

S. CARLSON & R. HARI (TOIM.)

Aalto-yliopiston julkaisusarja 5/2021  
CROSSOVER

Perustieteiden korkeakoulu /  
Aalto Brain Centre (ABC) &  
Taiteiden ja suunnittelun korkeakoulu  
Aalto ARTS Books  
Espoo  
[www.aaltoartsbooks.fi](http://www.aaltoartsbooks.fi)

ISBN 978-952-64-0394-6 (painettu)  
ISBN 978-952-64-0412-7 (ePub)  
ISBN 978-952-64-0395-3 (pdf)  
ISSN 1799-4950  
ISSN 1799-4969 (electronic)

© Synnöve Carlson & Riitta Hari  
ja kirjoittajat

*Graafinen suunnittelu*  
Jani Pulkka, Camilla Pentti  
*Typografia ja kansi*  
Jani Pulkka  
*Infografikat ja niiden muokkaus*  
Camilla Pentti, Juha Haapala,  
Ville Mehtonen, Jani Pulkka

*Kirjaintyyppit*  
Arnhem, IBM Plex Sans & Mono

*Materiaalit*  
Kansi Ensocoat 230 g/m<sup>2</sup>  
Sisus Scandia Natural 115 g/m<sup>2</sup>

Otavan kirjapaino Oy, 2021

# SISÄLLYS

*Esipuhe* • 4

## **1 AIVOJEN RAKENNE JA TOIMINTA • 10**

SYNNÖVE CARLSON

Hermoston osat • 13

Aivorunko, autonominen hermosto ja pikkuaivot • 16

Hermosolut ja gliasolut • 18

Hermosolut toiminnassa • 19

Aivolohkot sekä primaariset ja assosiatiiviset aivokuorialueet • 22

Aivopuoliskot ja split-brain-potilas • 27

Aivokuoren hienorakenne • 29

Hermosoluista hermoverkostoihin • 33

Lopuksi • 35

## **2 IHMISAIVOJEN KUVANTAMINEN? • 38**

RIITTA HARI

Tietokonetomografia (TT) • 41

Magneettikuvaus (MK) • 42

Toiminnallinen magneettikuvaus (tMK) • 45

Diffuusiotensorikuvaus (DTI) • 47

Magnetoenkefalografia (MEG) ja elektroenkefalografia (EEG) • 49

Positroniemissiotomografia (PET) • 51

Yksifotoniemissiotomografia (SPECT, SPET) • 53

Lähi-infrapunaspektroskopia (NIRS) • 53

Aivojen stimulaatio • 54

Menetelmien yhteiskäyttö • 57

## **3 VERKOSTOITUVAT AIVOMME • 60**

ENRICO GLERIAN

Aivot ja verkostot • 63

(Aivo)Verkostojen ABC • 63

Aivojen verkostotiede • 65

Ihmisaivojen verkostot • 68

Lopuksi • 70

## **4 MUOVAUTUVAT AIVOMME, OPPIMINEN JA MUISTI • 72**

SYNNÖVE CARLSON JA VIRVE VUONTELA

- Aivojen kehityksestä • 75
- Aivojen muovautuvuus • 76
- Synnyynäinen aistipuutos muovaa aivojen toimintaa • 78
- Monenlaista muistia ja muistamattomuutta • 80
- Muistipotilas HM • 81
- Muisti ja oppiminen muovaavat synapseja: LTP ja LTD • 84
- Sensorinen muisti ja työmuisti • 87
- Työmuistin solumekanismeista • 87
- Ihminen oppii – muuttuvatko aivot • 89

## **5 AIVOT ERÄÄN FYYSIKON NÄKÖKULMASTA • 94**

RISTO ILMONIEMI

- Johdanto • 97
- Aivoja koskevia kysymyksiä • 99
- Aivojen toiminta • 101
- Aivot ja fysiikka • 102
- Voidaanko ajatuksia lukea • 102
- Ajatusten kirjoittaminen • 103
- Ajatusten ”kopiointi” tai tallentaminen • 105
- Uutta aivokuvantamisteknologiaa • 106
- Uutta magneettistimulaatiotekniikkaa • 109
- Jäljellä olevia kysymyksiä • 111

## **6 SILMÄ AIVOJEN OSANA: ÄLYKÄS VERKKOKALVO PYYDYSTÄÄ FOTONEITA JA ENNUSTAA TULEVAA • 114**

AARNI SEPPÄNEN JA PETRI ALA-LAURILA

- Verkkokalvo- ja näkö tutkimuksen taustaa maailmalla ja Suomessa • 117
- Valoympäristöt, silmän evoluutio ja näköaisti • 120
- Verkkokalvon hermosolutyypit ja niiden väliset kytkennät • 122
- Verkkokalvo toiminnassa: koodaus ja selektiivisyys • 125
- Verkkokalvo välittää jopa yksittäisten valokvanttien synnyttämiä signaaleja • 126
- Älykäs verkkokalvo laskee liikettä ja ennustaa tulevaa • 128
- Yhteenvedo • 131

## **7 LIHAKSET LIIKUTTAVAT MAAILMAA • 134**

HARRI PIITULAINEN

- Aivot – liikkeiden ohjauskeskus • 138
- Lihaksiston tehtävät • 141
- Lihasten hienorakenne • 142
- Lihasten ohjaus • 143
- Proprioseptiikka ja selkäytimen liikeohjaus • 145
- Lopuksi • 148

## **8 KIELELLINEN PROSESSOINTI • 150**

RIITTA SALMELIN

Kieli ja ihminen • 153

Kielen evoluutiosta, kehityksestä ja ominaisuuksista • 154

Kielen aivoedustuksesta • 156

Mitä aivokvantaminen kertoo kielen prosessoinnista terveissä ihmisaivoissa? • 157

Aiemman tiedon vaikutus kielellisen viestin ymmärtämiseen • 160

Lukemisen kehityksestä ja häiriöistä • 162

Kvantitatiiviset kielimallit ja koneoppiminen aivotutkimuksen uusina työkaluina • 163

## **9 ELOKUVA ÄRSYKKEENÄ AIVOKUVANTAMISTUTKIMUKSISSA • 168**

IIRO P. JÄÄSKELÄINEN

Elokuvat tarjoavat huikeita mahdollisuuksia tunnereaktioiden tutkimuksessa • 173

Ajallisen prosessoinnin aikaikkunoiden hierarkia aivoissa • 175

Tunteiden samankaltaisuus näkyy aivojen toiminnan samankaltaisuutena • 176

Tunteita voidaan lukea aivoaktiviteetista • 177

Elokuviin käyttö sosiaalisen kognition tutkimuksessa • 178

Menetelmäkehitys on avain jatkuviin edistysaskeliin • 180

Johtopäätökset • 181

## **10 TUNTEELLISET AIVOT • 184**

LAURI NUMMENMAA JA HEINI SAARIMÄKI

Ihmismielen termostaatti • 187

Tunteiden eloonjäämisälykyys • 188

Tunteiden neuroniverkot • 190

Tunteet saavat kehon liikkeelle • 193

Tunteet tulevat näkyviksi • 195

Miksi tunteet näkyvät ulospäin? • 197

Lopuksi • 198

## **11 MISSÄ TIETOISUUS LUURAA? • 202**

LAURI PARKKONEN

Johdanto • 205

Mitä on tietoisuus? • 205

Tietoisuuden filosofinen ongelma • 206

Tietoisuuden tunnistaminen • 208

Tietoisuuden tutkiminen • 211

Reflektiivisen tietoisuuden malleja • 214

Yhteenveto • 216

## **12 AIVOT PINTEESSÄ – NEUROLOGISTEN SAIRAUKSIEN KUVANTAMINEN • 218**

NINA FORSS

- Neurologisen potilaan tutkiminen • 221
- Rakenteellinen ja dynaaminen aivokuvantaminen • 222
- Toiminnallinen aivokuvaus • 224
- Krooninen kipu • 225
- Vireystilan ja tajunnantason häiriöt • 228
- Lopuksi • 231

## **13 AIVOJEN JA MIELEN SAIRAUKSISTA JA HYVINVOINNISTA • 234**

TUUKKA RAIJ

- Miksi tutkia aivoja, jos halutaan ymmärtää mieltä? • 237
- Psykkisten oireiden vastineet aivoissa • 239
- Miksi mielellä on taipumus häiriintyä? • 244
- Miten psykiatriset hoidot vaikuttavat aivoihin? • 245
- Mielenterveys tulevaisuudessa • 247

## **14 TIEDÄMMEKÖ MITEN IHMISAIVOT TOIMIVAT? • 250**

RIITTA HARI

- Miten nähdä iso kuva? Liikkumisesta aistimiseen ja vuorovaikutukseen • 255
- Älykäs ympäristö • 263
- Kutakin viiraa laillaan (hiitolalainen sanonta) • 264
- Sosiaalisen vuorovaikutuksen keskeisyys • 264
- Palataan perusasioihin • 267
- Yhteenveto • 269

## **15 TAIDE, NEUROTIEDE JA LUOVUUS – MITÄ VOIMME OPPIA TOISILTAMME? • 272**

RIITTA HARI

- Kun eri alat kohtaavat • 275
- Näköaistin toiminnasta taiteen kannalta • 278
- Taide mielen notkeuttajana • 279
- Neuroestetiikka • 280
- Miten taide voi koskettaa ja liikuttaa? Puhummeko edes samaa kieltä? • 281
- Voimmeko tietää toistemme mielensisällöistä, kvalioista? • 282
- Neurotieteilijän lyhyt taidehistoria • 283
- Luovuudesta, ajattelusta ja aivoista • 286
- Loppumietteitä neurotieteen ja taiteen suhteista • 290

*Kuvien tekijänoikeudet • 295*

*Hakemisto • 299*

LUKU

6



**SILMÄ AIVOJEN  
OSANA: ÄLYKÄS  
VERKKOKALVO  
PYYDYSTÄÄ  
FOTONEITA  
JA ENNUSTAA  
TULEVAA**

**AARNI SEPPÄNEN JA PETRI ALA-LAURILA**



### **AARNI SEPPÄNEN**

DI, on neurotieteilijä ja väitöskirjattutkija Aalto-yliopiston neurotieteen ja lääketieteellisen tekniikan laitoksella prof. Ala-Laurilan laboratoriossa. Seppänen tutkii, miten silmän verkkokalvo aistii valoa ja kuinka verkkokalvon neuraalinen prosessointi kytkeytyy eläimen käyttäytymiseen. Seppäsen tutkimus tähtää neurotieteen uusien menetelmien kehittämiseen ja soveltamiseen modernin tietotekniikan keinoin.

### **PETRI ALA-LAURILA**

TkT, on perhokalastaja, neurotieteilijä ja biofysiikan professori, jolla on tutkimuslaboratoriot sekä Aalto-yliopistossa että Helsingin yliopistossa. Ala-Laurilan tavoite on näön hermostollisten mekanismien fundamentaalinen ymmärtäminen verkkokalvosta aina koko näköjärjestelmän tasolle. Hänen tutkimuksensa sijoittuu neurotieteen, biologian ja fysiikan jännittävälle rajapinnalle.

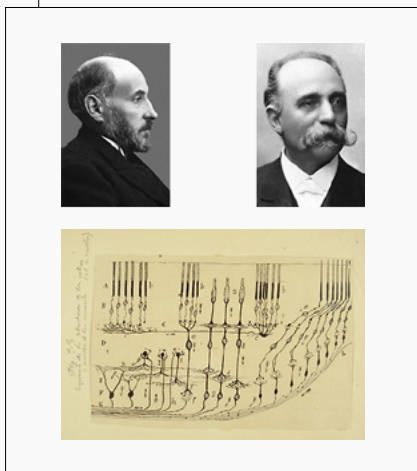
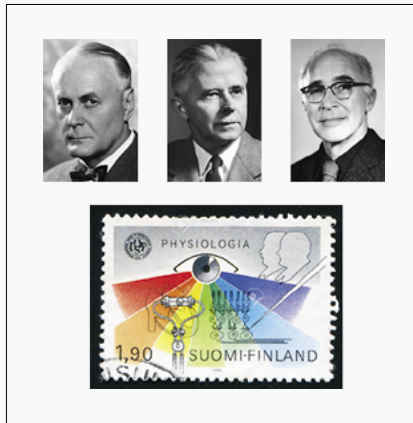
Näkeminen alkaa silmän pohjalla sijaitsevalta verkkokalvolta. Verkkokalvon suorituskyky on vaihtelevissa valo-olosuhteissa hämmästyttävän hyvä. Esimerkiksi tähtikirkkaana yönä verkkokalvo havaitsee yksittäisiä fotoneita, kun taas aurinkoisena päivänä se signaloi luotettavasti yli satamiljardia kertaa kirkkaammassa valossa. Perinteisesti verkkokalvoa on verrattu kameran filmiin, jolle kuva muodostuu passiivisesti, kun taas monimutkaisempi hermostollinen prosessointi on sijoitettu eri aivoalueille. Verkkokalvo on niin kehitysbiologisesti kuin toiminnallisesti keskeinen osa keskushermostoa. Tässä luvussa osoitamme, miten verkkokalvo perifeerisenä aivojen osana suorittaa monimutkaisia neuraalisia laskutoimituksia ja kykenee jopa rakentamaan ennusteita tulevista näköärsykeistä menneen perusteella. Kerromme, miten verkkokalvon eri solutyypit ja hermostolliset kytkennät mahdollistavat tämän. Aluksi kuvaamme lyhyesti verkkokalvotutkimuksen historiaa ja lopussa pohdiskellemme, miten verkkokalvotutkimus saattaa viitoittaa hermoston toiminnan ymmärtämistä tulevaisuudessa.

## **VERKKOKALVO- JA NÄKÖTUTKIMUKSEN TAUSTAA MAAILMALLA JA SUOMESSA**

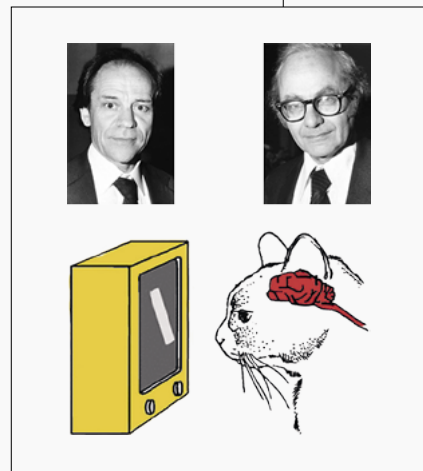
Näköaistia on kokeellisesti lähestytty kahdesta suunnasta: Psykofysiikan keinoin on mitattu koko eläimen tai ihmisen näön suorituskykyä erilaisissa tehtävissä, kun taas anatomian, solubiologian ja hermafysiologian menetelmin on tutkittu verkkokalvon (retinan) ja näköjärjestelmän toimintaa solutasolla. Toisiaan täydentävästi näköaistia on näin ollen pyritty ymmärtämään ylhäältä alaspäin, kokonaissuorituskyvystä lähtien, ja toisaalta alhaalta ylöspäin tutkimalla minkälaisia reunaehtoja solut ja niiden väliset kytkennät asettavat koko näköaistin toiminnalle. Erityisen menestyksekkästä on ollut näköaistin integratiivinen tutkimus yhdistäessään rakennetta ja toimintaa eri hierarkkisten tasojen yli. Verkkokalvon helppo saavutettavuus, järjestäytyneet solurakenne, sekä mahdollisuus käyttää valoa monipuolisesti näkemisen luonnollisena ärsykkeenä ovat muodostaneet hermoston rakenteen ja toiminnan väliselle tutkimukselle poikkeuksellisen hyvät lähtökohdat.

Verkkokalvon rakenteellinen ymmärrys mullistui 1800-luvun lopulla, kun espanjalainen Santiago Ramón y Cajal (1852–1934) onnistui selvittämään yksittäisten solujen Golgi-värjäyksillään verkkokalvon solujen peruskategoriat sekä verkkokalvokudoksen hierarkkisen rakenteen (kuva 1). Ramón y Cajalin tutkimus

Verkkokalvon toiminta:  
Granit, Hartline, Wald



Neuroanatomia:  
Ramón y Cajal & Golgi



Näköaivokuoren toiminta:  
Hubel & Wiesel

**Kuva 1.** Nobelin palkinnot näkö tutkimukselle. Nykyaikaisen neuroanatomian isänä pidetty Santiago Ramón y Cajal sai Nobelin palkinnon hermoston rakenteen tutkimisesta yhdessä Camillo Golgin kanssa. Suomalainen Ragnar Granit sai Nobelin palkinnon yhdessä Keffer Hartlinen ja George Waldin kanssa. Granitille palkinto myönnettiin hänen värinäköä koskevista tutkimuksistaan. Torsten Wiesel ja David Hubel palkittiin kissan ja apinan primäärisiä näköaivokuoria koskevista tutkimuksistaan. Vasemmalla alhaalla: RAMÓN Y CAJALIN PIIRROSKUVA RETINASTA VUODELTA 1902.

verkkokalvon ja muiden keskushermoston alueiden hermosolujen välisistä kytkennöistä osoitti, että hermosto koostuu yksittäisistä erillisistä hermosoluista (*”neuron doctrine”*). Hän päätteli, että signaali kulkee pääosin yhteen suuntaan, solun tuojahaarakkeista tumaosan ja viejähaarakkeen kautta synapsiin. Ramón y Cajal ja Camillo Golgi (1834–1926) saivat vuonna 1906 Nobelin palkinnon keskushermoston solujen rakenteen selvitykseen keskittyneestä pioneerityöstään. Ramón y Cajalin työ on hyvä esimerkki siitä, miten verkkokalvo helposti saavutettavana perifeerisenä kudoksena on auttanut ymmärtämään aivojen rakennetta ja toimintaa. Monia hermoston toiminnallisia peruseriaatteita onkin tutkittu verkkokalvolla. Yksi esimerkki on hermosolujen reseptiivinen kenttä, jolla tarkoitetaan sitä aluetta, jossa ärsyke vaikuttaa kyseisen solun toimintaan. Vastavasti Keffer Hartlinen (1903–1983) työt molukkiravun (*Limulus*) verkkosilmän soluilla auttoivat ratkaisemaan koko aivoille keskeisen *lateraalisen inhibition*<sup>1</sup> toimintamekanismin.

Suomessa verkkokalvotutkimuksella on kunniaakkaat perinteet. Ragnar Granitin (1900–1991) Helsingissä aloittama ja myöhemmin Tukholmassa jatkunut verkkokalvotutkimus johti vuonna 1967 myönnettyyn Nobelin palkintoon yhdessä Keffer Hartlinen ja George Waldin (1906–1997) kanssa. Granitin Nobelin palkinnon perustelut liittyivät hänen värinäköä koskeviin tutkimuksiinsa. Granit mittasi yksittäisten gangliosolujen hermoimpulsseja suoraan verkkokalvokudoksesta käyttäen Alvar Wilskan ja Gunnar Svaetichinin kehittämiä mikroelektrodeja, ensin sammakolla ja sitten kissalla, rotalla, marsulla ja rantakäärmeellä. Granitia on kuvattu suomalaisessa tiedemaailmassa *”tiede edellä”* toimineeksi nopeaksi ja vaativaksi tutkijaksi. Granitin työ jatkui Karoliinisessa instituutissa Tukholmassa, mutta hänen verkkokalvotutkimuksensa traditio on jatkunut myös Suomessa. Suomen verkkokalvotutkimus on profiloitunut ennen kaikkea integratiivisena tutkimuslinjana, jonka tavoitteena on koko eläimen näköaistiin perustuvan käyttäytymisen ymmärtäminen verkkokalvon signaloinnin perusteella niin sammakkoeläimillä (Aho ym. 1993) kuin ihmiselläkin. Viime vuosina verkkokalvotutkimus Suomessa on elänyt uutta renessanssiaan. Sen tuloksena pystyttiin ensimmäisen kerran maailmassa kytkemään hiiren visuaalinen käyttäytyminen tiettyjen gangliosolutyyppien toimintaan näön herkkyyden rajalla (Smeds ym. 2019; Kiani ym. 2020; Koskela ym. 2020).

---

1 Lateraalinen inhibitio tarkoittaa mekanisme, jossa aktivoitunut hermosolu estää viereisten hermosolujen toimintaa, jolloin aistimus terävöityy ja tarkentuu.

## VALOYMPÄRISTÖT, SILMÄN EVOLUUTIO JA NÄKÖAISTI

Näköaistille on omistettu ihmisaivoissa enemmän alueita kuin muille aisteille ja näkö välittääkin suurimman osan aisti-informaatiosta ympäröivästä maailmasta (Rodieck 1998). Valolla on monta erinomaista piirrettä aistinärsykkeenä: valokvantit (fotonit) etenevät ylittämättömällä 300 000 km/s nopeudella ja näkyvän aallonpituusalueen valokvantit sisältävät näköaistinsolujen näköpigmentin virittämiseen tarvittavan korkean energian.

Maapallon valoympäristöt vaihtelevat suuresti niin spektraaliselta koostumukseltaan kuin intensiteetiltään (kuva 2A). Tällä valoympäristöjen laajalla kirjolla on ollut keskeinen merkitys evoluutiossa eri eliölajien silmien optiikan sekä näköaistin hermostollisten rakenteiden kehitykselle (kuva 2B). Darwinin sano taankin hämmästelleen sitä, miten silmän kaltainen kompleksi järjestelmä on voinut syntyä spontaanien mutaatioiden ja luonnonvalinnan kautta. Myöhemmät tutkimukset ovat auttaneet ymmärtämään sitä, miten silmä on evoluutiossa kehittynyt aivojen valoherkistä soluista (Lamb ym. 2007). Ihmisillä, kuten muil lakin selkärankaisilla, on niin sanottu kameratyyppin silmä (ks. leopardin silmä kuvassa 2B), jossa sarveiskalvo ja linssi taittavat valoa optisina rakenteina siten, että terävä kuva muodostuu verkkokalvolle (kuva 2C). Tässä luvussa keskitymme nimenomaan selkärankaisten näköjärjestelmään.

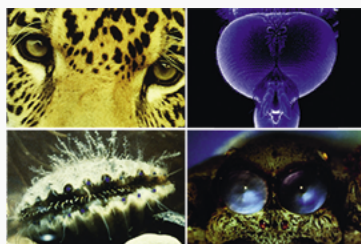
Verkkokalvolla on kaksi perustehtävää: muuntaa valoinformaatio sähköisiksi hermosignaaleiksi välittämään tietoa ympäröivästä maailmasta ja synkronoida valon avulla syvemmällä aivoissa sijaitseva vuorokausirytmä ylläpitävä biologinen kello. Kuva 2C havainnollistaa näitä tehtäviä yksinkertaisen esimerkin avulla, jossa perhokalastaja havainnoi ympäristöään Lapin keskisyön auringossa ja joki maisemasta heijastuvat valokvantit osuvat kalastajan silmään. Silmän optiikka – sarveiskalvo ja linssi – taittaa valoa siten, että terävä kuva muodostuu silmän pohjalla olevalle noin 0,2 mm paksulle verkkokalvolle, jonka järjestäytyneen solurakenteen taaimmaisen kerroksen muodostavat valokvantteja pyydystävät, valoherkät näköaistinsolut (sauva- ja tappisolut).

Ihmisellä tappisolujen tiheys on suurimmillaan verkkokalvon keskikuopassa, tarkan näkemisen alueella, foveassa (kuva 2C), josta sauvasolut puuttuvat kokonaan. Perifeerisellä verkkokalvolla puolestaan sauvasolut ovat pääasiallinen näköaistinsolutyyppi ja tappisoluja on harvassa. Verkkokalvon hermoverkot käsittelevät näköaistinsolujen synnyttämiä signaaleja, ja lopulta näköinformaatio lähtee aivoihin gangliosolujen eli verkkokalvon ulostuloneuronien viejähaarakkeiden muodostamaa näköhermoa pitkin. Näin ollen koko näköinformaatio on määriteltävissä (1) valokvanttien aiheuttamana näköaistinsolujen aktivaatiokuviona ja (2) gangliosolujen lähettämien aktiopotentiaalien ajallispaikallisena

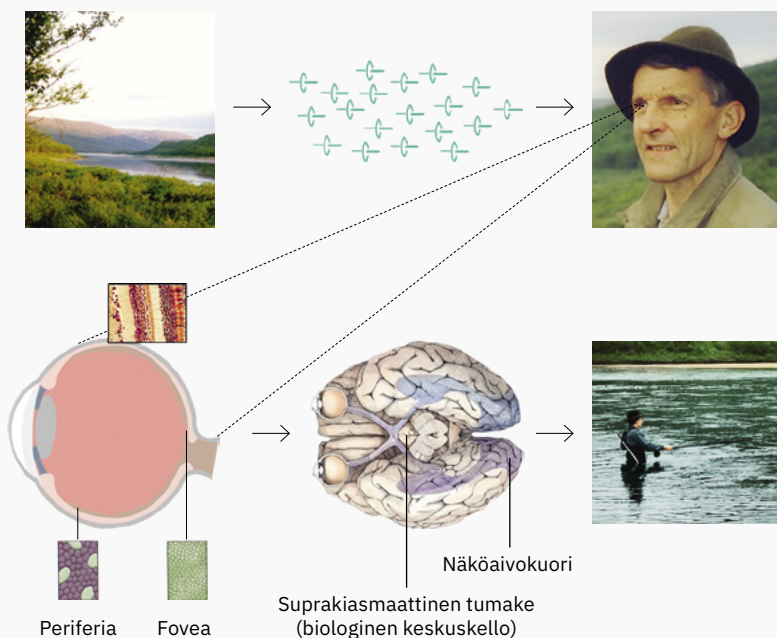
### A. Maailman valoympäristöt



### B. Silmän optiset rakenteet



### C. Näköhavainto: fotoneista käyttäytymiseen



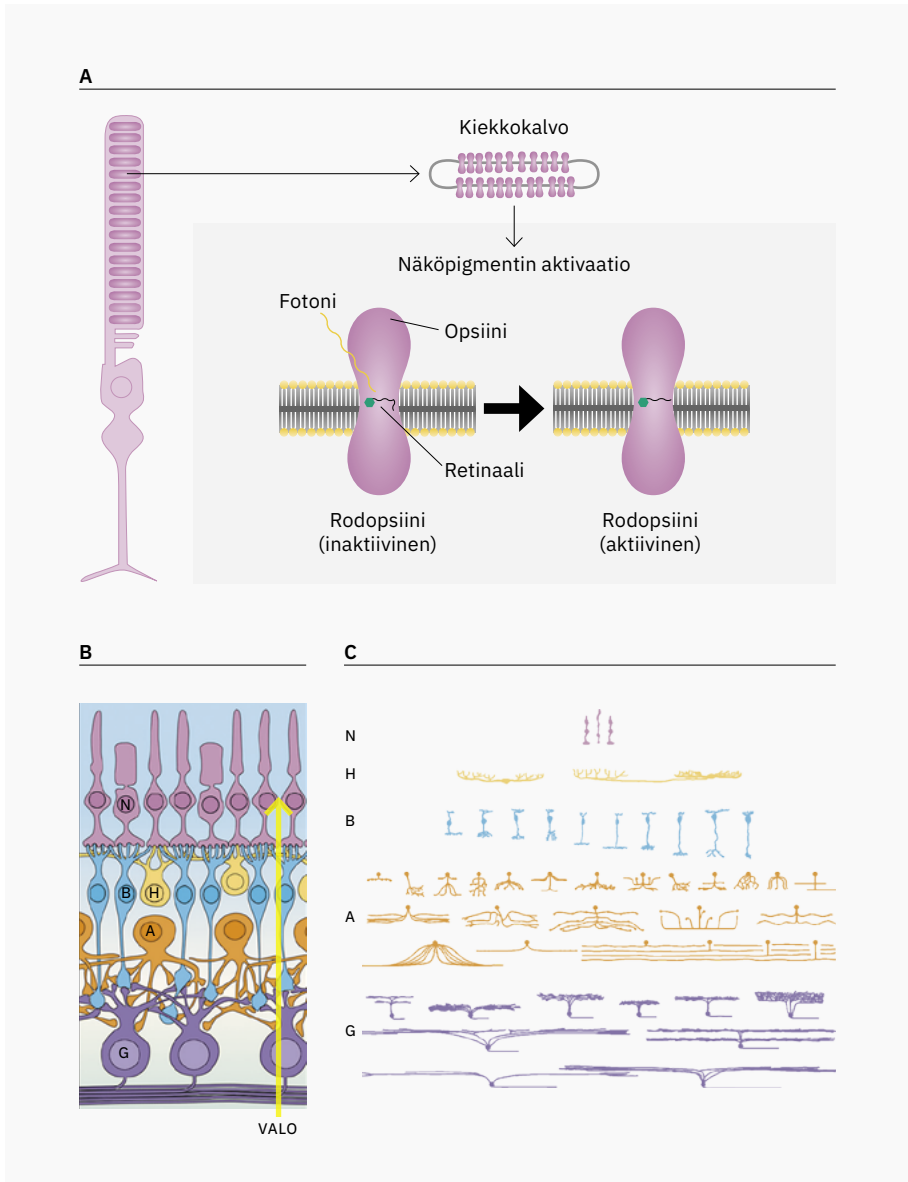
**Kuva 2.** Maailman valoympäristöt, silmien optiset rakenteet ja näköaisti. A. Esimerkkejä erilaisista valoympäristöistä maapallolla: tähtikirkas yö, aurinkoinen hiekkaranta, merenalainen spektraalisesti kapea (sininen) maailma, valon spektriltään monipuolinen viidakkomaisema. B. Esimerkkejä eri eläinten silmien optisista rakenteista: Leopardin kameratyyppin silmä, kärpäsen monista itsenäisistä silmistä koostuva verkkosilmä, osterin kymmenistä pienistä silmistä (siniset pallot) koostuva näköjärjestelmä ja gladiaattorihämähäkin suuret hämärässä näkemiseen erikoistuneet silmät. C. Näköhavainnon synty valokvanteista näön ohjaamaan käyttäytymiseen havainnollistettuna luonnossa liikkuvan kalastajan näkökulmasta. Silmän yläpuolella on havainnollistettu verkkokalvon poikkileikkaus. Silmän alapuolella olevat suurennokset esittävät tappien (vihreällä korostetut solut) ja sauvojen (violetilla korostetut solut) jakaumia tarkan näkemisen alueella foveassa ja periferiassa: periferiassa tapit ovat harvassa ja suuria, kun taas foveassa niiden tiheys on suuri ja koko vastaavasti pieni.

jakaumana. Tämän aisti-informaation sekä aikaisempiin kokemuksiin perustuvien ennako-oletusten yhteisvaikutuksena syntyy ympäröivästä maailmasta havainto, joka ohjaa kuvan esimerkissä jokimaisemassa kulkevan kalastajan liikkeitä. Osa verkkokalvon gangliosoluista on itsekin valoherkkiä. Ne viestivät aivojen *suprakiasmaattisessa* tumakkeessa sijaitsevalle elimistön keskuskellolle erityisesti iltahämärän ja aamun sarastuksen valaistustasoista ja auttavat ylläpitämään noin 24 tunnin vuorokausirytmää (kuva 2C).

## VERKKOKALVON HERMOSOLUTYYPIT JA NIIDEN VÄLISET KYTKENNÄT

Näkeminen alkaa verkkokalvolla näköaistinsoluissa eli sauva- ja tappisoluiissa, jotka absorboivat fotoneita ja muuntavat tiedon hermoston sähköisiksi signaaleiksi. Näköaistinsolut sisältävät jopa satoja miljoonia näköpigmenttimolekyylejä eli näköpurppuraa (*rodopsiinia*, ks. kuva 3A). Pigmenttimolekyyliden suuri määrä ja tiheys näköaistinsoluissa takaavat fotonien tehokkaan absorption (Rodieck 1998). Rodopsiini koostuu opsiinista ja retinaalista. Fotonin absorboituminen retinaaliin aiheuttaa retinaalin isomerisaation, joka johtaa rakennemuutokseen opsiinissa ja siten näköpigmenttimolekyylin aktivaatioon (kuva 3A). Aktivoitunut näköpigmenttimolekyylä aikaansaa kemiallisten reaktioiden kaskadin, jossa yhden fotonin synnyttämä vaikutus vahvistuu ~2000 kertaisesti (Arshavsky ja Burns 2014; Turunen 2020) ja johtaa lopulta muutokseen välittäjäaineen vapautumisessa verkkokalvon ensimmäisessä synapsissa, joka välittää signaalit verkkokalvon hermoverkon prosessoitavaksi.

Piirikaavio kertoo insinööreille, miten esimerkiksi radiolähetin kootaan kasasta komponentteja. Verkkokalvon eri solutyypit ja niiden väliset kemialliset ja sähköiset kytkennät, eli synapsit, vastaavat tavallaan piirikaavion komponentteja ja niiden välisiä kytkentöjä. Montako solutyyppiä verkkokalvolla sitten on ja mitä niiden välisten kytkentöjen perusteella voidaan kertoa verkkokalvon toiminnasta? Ramón y Cajalin Golgi-värjäykset paljastivat jo 1800-luvun lopulla verkkokalvon soluissa 5 kategoriaa (kuva 3B): näköaistinsolut, horisontaalisolut, bipolaarisolut, amakriinisolut ja gangliosolut. Sittenkin entistä tarkemmat anatomiset menetelmät, sähköfysiologiset mittaukset sekä solujen geneettiset profiilimääritykset ovat osoittaneet, että kuhunkin peruskategoriaan kuuluu monia solujen alatyyppejä. Esimerkiksi ihmisellä on vain yhdenlaisia sauvasoluja, kun taas tappisoluja on tavallisesti kolmenlaisia. Tappisolut eroavat toisistaan sen mukaan, mille valon aallonpituuksille ne ovat herkimät. Nykytiedon mukaan nisäkkään



**Kuva 3.** Verkkokalvon hermosolutyypit, rakenne ja kytkennät. A. Suurennus sauvasolusta, jossa valo absorboivat pigmenttimolekyylit (violetti väri) sijaitsevat tiiviisti pakkautuneina kiekko-  
kalvoilla, joista yksi on suurennettu kuvan yläosassa. Näköpigmenttimolekyylit eli rodopsiini koostuu opsiinista ja retinaalista. Fotonin absorboituminen aiheuttaa retinaalissa rakennemuutoksen, mikä käynnistää solussa monivaiheisen molekulaarisen tapahtumaketjun. B. Kaaviokuva nisäkkään verkkokalvosta. Verkkokalvon soluryhmät ylhäältä alaspäin (merkinnät solujen sisällä): näköaistinsolut (N), horisontaalisolut (H), bipolaarisolut (B), amakriinisolut (A) ja gangliosolut (G). Muokattu artikkelista Wässle (2004). Valo kulkee koko verkkokalvon läpi ja osuu viimeisenä näköaistinsoluihin (keltainen nuoli). MUOKATTU ARTIKKELISTA WÄSSLE (2004). C. Verkkokalvon perussolutyypit jaettuna useaan eri alatyypiin toiminnan, rakenteen ja geneettisen profiilin perusteella. MUOKATTU ARTIKKELISTA MASLAND (2001).



verkkokalvolla on kaiken kaikkiaan yli 100 erilaista hermosolutyyppeä (Yan ym. 2020), joista kuvassa 3C on havainnollistettu osa.

Miten verkkokalvon eri solutyypit sitten ovat järjestäytyneet toisiinsa nähden? Näköaistinsolut absorboivat valokvantteja ja kytkeytyvät bipolaarisoluihin synapsin kautta, jossa välittäjäaineena on glutamaatti (ks. LUKU 1). Bipolaarisoluista signaalit siirtyvät lopulta gangliosoluihin. Myös horisontaalisolut saavat signaaleja näköaistinsoluilta ja muokkaavat niiden toimintaa takaisinkytkentöjen kautta. Tämä horisontaalisolujen ja näköaistinsolujen kahdensuuntainen viestintä mahdollistaa aiemmin mainitun lateraalisen inhibition. Amakriinisolut ovat verkkokalvon toistaiseksi heikoimmin tunnettu solukategoria. Niiden kytkennät bipolaari- ja gangliosoluihin ja myös toisiin amakriinisoluihin muovaavat verkkokalvon hermosignaaleja monin tavoin. Eräät amakriinisolut vastaavat lateraalista inhibitiosta gangliosolutasolla, mutta monilta osin amakriinisolujen tehtävien kokonaiskirjo on vielä tuntematon.

Kytkentäkaavion komponentit ja kytkennät paljastavat insinöörille laitteen toiminnan. Verkkokalvon ja muiden hermokudosten kytkentäkaavioiden tulkinta on monin verroin haastavampaa. Esimerkiksi yksittäisten gangliosolutyyppeiden tarkat kytkennät ovat vieläkin pitkälti ratkaisematta. Monia perussääntöjä verkkokalvon kytkennöistä on kuitenkin jo saatu selville. Näistä keskeisin on valosignaalien rinnakkaisprosessointi. Tappisolujen signaalit jakautuvat jo ensimmäisessä synapsissa (kuva 3B) ON- ja OFF-bipolaarisoluihin, joiden signaalit ovat polariteetiltään vastakkaiset; polariteettiero johtuu erityyppisistä glutamaattireseptoreista<sup>2</sup>. Gangliosolutkin voidaan jaotella ON- ja OFF-soluihin, jotka puolestaan kytkeytyvät ON- ja OFF-bipolaarisoluihin verkkokalvon sisemmässä synaptisessa kerroksessa (ks. kuva 3B).

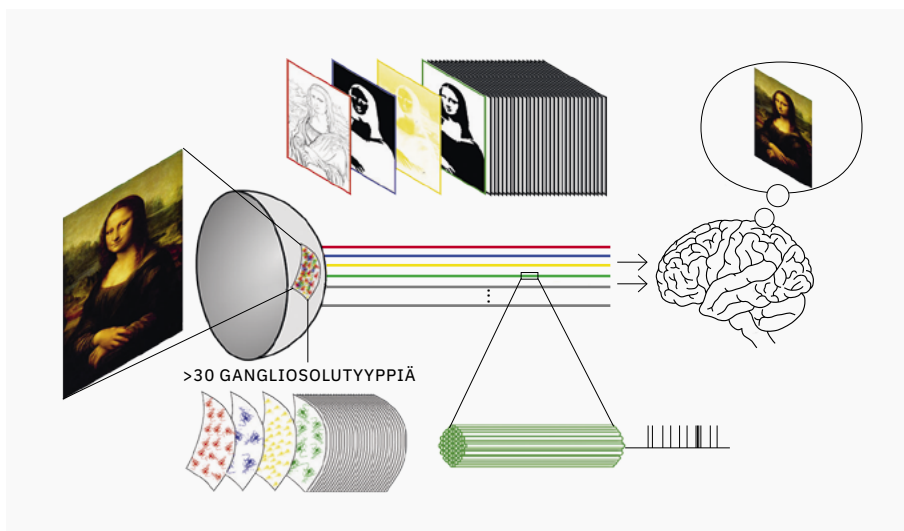
Verkkokalvon rakenteiden ja toiminnan valtava rikkaus on paras osoitus siitä, ettei verkkokalvoa kannata verrata kameran filmiin tai yksinkertaisiin detektoreihin. Aineenvaihdunnallisesti kalliit ja monimutkaiset rakenteet ovat säilyneet evoluutiossa siksi, että niitä tosiaan tarvitaan. Yksinkertainen fotonien summaaminen ei edellyttäisi kuin muutaman solutyypin olemassaoloa tai klassisen ajattelun mukaisten gangliosolujen reseptiivisten kenttien aikaansaamiseksi tarvittaisiin vain tappisolut ja horisontaalisolut.

---

2 ON-bipolaarisoluissa on metabotrooppiset ja OFF-bipolaarisoluissa ionotrooppiset glutamaattireseptorit.

## VERKKOKALVO TOIMINNASSA: KODAAUS JA SELEKTIIVISYYS

Miten verkkokalvon rinnakkaisprosessointi vaikuttaa näköinformaation käsittelyyn? Ajatellaanpa, että Louvren taidemuseossa vieraileva turisti katselee Leonardo Da Vincin maalausta Mona Lisa. Museon valoista emittoituvat eri aallonpituuksia edustavat fotonit heijastuvat taulun pinnasta eri tavoin riippuen maalin ”väristä” ja absorboituvat ihmisen kolmeen tappisolutyyppiin eri todennäköisyyksillä perustuen näiden solujen näköpigmenttimolekyylien ominaisuuksiin. Tämä on värien näkemisen perusta. Seuraavassa vaiheessa tappisolut kytkeytyvät bipolaarisoluihin ja tappien signaalit haarautuvat 14 rinnakkaiseen tappi-bipolaarisolujen muodostamaan kanavaan (Shekhar ym. 2016). Lopulta nämä tappi-bipolaarisolujen signaalit kytkeytyvät eri gangliosolutyyppeihin, joista kukin edustaa omaa morfologiaansa ja kattaa koko verkkokalvon pinnan täydellisellä mosaiikilla (kuva 4). Kunkin gangliosolutyypin mosaiikissa vierekkäisten gangliosolujen reseptiiviset kentät menevät päällekkäin ja limittäin. Kunkin gangliosolu lähettää sitten viejähaarakkeissaan näköhermoa pitkin aktiopotentiaaleja ja aivot vastaanottavat ihmisellä yli 30 itsenäisen gangliosolupopulaation muodostamaa sähköistä viestitystä.



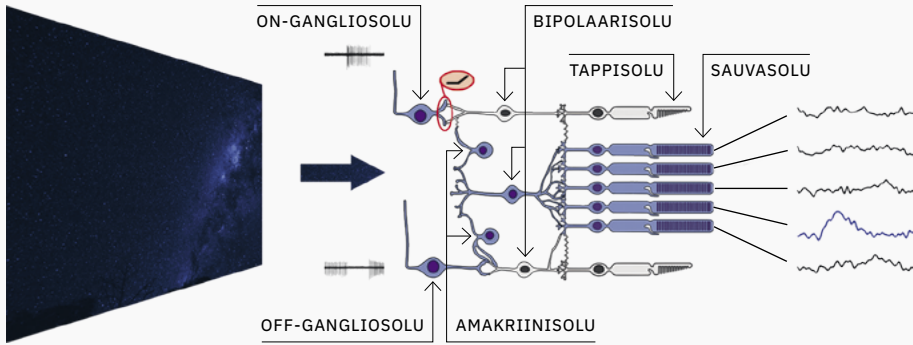
**Kuva 4.** Verkkokalvo toiminnassa. Verkkokalvo prosessoi näköaistinsolujen absorboimat fotonit rinnakkaisilla hermoverkostoilla. Prosessoinnin lopputulos johtaa useaan erilaiseen dynaamiseen edustukseen, joista kukin sisältää erikoistuneita piirteitä verkkokalvolle fotoneina saapuneesta informaatiosta. Rinnakkaiset edustukset välittyvät aivoihin gangliosolujen aksonien muodostamaa näköhermoa pitkin aktiopotentiaali-jakaamina. Kunkin gangliosolutyypin muodostaa populaation, joka kattaa koko verkkokalvon säännöllisesti järjestäytyneenä mosaiikkina.

Miksi aivot tarvitsevat yli kolmekymmentä rinnakkaista esitystä silmään saapuneesta valosta? Jokainen gangliosolutyyppejä välittää alkuperäisestä fotonijakaumasta erilaisia piirteitä. Jotkut gangliosolut ovat herkkiä kontrastille, toiset liikkeelle, jne. Kiinnostavaa on se, että näköinformaatio on läsnä ensin näköaistin solujen aktivaatioiden tasolla ja lopulta verkkokalvon jälkeiset aivoalueet saavat tästä vain sen osan käyttöönsä, mikä sisältyy gangliosolujen lähettämiin signaaleihin. Erityisen tärkeää on informaatio, joka vaikuttaa kyseisen eläinlajin hengissä selviytymiseen, lisääntymiseen ja ravinnon hankintaan. Näin ollen eri eläinlajien verkkokalvot ovat erikoistuneet tiedottamaan aivoja lajispesifisesti.

Eri gangliosolutyyppejä voidaan ajatella piirrespesifisinä detektoreina, kuten kuvan 4 yläosassa on havainnollistettu. Saattaa tuntua hämmästyttävältä, että tunnistamme kuvan alkuperäisen taulun myös kuvakkeista, joista on pikselitasolla tuhatta jopa 90% alkuperäisestä informaatiosta. Tämä johtuu siitä, että evoluution seurauksena verkkokalvo ei ole kehittynyt optimoimaan aivoihin lähetettävää kokonaisinformaatiota vaan poimimaan valoinformaatiosta lajin kannalta olennaisimmat piirteet. Niinpä verkkokalvon signaalinkäsittelyssä tuhoutuu iso osa sellaista informaatiota, joka vain kuormittaisi tarpeettomasti eri aivoalueita. Tältä osin verkkokalvon toiminta rinnastuu tietokoneen kuvanpakkausalgoritmeihin, joiden tehtävänä on säilyttää vain olennaisin informaatio (Meister ja Berry 1999).

## **VERKKOKALVO VÄLITTÄÄ JOPA YKSITTÄISTEN VALOKVANTTIEN SYNNYTTÄMIÄ SIGNAALEJA**

Yksi näköaistin hämmästyttävimmistä ominaisuuksista on sen kyky toimia valtaavan intensiteettialueen yli aina tähtikirkkaasta yöstä aurinkoiselle hiekkarannalle. Jokainen valokuvausta harrastanut tietää, etteivät kirkkaassa auringossa valoa vasten tai hyvin hämärässä otetut valokuvat yleensä onnistu. Erityisen vaikeaa onkin ymmärtää verkkokalvon signaloinnin luotettavuutta esimerkiksi kuuttomana yönä, jolloin himmeimmät havaittavissa olevat tähdet johtavat vain muutamien fotonien absorboitumiseen verkkokalvolla. Pimeäadaptoituneen verkkokalvon suunnaton valoherkkyys selvisi jo 1940-luvulla tehdyissä klassisen psykofysiikan kokeissa, joissa pimeäadaptoituneelle koehenkilölle näytettiin sarja hyvin himmeitä, muutamista fotoneista koostuvia valonvälähdyksiä ja koehenkilön tehtävänä oli vastata, näkeekö hän valoa vai ei. Tulokset esitettiin psykometrisenä funktiona kuvaamalla koehenkilön havaintotodennäköisyyttä silmään osuvien valokvanttien määrän funktiona. Silmän optiikassa tapahtuvat fotonihäviöt huomioimalla arvioitiin, että 7–9 fotonin absorptio satojen sauvasolujen alueelle riittää



**Kuva 5.** Himmeimmissä valoissa sauvasolut vastaavat luotettavasti yksittäisiin fotoneihin. Yksittäisfotonivasteet kulkevat verkkokalvon hermoverkon läpi tähän tehtävään erikoistuneen hermoverkon kautta ("*rod bipolar pathway*", sininen korostus). Punaisella on korostettu epälineaarisesti toimiva synapsi juuri ennen ON-gangliosolua.

valon havaitsemiseen (Hecht ym. 1942). Näytetyt valot olivat niin himmeitä, että yksittäisten sauvasolujen oli pakko pystyä signaloimaan yksittäisiä fotoneita, kuten 40 vuotta myöhemmin kokeellisesti osoitettiin (Baylor ym. 1979a, b).

Miten on mahdollista, että gangliosolut tunnistavat luotettavasti muutaman sauvasolun tuottamat yksittäisfotonivasteet, vaikka ne keräävät signaaleja tuhansista sauvasoluista, joissa kaikissa on sisäistä lämpökohinaa? Ongelma vertautuu siihen, että stadionilla seisovan yksittäisen urheilijan pitäisi tunnistaa yleisöstä muutaman katsojan kannustushuuto, kun koko muu yleisö huutaa innostuksesta. Verkkokalvolla tämä ongelma on ratkaistu nerokkaasti. Jo ensimmäisessä synapsissa sauvasolujen ja bipolaarisolujen välillä kustakin sauvasolusta pääsevät läpi vain suurimmat yksittäisfotonivasteet. Toisin sanoen synapsi poistaa sauvojen signaalinsiirtoketjusta matala-amplitudista kohinaa. Vaikka samalla menetetään myös joitakin yksittäisten fotonien tuottamia signaaleja, kohinan tuhoamisesta syntyvä voitto kompensoi moninkertaisesti menetyksen (Field ja Rieke 2002; ks. myös Field ym. 2005).

Samanlainen epälineaarinen signaalinkäsittelystrategia toistuu verkkokalvon viimeisessä synapsissa ennen ON-gangliosolua (Ala-Laurila ja Rieke 2014); tämä synapsi (kuva 5) toimii kuin portinvartija, joka päästää vain sellaiset signaalit läpi, jotka syntyvät useamman kuin yhden fotonin absorptioon seurauksena yli tuhannessa sauvassa. Hintana on se, että käytännössä yhden yksittäisen fotonin synnyttämää signaalia ei nähdä, mutta koska lähes kaikki neuraalinen kohina vaimenee, muutamien fotonien synnyttämille signaaleille saadaan suvereeni signaali-kohinasuhde. Hiirillä tehdyissä käyttäytymiskokeissa on osoitettu, että näön psykofyysinen herkkyuden raja määräytyy nimenomaan ON-gangliosolujen ja siten

tämän epälineaarisen signaalireitin kautta (Smeds ym. 2019). Vastaavanlainen epälineaarinen signaalinkäsittely toiminee aivoissa perusstrategiana eri aistimodaliteeteissa ja aivoalueilla erittäin heikkojen signaalien tunnistamisessa ja on samalla yksi selitys verkkokalvon erinomaiselle suorituskyvyllle hämäränäössä. Kuvaavaa on se, että herkimpien kameroiden kuvakennot joudutaan jäähdyttämään alle  $-100\text{ }^{\circ}\text{C}$ , jos tavoitellaan verkkokalvon gangliosolujen luotettavuutta himmeimpien valojen detektiossa.

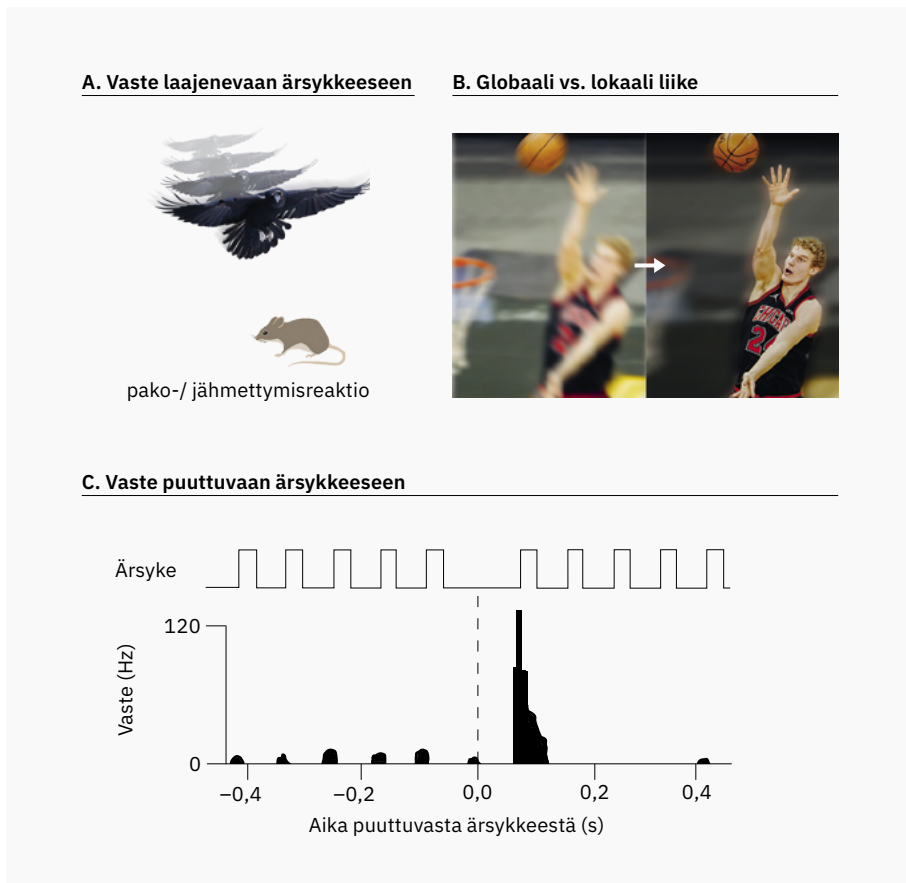
Vähintään yhtä hämmästyttävää kuin yksittäisten fotonien koodaus on verkkokalvon dynaaminen alue, kyky kattaa valon intensiteetit, jotka vaihtelevat yli satamiljardikertaisesti, vaikka yksittäisten neuronien dynaaminen alue on kerta-luokkia pienempi. Jokaiselle on tuttu tilanne, jossa pimeässä vastaantulevan auton valot sokaisevat hetkeksi, mutta näköjärjestelmä palautuu kuitenkin toimintakykyiseksi ja sopeutuu uusiin valo-olosuhteisiin. Verkkokalvon adaptaatio perustuu suureen joukkoon hermostollisia mekanismeja. Himmeimmissä valoissa verkkokalvon gangliosolut keräävät signaalinsa jopa 10 000 sauvasolusta tehtävään erikoistuneen hermoverkon kautta (kuva 5). Valokuvatessa voidaan valotusaikaa kasvattamalla (ajallinen summaatio) tai rakeisempia ja herkempiä filmejä käyttämällä (paikallinen summaatio) saavuttaa lisää herkkyyttä, jonka hintana on kuitenkin huonompi ajallinen ja paikallinen erottelukyky. Samalla tavalla verkkokalvollakin ajallisen ja paikallisen summaation kasvu lisää herkkyyttä himmeimmissä valaistuksissa. Valotasojen kasvaessa sauvasignaalit alkavat kulkeutua toista reittiä tappisolujen kautta gangliosoluihin. Toisin sanoen verkkokalvon kytkentäkaavio muuttuu ja sauvasolut alkavat itsekin adaptoitua siten, että niiden ajallinen summaatio pienenee. Kirkkaimmissa valaistuksissa tappisolut vastaavat pääosin gangliosoluihin tulevista signaaleista. Tällöin ajallinen ja paikallinen summaatio on pienimmillään ja siten näön tarkkuus suurimmillaan. Tappien signaloinnin ansiosta kokemamme visuaalinen maailma alkaa näyttää myös värilliseltä.

## **ÄLYKÄS VERKKOKALVO LASKEE LIIKETTÄ JA ENNUSTAA TULEVAA**

Miten monimutkaisia neuraalisia laskutoimituksia verkkokalvo parhaimmillaan suorittaa ja mihin tarvitaan yli 100 eri hermosolutyyppeä? Perinteisessä näkötkimyksessä verkkokalvolle on näytetty lähinnä valonvälähdyksiä tai alueellisesti homogeenista valkoista kohinaa, koska on pyritty yksinkertaisiin analyyseihin ja tulkintoihin. Mutta evoluutio on optimoinut verkkokalvon toiminnan lajin selviytymiselle ja käyttäytymiselle relevanttien ärsykkeiden käsittelyyn. Rikkaampaa

ärsykeavaruutta soveltava moderni näkö tutkimus onkin onnistunut paljastamaan kiinnostavia neuraalisia laskutoimituksia jo verkkokalvolta. Monet näistä laskutoimituksista perustuvat epälineaarisiin mekanismeihin, joihin osallistuu verkkokalvon tuntemattomin soluryhmä eli amakriinisolut. Sen sijaan valkoista kohinaa tai valonvälähdyksiä näytettäessä monet amakriinisolujen neuraalisista mekanismeista jäävät paljastumatta.

Yksi verkkokalvon perustehtävä on varoittaa saaliseläimiä nopeasti lähestyvistä vaarasta (kuva 6A). Tästä esimerkki on hiiren verkkokalvolta löytnyt laajenevien mustien varjojen viestintään erikoistunut gangliosolutyypin ("looming")



**Kuva 6.** Esimerkkejä verkkokalvon älykkästä neuraalisesta laskennasta. A. Lähestyvän liikkeen havaitseminen ("looming detection") on varsinkin saaliseläimille erittäin tärkeää selviytymisen kannalta. B. Globaali vs. lokaali liike. Esineiden liikkeelle herkkä gangliosolu ei aktivoitu, kun koko kuva liikkuu (vasen paneeli), vaan vasta silloin, kun osa kuvasta liikkuu eri tavalla kuin tausta (oikea paneeli). C. Reaktio puuttuvaan ärsykkeeseen. Kun verkkokalvolle näytetään toistuvia ärsykejä, joista yllättäen jätetään yksittäinen ärsyke pois ("puuttuva ärsyke"), niin gangliosolu tuottaa poikkeuksellisen voimakkaan signaalin. MUOKATTU ARTIKKELISTA SCHWARTZ YM. (2007).

*detector*”; Münch ym. 2009), joka reagoi ainoastaan solulle näytettyyn laajenevaan mustaan pisteeseen, mutta ei esimerkiksi valon välähdyksiin. Musta laajeneva piste saa hiiren nopeasti pakenemaan tai jähmettymään paikalleen (kuva 6A). Tämä gangliosolun toiminnan ja eläimen käyttäytymisen vastaavuus on tulkittu siten, että yksi hiiren yli neljästäkymmenestä gangliosolutyypistä on kokonaan omistettu yläpuolelta lähestyvän vaaran signaalointiin. Nopeaa reaktiota vaativa neuraalinen laskenta on tehokkainta näköjärjestelmän alkupäässä. Mitä suurempi osa aivoja laskentaan tarvitaan, sitä hitaammin eläin kykenee reagoimaan ärsykkeeseen.

Liikkuvien objektien tunnistus on monille eläinlajeille tuiki tärkeää. Jos ajatellaan tilannetta meille tuttujen urheilusuoritusten kautta, hyvä esimerkki on koripallon tunnistaminen pelitilanteessa (kuva 6B). Vaikka tämä on pelaajalle helppoa, koneelliselle kuvantunnistukselle se ei olekaan lainkaan yksinkertaista. Pelaajan silmän kannalta koko maailma liikkuu pelaajien liikkuesssa ja maailman sisällä pienempi palloa vastaava objekti liikkuu suhteessa globaaliin liikkeeseen. Jo verkkokalvon tasolta on löydetty tehokkaita neuraalisia mekanismeja lokaalin ja globaalin liikkeen erotteluun (Gollisch ja Meister 2010; Masland 2012). Tietyt gangliosolut reagoivat vain silloin, kun reseptiivisen kentän sisällä liikkuu pieni piste. Lettvin ym. (1959) kutsuivat näitä sammakon verkkokalvolla havaitsemiaan gangliosoluja ötökkätunnistimiksi. Mikä olisikaan kätevämpää kuin tunnistaa sammakolle ruokaa muistuttava ötökkä jo verkkokalvon tasolla? Nykyään tunnetaan pitkälti vastaavan ilmiön neuraaliset mekanismitkin (Ölveczky ym. 2003).

Edellä esitetyt esimerkit osoittavat, että verkkokalvolla tapahtuu hyvinkin monimutkaista visuaalista prosessointia. Mutta voidaanko verkkokalvoa sanoa älykkääksi? Tämä kysymys johtaa hyvinkin syvälliseen pohdintaan siitä, mitä älykkyydellä tarkoitetaan. Tietotekniikan arvostetun Turingin palkinnonkin saanut Yann LeCun, yksi syväoppimismenetelmien keksijöistä, toteaa kehittyneitä koneoppimisen algoritmeja pohtiessaan, että yksi älykkyyden keskeisimpiä ominaisuuksia on kyky ennustaa (LeCun 2017). Tämä on helppo hyväksyä. Älykäs ihminen tai eläin optimoi toimintaansa tai tekojaan ennustaen niiden seurauksia. Ennustaako verkkokalvo tulevaa? Yllättäen vastaus tähän kysymykseen on myönteinen, sillä verkkokalvo kykenee tosiaan tietyissä tilanteissa rakentamaan ennusteen tulevasta ja viestimään korkeammille aivoalueille, mikäli tämä ennustus ei toteudu. Kenties yksi mielenkiintoisimmista verkkokalvon neuraalisista laskutoimituksista on reaktio puuttuvaan ärsykkeeseen. Sekä hiiren että salamanterin silmistä eristettyjen verkkokalvojen gangliosoluilla tehdyissä kokeissa osoitettiin (Schwartz ym. 2007), että gangliosolut vastasivat systemaattisesti toistuviin ärsykkeisiin (ohimenevä valon katoaminen jatkuvan valon aikana) (kuva 6C). Tämä ei sinänsä vielä ole yllättävää. Sitten tutkijat jättivät yhden ärsykkeen antamatta. Solut vastasivat puuttuvaan ärsykkeeseen lähettä-

mälle aivoille erilaisen ja voimakkaan signaalin. Tutkijat muuttivat ärsykkeiden väliaikaa ja jättivät jälleen yhden ärsykkeen pois. Solut vastasivat jälleen puuttuvaan ärsykkeeseen eri lailla ja aikalukitusti siten, että tämä erilainen vaste tuli välittömästi silloin, kun puuttuvan ärsykkeen olisi pitänyt tulla. Verkkokalvo siis rakensi ennusteen tulevasta edellisten ärsykkeiden perusteella ja tiedotti aivoille silloin, kun sen ennuste tulevaisuudesta rikkoutui. Tämän hämmästyttävän neuraalisen suorituskyvyn mekanismi on edelleen selvittämättä. Se on loistava esimerkki ennustavasta koodauksesta (ks. LUKU 14), joka alkaa jo verkkokalvolta. Kyky ennustaa on myös Yann LeCuninin määritelmän mukaan osoitus yhden älykkyydelle keskeisen perusedellytyksen toteutumisesta jo silmän verkkokalvolla.

## YHTEENVETO

Verkkokalvotutkimuksesta on muodostunut vahva integratiivisen neurotieteen ala, jossa koko näköaistin toimintaa voidaan tutkia suhteessa solutason mekanismeihin. Verkkokalvon näköaistinsolut aloittavat evolutiivisesti tärkeiden ärsykepiirteiden tunnistamisen ja prosessoinnin niihin osuvien fotonien paikallisen ja ajallisen jakauman perusteella. Näköaistinsolujen lisäksi tähän tehtävään osallistuu verkkokalvolla yli sata eri hermosolutyyppeä, ja gangliosolujen aktiopotentiaalien muodostamassa ulostulossa on läsnä koko myöhemmille aivoprosesseille käytössä oleva näköinformaatio.

Verkkokalvon rakenteellinen rikkaus ja lukuisat solutyypit sekä niiden väliset dynaamiset kytkennät mahdollistavat myös sen, että verkkokalvo pystyy nopeasti poimimaan fotonien ajallis-paikallisesta jakaumasta keskeisiä ja lajille merkittäviä yksityiskohtia. On mahdollista, että tulevaisuudessa voidaan aiempaa kehittyneempien käyttäytymiskokeiden avulla rakentaa entistä vahvempi kytkentä verkkokalvon ja näköaistiin perustuvan käyttäytymisen välille. Verkkokalvo on erinomainen kohde monien neurotieteellisten kysymysten tutkimiselle. On kiinnostavaa nähdä, löytyykö verkkokalvolle tyypillisiä eri gangliosolutyypien muodostamia mosaiikkeja ja spatiaalista symmetriaa myös korkeampien aivoalueiden erilaisten solutyypien geometrisessä organisaatiossa. Verkkokalvotutkimuksen tuottama arvokas tieto silmän hermoverkkojen prosessoinnista voi olla hyödyllistä myös bioinspiroitujen laitteiden ja algoritmien kehittämiseksi (Altaqui ym. 2021).



## KIRJALLISUUS

- Aho AC, Donner K, Helenius S, Larsen LO, Reuter T: Visual performance of the toad (*Bufo bufo*) at low light levels: retinal ganglion cell responses and prey-catching accuracy. *J Comp Physiol A* 1993, 172: 671–682.
- Ala-Laurila P, Rieke F: Coincidence detection of single-photon responses in the inner retina at the sensitivity limit of vision. *Current Biol* 2014, 24: 2888–2898.
- Altaqui A, Sen P, Schrickx H, Rech J, Lee JW, Escuti M, You W, Kim BJ, Kolbas R, O'Connor BT, Kudenov M: Mantis shrimp-inspired organic photo-detector for simultaneous hyperspectral and polarimetric imaging. *Sci Adv* 2021, 7: eabe3196.
- Arshavsky VY, Burns ME: Current understanding of signal amplification in phototransduction. *Cell Logist* 2014, 4: e29390.
- Baylor DA, Lamb TD, Yau KW: Responses of retinal rods to single photons. *J Physiol* 1979a, 288: 613–634.
- Baylor DA, Lamb TD, Yau KW: The membrane current of single rod outer segments. *J Physiol* 1979b, 288: 589–611.
- Field GD, Rieke F: Nonlinear signal transfer from mouse rods to bipolar cells and implications for visual sensitivity. *Neuron* 2002, 34: 773–785.
- Field GD, Sampath AP, Rieke F: Retinal processing near absolute threshold: from behavior to mechanism. *Annu Rev Physiol* 2005, 67: 491–514.
- Gollisch T, Meister M: Eye smarter than scientists believed: Neural computations in circuits of the retina. *Neuron* 2010, 65: 150–164.
- Hecht S, Shlaer S, Pirenne MH: Energy, quanta, and vision. *J Gen Physiol* 1942, 25: 819–840.
- Kiani R, Ala-Laurila P, Rieke F: Seeing with a few photons: bridging cellular and circuit mechanisms with perception. Kirjassa Fritzsche B (toim): *The Senses: A Comprehensive Reference*. Academic Press Inc, Cambridge, MA, 2020.
- Koskela S, Turunen T, Ala-Laurila P: Mice reach higher visual sensitivity at night by using a more efficient behavioral strategy. *Curr Biol* 2020, 30: 42–53.
- Lamb TD, Collin SP, Pugh EN: Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nat Rev Neurosci* 2007, 8: 960–976.
- LeCun Y: Could machines learn as efficiently as animals and humans? 2017. <https://www.youtube.com/watch?v=uYwH4TSdVYs> Luettu 26.4.2021.
- Lettvin JY, Maturana HR, McCulloch WS, Pitts WH: What the frog's eye tells the frog's brain. *Proc IRE* 1959, 47: 1940–1951.
- Masland RH: The fundamental plan of the retina. *Nat Neurosci* 2001, 4: 877–886.

- Masland RH: The neuronal organization of the retina. *Neuron* 2012, 76: 266–280.
- Meister M, Berry MJ: The neural code of the retina. *Neuron* 1999; 22: 435-450.
- Münch TA, Da Silveira RA, Siebert S, Viney TJ, Awatramani GB, Roska B:  
Approach sensitivity in the retina processed by a multifunctional neural circuit. *Nat Neurosci* 2009, 12: 1308–1316.
- Rodieck RW: *The First Steps in Seeing*. Vol 1. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998.
- Schwartz G, Harris R, Shrom D, Berry MJ: Detection and prediction of periodic patterns by the retina. *Nat Neurosci* 2007, 10: 552–554.
- Shekhar K, Lapan SW, Whitney IE, Tran NM, Macosko EZ, Kowalczyk M, Adiconis X, Levin JZ, Nemesh J, Goldman M, McCarroll SA, Cepko CL, Regev A, Sanes JR: Comprehensive classification of retinal bipolar neurons by single-cell transcriptomics. *Cell* 2016, 166: 1308–1323.
- Smeds L, Takeshita D, Turunen T, Tiihonen J, Westö J, Martyniuk N, Seppänen A, Ala-Laurila P: Paradoxical rules of spike train decoding revealed at the sensitivity limit of vision. *Neuron* 2019, 104: 576–587.
- Turunen TT: The role of basal phosphodiesterase activity in the regulation of mouse rod photoresponses. *Aalto University Publication Series DOCTORAL DISSERTATIONS*, 2020, 58.
- Wässle H: Parallel processing in the mammalian retina. *Nat Rev Neurosci* 2004, 5: 747–757.
- Yan W, Laboulaye MA, Tran NM, Whitney IE, Benhar I, Sanes JR: Mouse retinal cell atlas: molecular identification of over sixty amacrine cell types. *J Neurosci* 2020, 40: 5177–5195.
- Ölveczky BP, Baccus SA, Meister M: Segregation of object and background motion in the retina. *Nature* 2003, 423: 401–408.