежевый*) показывал уже не границы и не тени, а наиболее освещенные места.

Разумеется, наши предположения о функционировании каждого из 12 фильтров могут быть не совсем точными. И, к сожалению, невозможно полностью воспроизвести на бумаге записанные нами паттерны, поскольку они развиваются во времени как фильм, однако следует отметить, что в них содержится много пустых интервалов. Каждый видеопоток включается всякий раз всего на несколько миллисекунд, а в остальное время он пуст. Тем не менее, наш метод показывает, что каждый фильтр воспринимает одно качество физического облика и его движения. У каждой ганглиозной клетки свой способ отображения мира.

Благодаря тому, что мы придали разным видеопотокам свои цвета, при их наложении можно увидеть вклад каждой популяции ганглиозных клеток в общую картину. Мы объединили семь потоков в один фильм. Четыре кадра из минутного

выступления Верблина (12) позволяют увидеть мимику, как открывается и закрывается рот, как сигнал в отдельных потоках нарастает и убывает, отчего лицо кажется призрачным. Такой сигнал рождается в сетчатке, такую информацию получает мозг.

Наши фильмы, конечно, дают лишь отдаленное представление о процессах, происходящих в сетчатке. Однако они показывают, что слой нервной ткани толщиной с лист бумаги, расположенный на задней стороне нашего глаза, способен разделить зрительный мир на 12 дискретных компонентов, которые независимо друг от друга передаются в различные зрительные области мозга и там взаимодействуют. Задача нейрофизиологов теперь состоит в том, чтобы понять, как мозг интерпретирует полученную информацию и создает из нее великолепную целостную картину мира. ■

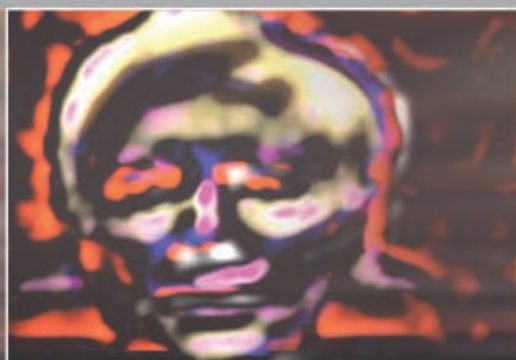
Перевод: Б.В. Чернышев

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

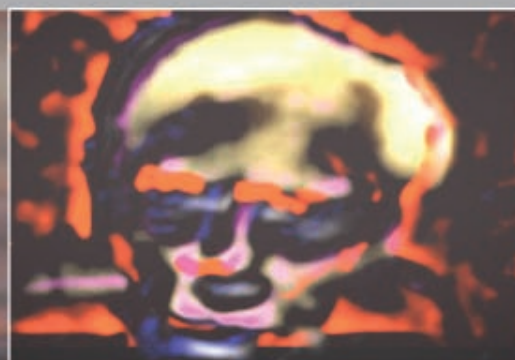
- Directional Selectivity Is Formed at Multiple Levels by Laterally Offset Inhibition in the Rabbit Retina. Shelley I. Fried, Thomas A. Münch and Frank S. Werblin in *Neuron*, Vol. 46, No. 1, pages 117–127; 2005.
- Parallel Processing in Retinal Ganglion Cells: How Integration of Space-time Patterns of Excitation and Inhibition Form the Spiking Output. Botond Roska, Alyosha Molnar and Frank S. Werblin in *Journal of Neurophysiology*, Vol. 95, pages 3810–3822; 2006.
- Фильм о рождении видеопотоков в сетчатке в ответ на предъявление лица говорящего человека можно посмотреть на www.sciam.com/ontheweb



2 с



3 с



4 с