

X

T
h
e
p
i
p
i
u
r
e
c
a
n
i
t
b
e
d
i
s
p

NBE-C2300 Biologinen psykologia

Iiro P. Pöykköläinen, professori

Brain and Mind Laboratory
Lääketieteellisen tekniikan ja laskennallisen tieteen laitos
Aalto Yliopiston perustieteiden korkeakoulu

1

Luento 3:

- Sensoriset ja motoriset järjestelmät
- Tarkkaavaisuus

22.1.2024
2

2

Sensoriset ja motoriset järjestelmät

- Valtaosa aivoista osallistuu aistiärsykkeiden (eli näkö-, ääni-, haju- ja tuntoärsykkeiden) käsittelyyn ja motoristen toimintojen suorittamiseen (kehon liikkeet kävellessä, kurottaessa jne.)
- Ilman tätä tietoa, varsinkin jos ihminen on terve eikä hänellä ole havainto-/motorisia ongelmia, voisi ajatella, että maailman hahmottaminen ja liikkuminen on melko triviaali tehtävä.
- Näiden toimintojen monimutkaisuutta kuvastaa se, että on ollut haastavaa suunnitella robotteja, jotka voivat hahmottaa maailmaa, kävellä ja tarttua esineisiin tai käyttää niitä ihmisten tavoin.
- Samoja aivoalueita, jotka osallistuvat aistiärsykkeiden käsittelyyn ja motoristen toimintojen suorittamiseen, käytetään myös silloin, kun ihminen kuvittelee ja suunnittelee mitä hän tekee seuraavaksi.

22.1.2024
3

3

Aistijärjestelmät

- Aistijärjestelmät koostuvat näkö-, kuulo-, somatosensorisista ja hajujärjestelmistä.
- Vaikka tämä jako perustuu aistielimiin, on olemassa useita reseptorityyppejä, jotka aistivat aistiärsykkeiden eri aspekteja kussakin aistijärjestelmässä.
- Esimerkkinä tästä voidaan mainita, että ihossamme on erilaisia reseptoreita, jotka aistivat kosketuksen/tekstuurin ja kivun.
- Silmässä on neljä erilaista reseptorityyppiä, jotka mahdollistavat visuaalisten ärsykkeiden eri aspektien, kuten värien, yksityiskohtien ja liikkeen havaitsemisen.

22.1.2024
4

4

Verkkokalvon reseptorit muuttavat valon hermoimpulsseiksi

Silmään osuva valo tarkentuu ja heijastuu linssin kautta silmämunan takaseinään.

Verkkokalvo peittää silmän takaosan. Se on läpikuultava, ja valo vastaanottavat solut, joita kutsutaan sauvoiksi ja tappeiksi, sijaitsevat aivar verkkokalvon takaosassa, joten valo kulkee verkkokalvon läpi ennen reseptoreihin osumista.

Ihmisen verkkokalvolla on yhteensä neljä erilaista valoa havaitsevaa solutyyppeä: kolme erilaista tappi- ja yksi sauvasolutyyppi.

22.1.2024
5

5

Verkkokalvon reseptorit muuttavat valon hermoimpulsseiksi

Sauvat ovat suurempia ja herkempiä valolle kuin tapit. Ne sijaitsevat verkkokalvon osissa, jotka vastaanottavat valoa näkökentän reuna-alueilta. Tapit ovat keskittyneet niin sanottuun foveaan (eli verkkokalvon kohtaan, jossa on korkea näöntarkkuus).

Tappi- ja sauvasolut lähettävät syötteensä gangliosoluille horisontaalisia bipolaarisia ja amakriinisoluja sisältävän solukerrosn kautta.

Sauvat ovat herkkiä samalle näkyvän valon aallonpituuksille, tappisolujen kolme alatyyppeä ovat herkkiä eri aallonpituusalueille.

22.1.2024
6

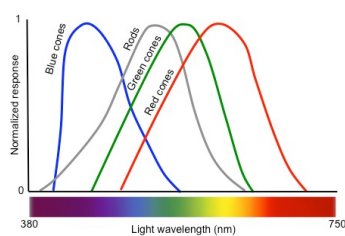
6

Verkkokalvon reseptorit muuttavat valon hermoimpulsseiksi

Tappisolujen erilainen herkkyys eri aallonpituuksille on värin havaitsemiskyvyn taustalla.

Toisaalta sauvojen korkeampi valoherkkyys mahdollistaa näkemisen pimeässä, vaikka sauvat eivät mahdollista yhtä korkeaa näöntarkkuutta kuin tapit, koska niiden syötteen konvergoituvat näköhermon muodostaviin gangliosoluihin.

Tappisolut taas voivat lähettää syötteesä suoraan yhteen gangliosoluun, mikä mahdollistaa suuren näöntarkkuuden.



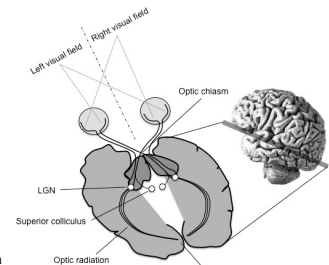
7

Näköradat verkkokalvosta näköaivokuorelle

Verkkokalvon gangliosolujen aksoneit muodostavat näköhermon, joka lähtee silmästä ja välittää visuaalista tietoa ensin talamuksen ulompaan polvitumakkeeseen (LGN).

Vaikka ylempään nelikkalatumakkeeseen on joitain afferenteja, jotka mahdollistavat ärsykkeiden paikallistamisen ilman tietoista havaintoa, suurin osa hemoradioista menee LGN:ään.

LGN:stä visuaalinen informaatio välittyy primääriselle näköaivokuorelle, joka sijaitsee kalkaniniuurteen sisällä. Näkösyötteen kulkevat vasemmasta näkökentästä oikeenpuoleiseen LGN:ään ja -näköaivokuoreen ja päinvastoin.



8

Magno- parvo ja koniosolujärjestelmät

- LGN:ssä gangliosoluista tulevat visuaaliset syötteen päättyvät kuuteen kerrokseen.
- Kolmea näistä kerroksista hermottavat vasemmasta silmästä ja kolmea oikeasta silmästä tulevat syötteen. Yhteensä kolmesta kerroksesta kohdistuvat sauvojen stimuloimien gangliosolujen syötteen, ja kaksi kolmesta kerroksesta vastaanottaa tappisolujen innervoimien gangliosolujen syötteen.
- Kahta kerrosta, joihin sauvojen hermottamat gangliosolut syöttävät, kutsutaan magnosellulaarisiksi hermosolujen suuremman koon vuoksi, ja neljää kerrosta, joihin tappien hermottamat gangliot kohdistavat syötteesä, kutsutaan parvosellulaarisiksi.

9

Magno- parvo ja koniosolujärjestelmät

- Magno- ja parvosellulaaristen kerrosten lisäksi on kuvattu magno- ja parvosellulaaristen kerrosten väliin jääviä ohuempia kerroksia, joita kutsutaan koniosellulaarisiksi kerroksiksi
- Nämä solut saavat syötteesä tappisoluilta jotka ovat sensitiivisiä siniselle valolle.
- Suurin osa LGN:n saamista syöteistä on kuitenkin näköaivokuorelta tulevia takaisinkytkentöjä ja retikulaarisen aktivaatiojärjestelmän yhteyksiä. Nämä yhteydet voivat auttaa näköjärjestelmää suodattamaan tehtävän kannalta merkityksellisiä ärsykeitä jatkokäsittelyä varten

10

Näköaivokuorella on reseptiivisten kenttien monimutkaisuuden hierarkia

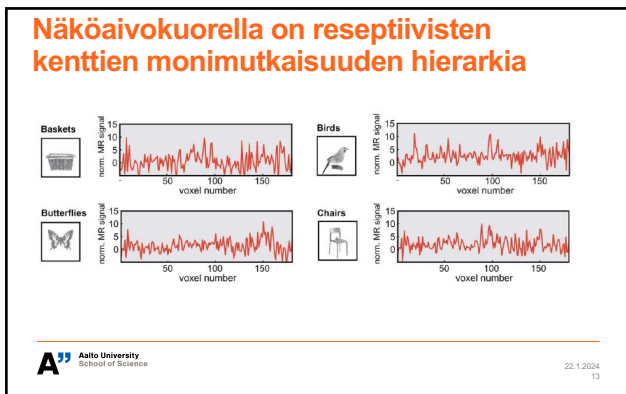
- David Hubelin ja Torsten Wieselin klassiset havainnot näköaivokuoren neuronien reseptiivisten kenttien hierarkiasta palkittiin Nobel-palkinnolla vuonna 1981
- Hubel ja Wiesel havaitsivat, että jotkut näköaivokuoren neuronit reagoivat tietyn suuntaisiin viivoihin. He nimesivät nämä solut "yksinkertaisiksi soluiksi" erottaakseen ne hierarkkisesti korkeamman asteen ("kompleksisista" ja "hyperkompleksisista") soluista, jotka reagoivat tiettyihin suuntiin liikkuviin kontrastireunoihin
- Hubel ja Wiesel havaitsivat myös, että primaarinen näköaivokuori on järjestäytynyt sarakkeisiin. Joka toista saraketta hermottavat vasemman silmän ja joka toista oikean silmän syötteen. Kukin näistä silmän dominanssipylväistä sisältää puolestaan orientaatiopylväitä, jotka muodostavat orientaatioselektiivisyyden gradientin

11

Näköaivokuorella on reseptiivisten kenttien monimutkaisuuden hierarkia

- Havaintokyvyn kannalta ajatellaan, että yksinkertaisten solujen reseptiiviset kentät heijastuvat siten, että havaitsemme hyvin kontrastireunat. Esimerkiksi tyhjä seinä ei sisällä paljon informaatiota, joka kiinnittäisi huomiomme, kun taas ovenkarmi havaitaan hyvin nopeasti, koska näköjärjestelmä on herkkä ovenkarmin ja seinän välisille kontrastireunoille.
- Näköjärjestelmää ylempänä neuronien reseptiiviset kentät eivät muutu liian monimutkaisiksi (eli ei ole "isoäiti"-soluja, jotka olisivat valikoivia havaitsemaan vain yhtä tiettyä kohdetta), vaan näyttää pikemminkin siltä, että havaintokohteet koodataan neuronipopulaatioiden hajautetuilla aktivaatiomalleilla.

12



13



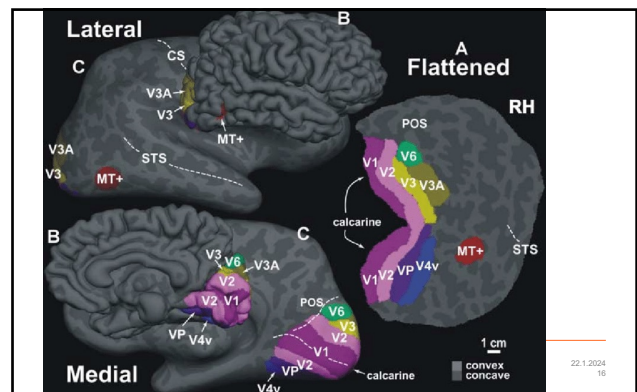
14

Näköaivokuoren alueet ovat retinotooppisesti järjestäytyneitä

- Toiminnallisesti erilliset näköaivokuoriaalueet on tunnistettu kartoittamalla erillisiä retinotooppisesti organisoituneita alueita näköjärjestelmässä.
- Retinotooppisen kartan käsite viittaa siihen, että kummankin aivopuoliskon visuaaliset syötteen heijastuvat vastakkaisen aivopuoliskon kortikaalisen pinnan vierekkäisiin paikkoihin.
- Tällaisissa kartoissa fovean edustus on epäsuhtainen: fovea vie vain yhden prosentin verkkokalvon koosta, mutta jopa 50 prosenttia näköaivokuoresta käsittelee foveaalisia syötteitä.
- Ihmisen takaraivolohkoissa on useita retinotooppisesti järjestäytyneitä alueita, jotka osallistuvat visuaalisen syötteen eri aspektien käsittelyyn.

Aalto University School of Science 22.1.2024 15

15



16

"Mitä" ja "missä" prosessointipolut

- Ventraalisten näköalueiden on todettu osallistuvan kohteen identiteetin (väri, rakenne, muoto ja identiteetti) käsittelyyn, primaarista näköaivokuoresta dorsaalisesti etenevillä alueilla on jatkumo, joka näyttää olevan omistettu visuaalisten kohteiden liikkeen ja tilassa sijainnin käsittelyyn.
- Tätä prosessoinnin jakoa ventraali- ja dorsaalipolkuja on kutsuttu "mitä" ja "missä" -poluiksi, mikä perustuu väylien oletettuihin toiminnallisiin tehtäviin.
- Dorsaalipolku osallistuu myös spatiaaliseen prosessointiin, esimerkiksi toisten ihmisten toiminnan havaitsemiseen ja siksi sitä on kutsuttu myös dorsaaliseksi "miten"-poluksi.

Aalto University School of Science 22.1.2024 17

17

"Mitä" ja "missä" prosessointipolut

dorsal "where/how" processing stream
ventral "what" processing stream

Aalto University School of Science 22.1.2024 18

18

”Mitä” ja “missä” prosessointipolut

- Sen lisäksi, että aivokuvantamistutkimuksissa on saatu näyttöä siitä, että eri aktiivisuudelle on havaittu kohteen identiteetti- ja sijainti tehtävien ja manipulaatioiden aikana, kohteen identiteetti- ja ärsykkeen liikkeen/sijainnin prosessoinnin erottelu ilmenee myös neurologisilla potilailla, joilla on paikallisia aivovaurioita.
- Akinetopsia viittaa harvinaiseen tilaan, jossa potilas ei kykene havaitsemaan ärsykkeiden ja esineiden liikkeitä. Agnosia puolestaan viittaa tiloihin, joissa potilas ei kykene tunnistamaan esineitä. Vaikka potilas pystyy esimerkiksi piirtämään puhelimen tai koiran, hän ei pysty nimeämään, mitä kuvassa on, kun sitä myöhemmin näytetään hänelle

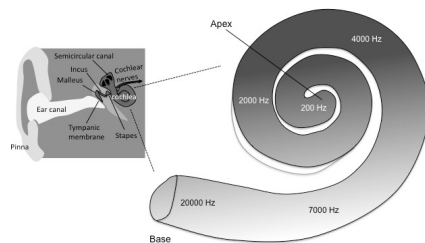
19

Tyvikalvon karvasolut muuttavat äänet hermoimpulsseiksi

- Sisäkorvassa on karvasoluja, jotka muuttavat äänet hermoimpulsseiksi (eli karvasolujen fyysinen taiputtaminen saa ne depolarisoitumaan ja laukeamaan). Nämä karvasolut sijaitsevat kalvolla, jota kutsutaan tyvikalvoksi ja joka on kiertynyt sisäkorvaksi kutsutun rakenteen sisään.
- Korvaan saapuvat äänet resonoivat ensin tärykalvolla. Tämä resonanssi siirtyy kolmen pienen luun, vasaran, alasimen ja jalustimen, kautta sisäkorvaan ja tyvikalvoon. Sisäkorvassa tyvikalvo värähtelee taajuuskohtaisesti; matalat äänitaajuudet resonoivat sen kärjessä, keskitaajuiset äänet keskellä ja korkeataajuiset äänet sisäkorvan tyvessä, siksi että tyvikalvon pohja on leveämpi kuin sen kärki.
- <https://www.youtube.com/watch?v=nEt25kwlldU>

20

Tyvikalvon karvasolut muuttavat äänet hermoimpulsseiksi



21

Tyvikalvon karvasolut muuttavat äänet hermoimpulsseiksi

- Tyvikalvon erilaiset resonanssiominaisuudet luovat paikkakoodin, joka edustaa äänitaajuuksia kuuloaivokuoren alueilla, jotka sijaitsevat molemmin puolin ohimolohkon yläpuolella.
- Tonotooppisia edustuksia on useita, mikä tarkoittaa, että aivokuoren pintaa pitkin edettäessä hermosolut reagoivat järjestyksessä matalista äänitaajuuksista korkeisiin äänitaajuuksiin.
- Vaikka termiä tonotooppinen organisaatio käytetään eniten voidaan väittää, että "simpukallinen (cochlear) organisaatio" voisi olla vieläkin sopivampi termi (eli tyvikalvon eri osat ovat edustettuina kortikaalipinnalla samaan tapaan kuin retinotooppinen organisaatio visuaalisessa järjestelmässä).

22

Tyvikalvon karvasolut muuttavat äänet hermoimpulsseiksi

- Paikkakoodin avulla kuulojärjestelmä pystyy tehokkaasti dekodeamaan äänien spektrotemporaaliset ominaisuudet, mikä mahdollistaa monimutkaisten äänien tunnistamisen.
- Paikkakoodin lisäksi kuulohermossa olevien neuronien laukomistaajuus auttaa äänien representoinnissa.
- Vaikka yksittäisen neuronin laukomisnopeus voi olla vain noin 1 kHz, on ehdotettu, että neuronit laukovat sarjoissa, mikä muodostaa taajuuskoodin, joka auttaa edelleen äänien representoimisessa.

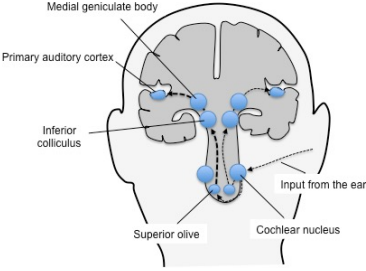
23

Syötteet karvasoluista kulkevat useiden subkortikaalisten tumakkeiden kautta aivokuorelle

- Kuuloinformaatio kulkee primaariseen kuuloaivokuoreen useiden tumakkeiden kautta: sisäkorvan tumake, ylempi oliiviumake, alempi colliculus inferior ja talamuksen sisempi polvitumake.
- Primaarinen kuuloaivokuori sijaitsee Sylviin uurteen sisällä Heslchin poikittaisen gyrusin mediaalisella puolella ylempässä ohimolohkossa.
- Neuronien reseptiiviset kentät monimutkaistuvat kuulorataa pitkin edettäessä. Eläinkokeissa on dokumentoitu, että inferior colliculuksessa on havaittu selektiivisiä vasteita lajispesifisten ääntelyjen piirteisiin ja inferior colliculuksen kuuloaistimuksen piirteiden käsittelyn monimutkaisuus on rinnastettu primaarisen näköaivokuoren vastaavaan.

24

- Kuvassa esitetyt kuulo- ja motoriset yhteykset lisäksi on yhteyksiä inferior colliculuksesta amygdalaan, joilla on keskeinen rooli tunteiden käsittelyssä.
- Lisäksi laskevia yhteyksiä (jotka ovat jostain syystä pääasiassa ipsilateraalisia) on jopa kertaan enemmän kuin nousevia yhteyksiä.
- Tätä on ehdotettu mahdolliseksi mekanismiksi, joka helpottaa valikoivaa tarkkailua tiettyihin ääniin tehtävän kannalta epäoleenisten äänien kustannuksella tehostamalla tarkkailujen äänien käsittelyä.



Aalto University School of Science 22.1.2024 25

25

Hierarkkinen prosessointi auditiivissa "mitä" - ja "missä/miten"-poluissa

- Useita sekundaarisia kuuloaivokuorialeuita ympäröi suhteellisen pientä primaarista kuuloaivokuoren aluetta, joka sijaitsee ohimolohkon yläosassa sijaitsevan Heschlinin poimun keskimmissä kahdessa kolmasosassa.
- Nämä alueet ovat hierarkkisesti järjestäytyneitä: kun yksinkertaisemmat kuuloärsyksen piirteet/ärsykkeet saavat aikaan vasteita pääasiassa primaarisella kuuloaivokuorella, sekundaarisen kuuloaivokuoren alueet reagoivat yhä monimutkaisempiin ääniin, kuten puheääniin ja sanoihin.
- Näköjärjestelmän tapaan on olemassa rinnakkaiset "mitä" ja "missä" - polut. Anterioriset/ventraaliset sekundaarisen kuuloaivokuoren alueet reagoivat puheääniin (apinoilla lajispesifisiin ääntelyihin) ja posterioriset/dorsaaliset alueet reagoivat valikoivasti äänien sijaintiin

Aalto University School of Science 22.1.2024 26

26

Hierarkkinen prosessointi auditiivissa "mitä" - ja "missä/miten"-poluissa

- Dorsaalinen "missä"-prosessointipolku kulkee kuuloaivokuorelta temporaalisen ja parietaalisen liitoskohdan kautta posterioriselle parietaaliselle aivokuorelle ja lopulta dorsaalille prefrontaalille aivokuorialeuille.
- Ventraalinen "mitä"-reitti etenee ventral-anterior-suuntaan primaariselta kuuloaivokuorelta ja saavuttaa inferioriset lateraaliset prefrontaaliset aivokuoriaalueet uncinate fasciculus -nimisen yhteyden kautta.
- Viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet, että dorsaalivirta osallistuu myös "miten"-tiedon käsittelyyn (esim. puheen auditiivisten syötteiden kartoittaminen puheen motorisiin sekkensseihin).

Aalto University School of Science 22.1.2024 27

27

Somatosensoriset aistit: kosketus-, kipu- ja lämpöaistit

- Kosketusaisti, kipuaisti, kehon asento (proprioseptiikka) ja kyky tunkea lämpötilaa perustuvat kaikki ihon erityisiin reseptoreihin. Tätä aistien kokonaisuutta on kutsuttu somatosensoriseksi ja koko järjestelmää somatosensoriseksi järjestelmäksi.
- Ihossa, nivelissä ja erilaisissa sisäelimeissä sijaitsevia somatosensorisia reseptoreita kutsutaan mekanoreseptoreiksi, nosiseptoreiksi ja termoreseptoreiksi. Mekanoreseptorit ovat reseptorien luokka, joka muuntaa mekaanisen paineen tai ihon venymisen hermoimpulsseiksi.

Aalto University School of Science 22.1.2024 28

28

Somatosensoriset aistit: kosketus-, kipu- ja lämpöaistit

- Ihmissä on neljänlaisia mekanoreseptoreita: Ne eroavat toisistaan herkkyydeltään mekaanisen ärsytyksen eri osa-alueille (esim. ärsytyksen alkaminen vs. jatkuva kosketus/paine) ja antavat siten täydentävää tietoa.
- Mekanoreseptoreiden tapaan kipureseptoreita on monenlaisia, ja jotkut niistä reagoivat korkeisiin tai mataliin lämpötiloihin ja toiset voimakkaaseen mekaaniseen stimulaatioon.
- Lämpöreseptoreita on kahta eri tyyppiä, joista yksi reseptorityyppi reagoi lämmitettäessä ja toinen reseptorityyppi reagoi kylmään.
- Hyvin kuumat ärsykkeet voidaan joskus tuntea kylmänä kun kylmäreseptorit reagoivat lyhytaikaisesti kuumaan ärsykeeseen.

Aalto University School of Science 22.1.2024 29

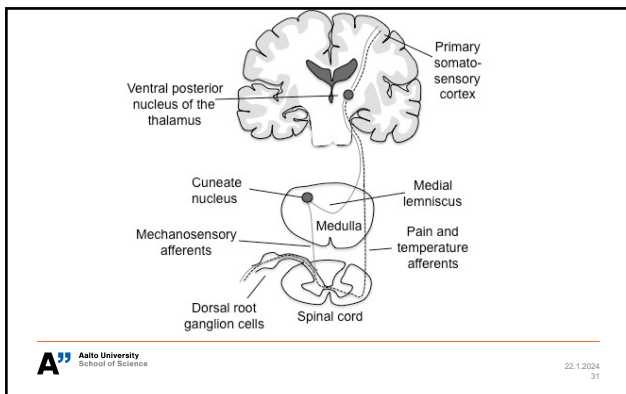
29

Somatosensoriset radat: aistireseptoreista aivokuorelle

- Kun somatosensoriset ärsykkeet on muunnettu toimintapotentiaaleiksi, tieto saavuttaa kahden erillisen reitin kautta primaarisen somatosensorisen aivokuoren
- Mekanosensoristen ja kipu/lämpötilareseptorineuronien informaatio kulkeutuu selkäytimen selkäytimen juuren gangliosolujen kautta. Mekanosensorinen informaatio nousee polkua pitkin, joka ylittää keskilinjän kontralateraalille puolelle medullan tasolla ja synapsoituu sitten talamuksen ventraaliseen posterioriseen ytimeen.
- Kipu- ja lämpötilatieto välittyy radan kautta, joka siirtyy kontralateraalille puolelle jo selkäytimen tasolla. Talamuksesta hemoradat nousevat somatosensoriselle aivokuorelle.

Aalto University School of Science 22.1.2024 30

30



31

Kehon topografinen esitys: somatosensorinen homunculus

- Samoin kuin näkö- ja kuuloaistiavokuoren retinotopiset ja tonotooppiset representaatiot, myös somatosensorisella aivokuorella on topografinen kartta kehosta.
- Eri ruumiinosien kortikaaliset somatosensoriset edustukset ovat epäsuhtaisia; peukalon edustusalue on suurempi kuin vartalon tai jalan edustusalue.
- Tämä ilmiö on samankaltainen kuin fovean tapauksessa ja se vastaa esimerkiksi sormien hienojakoista erottelukykä verrattuna vartalon erottelukykyn.

32

Kehon topografinen esitys: somatosensorinen homunculus

- Erot somatosensorisessa erottelukyvyyssä voidaan mitata käyttäytymistieteellisesti niin sanotulla kahden pisteen erottelukokeella.
- Tässä testissä ihoa kosketetaan kahdella terävällä/terävällä esineellä (kuten kahden kynän kärjillä), ja kahden pisteen välistä etäisyyttä vaihdellaan, jotta löydettäisiin etäisyys, jolla kaksi pistettä koetaan erillisinä eikä yhtenäisenä aistimuksena.
- Sormien tapauksessa kaksi pistettä voi olla hyvin lähellä toisiaan, kun taas jalan tai vartalon pinnalla kahden pisteen erottelukyky on paljon epätarkempi.

33

Kehon topografinen esitys: somatosensorinen homunculus

- Sekundaarisella somatosensorisella aivokuorella ja muilla hierarkkisesti korkeamman asteen alueilla on lukuisia somatotoppisia karttoja.
- Premotorisella aivokuorella otsalohkossa on somatotoppisia karttoja, jotka aktivoituvat, kun esine nähdään tietyn ruumiinosan läheisyydessä, vaikka varsinaista kosketusta ei tapahtuisikaan. Vasteet ovat voimakkaimpia, kun esineet lähestyvät kehoa.
- Tällaiset representaatiot peripersonallisesta tilasta ovat mahdollisesti sen ilmiön taustalla, että ihminen "tuntee" esineen tai jonkun muun olevan koskettaa käsivarttaan, kun hän näkee sen.

34

Hajuaisti (olfactory system)

- Hajuaisti perustuu erityisiin kemiallisiin reseptoreihin nenäontelon hajuepiteelissä, jotka reagoivat erilaisiin hajuihin.
- Hajureseptorineuronien tuottama syöte välittyy keskushermostossa sijaitsevan hajuloikon mitraalisoluihin.
- Hajut tunnistetaan hajureseptorineuronien herkkyysprofiilien yhdistelmillä.
- Hajuloikosta on yhteyksiä eri aivorakenteisiin, kuten piriformiseen aivokuoreen, amygdalaan ja entorhinaaliseen aivokuoreen.

35

Aistiavokuoret ovat luontaisesti moniaistiset

- Aistijärjestelmiä on yleensä tutkittu erikseen esittämällä joissain tutkimuksissa visuaalisia ärsykeitä ja joissain toisissa tutkimuksissa auditivisia ärsykeitä. Kuitenkaan aistijärjestelmät eivät ole niin yksinomaisesti omistautuneet modaaliteettikohtaisen informaation käsittelylle kuin perinteisesti on ajateltu.
- Eniten on tutkittu kuulo- ja näköaistijärjestelmien välisiä vuorovaikutuksia ja näkövasteet on havaittu primaarisessa kuuloaivokuoreessa jo hyvin varhaisella latenssilla ja päinvastoin.
- Aistijärjestelmien multisensorinen luonne mahdollistaa visuaalisten, auditivisten ja somatosensoristen vihjeiden antaman täydentävän tiedon hyödyntämisen havaintokohteista.

• <https://www.youtube.com/watch?v=2k8fHRojKVM>

36

Motorinen järjestelmä

- Motorinen järjestelmä mahdollistaa kaikenlaiset koordinoitui liikkeet: aamulla herääminen, aamiaisen valmistaminen, autolle käveleminen ja töihin ajaminen. Useimmat näistä liikkeistä ovat melko automatisoituja sekvenssejä, jotka on opittu harjoittelemalla.
- Motorisiin toimintoihin liittyy myös se, että useimmat liikkeet ovat osa johdonmukaisia sekvenssejä, jotka on suunniteltu useiden aikajaksojen yli.
- Kun esimerkiksi päätämme lähteä töihin, sitä seuraavat motoriset käyttäytymismallit tähtäävät tämän tavoitteen saavuttamiseen, vaikka matkan varrella on tehtäviä, joita joudumme kohtaamaan ja ratkaisemaan (esim. ajoneuvon ohittaminen liikenteessä). Motorinen järjestelmä onkin nivoutunut yhteen toiminnan ohjauksen kanssa josta myöhemmin tällä kurssilla.

37

Motorinen järjestelmä

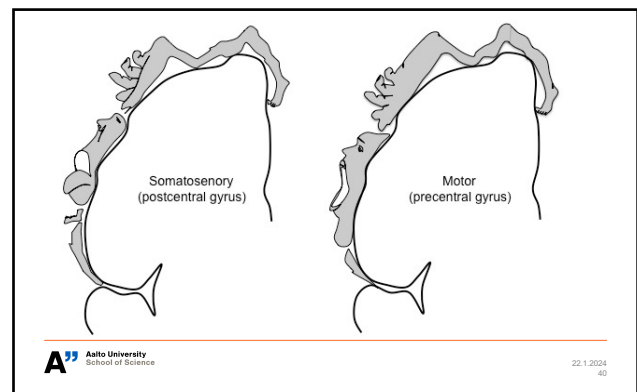
- Harjoittelu on toinen olennainen osa motorista koordinaatiota. Vaikka ihminen ei luultavasti muista, kuinka vaivalloista kävelyn opettelu oli pikkulapsena, on mahdollista muistaa ajat, jolloin hän opetteli ajamaan autoa.
- Itse asiassa, kuten myöhemmin tässä luvussa kuvataan, on olemassa osittain erillisiä aivomekanismeja, jotka vastaavat hyvin opittujen ja uusien motoristen sekvenssien suorittamisesta.
- Yhä useammin ymmärretään, että motoriseen järjestelmään liittyy myös havaitseminen; toisten käyttäytymisen ymmärtäminen on helpompaa, kun on omakohtaista tietoa siitä, miten tietyt toiminnot suoritetaan. Tämän mahdollistavat ns. peilihermosolut

38

Motorinen järjestelmä

- Precentral gyrus:ssa sijaitsevan primaarisen motorisen aivokuoren sähköinen stimulaatio saa aikaan tiettyjen lihasryhmien tahattomat liikkeet stimulaatiopaikasta riippuen.
- Samoin kuin post-central gyrusin somatosensorinen homunculus, precentral gyrusissa on motorinen homunculus, jossa hienompaa motorista koordinaatiota vaativat kehon osat, kuten sormet ja kädet, ovat ylliedustettuina. Kun esimerkiksi peukalon edustusalueita stimuloidaan transkraniaalisella magneettistimulaatiolla, peukalo nykii tahattomasti.
- Primaariselta motoriselta aivokuorelta laskevat syötteet välittyvät motorisiin neuroneihin, jotka kulkevat selkäytimen ventraalisista juurista lihaksiin ja aiheuttavat lihaksen supistumisen vapauttamalla tietyn välittäjäaineen, asetyylikoliiniin.

39



40

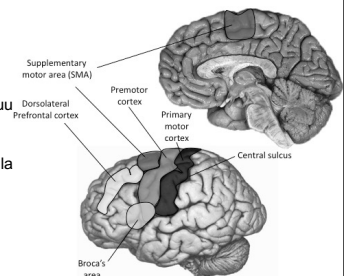
Motorisen koordinaation hierarkia otsalohkoissa

- Otsalohkossa on motorisen kontrollin hierarkia. Otsalohkon sivupuolella olevan precentral gyrusin etupuolella on niin sanottu premotorinen aivokuori, joka ei suoraan hermota tiettyjä lihasryhmiä. Pikemminkin premotorinen aivokuori mahdollistaa vapaaehtoisten suhteellisen lyhyiden suunniteltujen liikesarjojen suorittamisen.
- Tätä hierarkiaa ilmentävät myös toiminnot, joita suorittavat dorsolateraalinen prefrontaalinen aivokuori, Brocan alue, joka sijaitsee prefrontaalisen aivokuoren alemmilla alueilla, ja täydentävä motorinen aivokuori, joka sijaitsee otsalohkon ylemmillä puolilla ja aivopuoliskojen välisessä halkiossa.

41

Motorisen koordinaation hierarkia otsalohkoissa

- Täydentävä motorinen alue (SMA) osallistuu liikesarjojen suunnitteluun, perustuen enemmän muistiin kuin premotorinen aivokuori, joka osallistuu motoristen sarjojen suunnitteluun ulkoisten ärsykkeiden perusteella.
- Prefrontaalisen aivokuoren etupuolella sijaitsevat premotorisen aivokuoren alueet ovat vastuussa korkeamman tason toimintasuunnittelusta
- Brocan alue on puolestaan erityinen siinä mielessä, että se tukee puheen tuottamista



42

Liikkeiden kohdentaminen tilassa: taaemman päälaenlohkon merkitys

- Aivojen motoriset alueet verkostoituvat muiden aivoalueiden kanssa, kun ne suunnittelevat ja toteuttavat liikkeitä/liikesarjoja.
- Posteriorisen parietaaliaivokuoren tilarepresentaatiot mahdollistavat sen, että tiedetään, missä objektit sijaitsevat, ja siten voidaan ohjata liikkeitä tilassa.
- Potilailla, joilla on taaemman parietaaliaivokuoren vaurio, esineiden tavoittelu on häiriintynyt, ja potilaat eivät tavoita esinettä, vaikka heidän tavoitteluliikkeensä eivät sinänsä ole puutteellisia (eli lihasryhmien koordinaatio voi olla suhteellisen ehjä, ja tavoittelutoiminta muistuttaa terveen henkilön tavoittelua, mutta se ei kuitenkaan osu aiottuun kohteeseen).

43

Pikkuaivot ja hyvin opitut liikesarjat

- Pikkuaivot ovat hienomotorisen koordinaation kannalta keskeinen rakenne.
- Kun tietty motorinen sarja tai motorinen taito (kuten luistelu jääkiekkoilijalla tai golf swing kokeneella golffarilla) on opittu hyvin satojen tai tuhansien toistojen jälkeen, sarja/taito automatisoituu eikä sen suorittaminen enää vaadi vapaaehtoista ponnistelua/huomiota.
- Tällaisen oppimisen jälkeen pikkuaivot ovat pääasiassa vastuussa motorisen sekvenssin koordinoinnista.

44

Tyvitumakkeet ja liikkeiden aloittaminen

Tyvitumakkeet ovat joukko subkortikaalisia rakenteita, jotka ovat kriittisiä valitun liikkeen helpottamiseksi ja ei-toivottujen / kilpailevien motoristen vasteiden ehkäisemiseksi.

Parkinsonin taudissa dopaminergiset hermosolut, jotka hermottavat basaalganglioita, tuhoutuvat suuressa määrin. Kliinisesti tämä solukuolema ilmenee vaikeutena aloittaa liikkeitä (toimintaa) ja vaihtaa toimintamallia.

Basaalganglioiden rooli ei näytä rajoittuvan liikkeiden käynnistämiseen, vaan ne osallistuvat myös kognitiivisten toimintojen aloittamiseen ja siirtymiseen niiden välillä.

45

Peilihermosolut

- Motorinen järjestelmä ei osallistu ainoastaan liikkeiden suorittamiseen, vaan sillä on ratkaiseva rooli myös havaitsemisessa.
- Peilihermosolut aktivoituvat sekä suorittaessaan toimintaa että havaitessaan saman toiminnan toisen suorittamana. Rizzolatti ja kollegat kuvasivat ensimmäisenä peilineuronit apinoiden alemmassa prefrontaalissa aivokuoressa.
- Sittenkin peilaamisen mahdollisia rooleja on laajennettu koskemaan myös puheen/kielen havaitsemista, tunteiden kokemista ja havaitsemista ja sosiaalista kognitiota.
- Aisti- ja motoriset järjestelmät mahdollistavat havaitsemisen ja toimimisen/liikkumisen, mutta niitä hyödynnetään myös asioiden kuvittelemisessa ja tulevien toimintatapojen suunnittelussa.

46

Yhteenvedo: aistit ja motoriikka

- Aivojen sensoriset ja motoriset järjestelmät vievät yllättävän suuren osan keskushermostosta.
- Havaitseminen ja liikkuminen ovat monimutkaisia tehtäviä, mikä näkyy vaikeuksissa, joita on ollut sellaisten robottien suunnittelussa, jotka pystyvät suorittamaan tällaisia tehtäviä sujuvasti. Joitakin aivojen aisti- ja motoristen järjestelmien prosessointiperiaatteita on hyödynnetty robottien suunnittelussa.
- Aisti- ja motoriset järjestelmät eivät rajoitu ulkoisten ärsykkeiden käsittelyyn ja raajojen liikkuttamiseen, vaan näitä järjestelmiä hyödynnetään jatkuvasti korkeammassa kognitiivisissa prosesseissa.

47

Tarkkaavaisuus

- Meluisissa cocktailitilaisuuksissa tarkkaavaisuus on koetuksella, jotta voi seurata asiaankuuluvaa keskustelua
- Samaan aikaan aivojen on myös käsiteltävä jossain määrin ympäröiviä keskusteluita, jotta ne voivat varoittaa esimerkiksi siitä, kun joku mainitsee oman nimen taustalla.



48

Tarkkaavaisuus

“Everyone knows what attention is. It is the taking possession by the mind, in clear and vivid form, of one out of what seem several simultaneously possible objects or trains of thought. Focalization, concentration of consciousness are of its essence. It implies withdrawal from some things in order to deal effectively with others, and is a condition which has a real opposite in the confused, dazed, scatterbrain state” (William James, 1890)



49

Tarkkaavaisuus

- Valikoivan tarkkaavaisuuden tehokkuudesta kertoo se, että on tyypillisesti ajateltava tilanteita, joissa on useita merkittäviä häiriötekijöitä, kuten edellä mainittu cocktail-tilaisuuden esimerkki, jotta aivojen valikoivan tarkkaavaisuuden aikana kohtaamia haasteita voidaan ymmärtää.
- Todellisuudessa sekä ulkoisia että sisäisiä ärsykeitä on kuitenkin aina äärettömän paljon enemmän kuin mihin ihminen voi valikoivasti kiinnittää huomiota. Jamesin määritelmän toinen merkittävä oivallus on se, että ulkoisten ärsykkeiden lisäksi valikoivan tarkkaavaisuuden kohteena ovat usein myös sisäiset ajatukset.
- Tämä on syytä pitää mielessä, kun luetaan kirjallisuutta valikoivan tarkkaavaisuuden kokeista, joissa tyypillisesti käytetään ulkoisia ärsykeitä sisältäviä tarkkaavaisuustehtäviä (sisäisiin tapahtumiin liittyviä vaikutuksia on hyvin vaikea mitata).

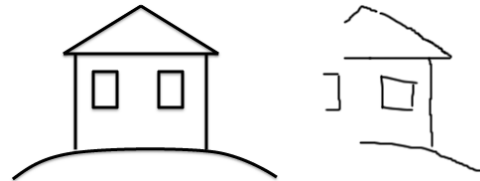
50

Tarkkaavaisuuden häiriöt psykiatrisissa ja neurologisissa tiloissa

- Tietyille psykiatrisille häiriöille, kuten skitsofrenialle, on ominaista kyvyttömyys keskittää tarkkaavaisuus ja ehkäistä mieleen nousevia häiritseviä ajatuksia. Tämän seurauksena potilaat kärsivät äärimmäisestä sekavuudesta.
- Dopamiinireseptorien salpaaminen striatumissa lievittää näitä oireita useimmilla skitsofreniapotilailla, mikä viittaa siihen, että dopamiinilla on keskeinen rooli tarkkaavaisuustoiminnoissa
- Unilateraalissa neglect-oireyhtymässä, joka johtuu usein aivojen oikeanpuoleisen parietaalilohkon (ja myös frontaalilohkon) vaurioitumisesta, potilas ei näytä enää kykenevän huomaamaan mitään vasemmalla puolella kehoaan.

51

Tarkkaavaisuuden häiriöt psykiatrisissa ja neurologisissa tiloissa



52

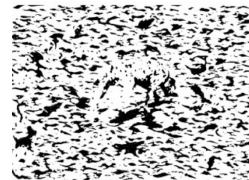
Tarkkaavaisuuden häiriöt psykiatrisissa ja neurologisissa tiloissa

- Agnosiaksi kutsutuissa tiloissa jotka useimmiten johtuvat temporoparietaalisen alueen vaurioitumisesta, potilailla on vaikeuksia havaintokohteiden tunnistamisessa ja nimeämisessä.
- Assosiativisessa agnosiaassa potilaat pystyvät kuvaamaan, mitä puhelimella voi tehdä, ja kykenevät piirtämään puhelimen, mutta eivät pysty tunnistamaan puhelinta, mukaan lukien omaa piirustustaan puhelimesta.
- Prosopagnosiassa ja joka johtuu takaraivan ja ohimolohkon risteyksen ventraalisella puolella sijaitsevan fusiformisen gyrusin vaurioitumisesta, potilaat eivät enää pysty tunnistamaan kasvoja, vaikka muiden havaintokohteiden tunnistaminen saattaa säilyä.

53

Sisäiset mallit ohjaavat tarkkaavaisuutta

ihminen havaitsee ulkoiset ärsykkeet sisäisten mallien eli skeemojen avulla. Nämä mallit muokkaavat suurelta osin tapaa, jolla ihminen hahmottaa maailmaa, kuten introspektiomenetelmää käyttäneet pioneirit, kuten Edward Titchener, ehdottivat jo 1800-luvulla.



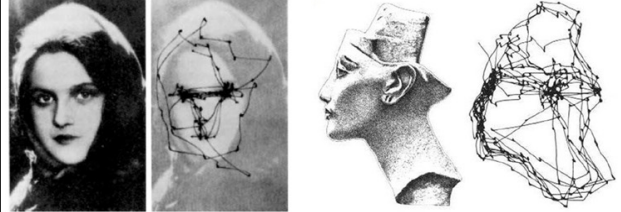
54

Sisäiset mallit ohjaavat silmänliikkeitä visuaalisen tiedon keräämiseksi

- Ylhäältä alaspäin suuntautuvien representaatioiden ohjaama havaitseminen ilmenee myös silmänliikkeissä
- Silmänliikkeillä kerätään visuaalista tietoa esineestä-näkyvästä. Silmänliikkeet koostuvat 1) lyhyistä fiksaatioista, 2) tuskin havaittavista silmien liikkeistä, joita kutsutaan mikrosaccadeiksi ja jotka tapahtuvat fiksaatioiden välissä, kun katse kiinnittyy tiettyyn kiinnostavaan yksityiskohtaan, 3) laajoista silmien liikkeistä, joita kutsutaan sakkadeiksi, kun silmiä liikutetaan näkyvän halki, ja 4) jatkuvasta silmien liikkeestä, jota kutsutaan sulavaksi takaa-ajoksi (smooth pursuit), kun seurataan liikkuvaa kohdetta.

55

Sisäiset mallit ohjaavat silmänliikkeitä visuaalisen tiedon keräämiseksi



<https://www.youtube.com/watch?v=JVWArskVhSg>

56

Valikoivan tarkkaavaisuuden tutkimukset: käyttäytymisen mittaus

- Sen lisäksi, että 1800-luvulla ja 1900-luvun alussa käytettiin itsetutkiskelumenetelmää ja neurologisten potilaiden tarkkaavaisuushäiriöitä koskevia havaintoja, terveillä vapaaehtoisilla on tehty reaktioaikatutkimuksia ihmisen valikoivan tarkkaavaisuuden periaatteiden tutkimiseksi.
- Tämäntyyppinen tutkimus kukoisti erityisesti sen jälkeen, kun tutkimusparadigma siirtyi behaviorismista kognitiiviseen psykologiaan, mikä teki hyväksyttäväksi päätellä "piilossa olevia prosesseja" reaktioaikojen tai muiden käyttäytymisreaktioiden muutosten perusteella erilaisten parametrusten tehtävä- ja ärsykemuutosten funktiona. Tätä tutkimusmenetelmää kutsutaan myös psykofysiikaksi.

57

Valikoivan tarkkaavaisuuden tutkimukset: käyttäytymisen mittaus

- Behaviorismi oli vallitseva tutkimusparadigma 1950-luvun alkuun asti, mikä sulki tiukasti pois teoreettiset/mallipohjaiset spekulatiot sisäisistä mekanismeista ja rajoitti tieteellisen tarkastelun objektiivisesti mitattaviin asioihin.
- Aivokuvantamismenetelmien kehittymisen myötä on tullut mahdolliseksi mitata suoraan aivojen sisäistä toimintaa ja lisäksi kvantifioida siihen liittyviä käyttäytymiseen liittyviä suorituskyvyn mittareita.

58

Avoim ja peitelty tarkkaavaisuus

- Useat valikoivaa tarkkaavaisuutta säätelevät periaatteet on löydetty käyttäytymisreaktioiden mittauksista tehtyjen johtopäätösten perusteella. Yksi näistä periaatteista on ero avoimen ja peiteltyyn (overt ja covert) tarkkaavaisuuden välillä.
- Avoimessa tarkkaavaisuudessa aistielimet käännetään kohti ärsykettä, johon kiinnitetään huomiota. Ihmisillä tämä tarkoittaa katseen kiinnittämistä tarkkailtavaan kohteeseen, mutta esimerkiksi apinat ja pöllöt kääntävät myös korvansa äänilähdettä kohti. Sitä vastoin peiteltyssä tarkkaavaisuudessa huomio kohdistetaan näkökentän tai kuuloalueen osaan silmiä liikuttamatta.
- Ohjeistamalla koehenkilöitä kiinnittämään huomiota piilotusti näkökentän ulkopuoliseen osaan nopeutetaan tarkkailussa paikassa esitetyn visuaalisen informaation käsittelyä.

59

Tarkkaavaisuuden "valokeila"

- Käyttäytymiskokeiden perusteella otettiin käyttöön tarkkaavaisuuden valokeilan käsite, jonka mukaan tarkkaavaisuuden keskipistettä voidaan verrata valonheittimeen, joka valaisee ärsykeitä.
- Viiden kirjaimen sanojen luokittelun aikana havaittiin, että tarkkaavaisuuden valokeila oli luokiteltavien sanojen levyinen, sen sijaan kun koehenkilöt tarkkailivat keskimmäistä kirjainta, tarkkaavaisuuden valokeila oli vain tuon yhden kirjaimen levyinen.
- Tämä havainto osoittaa, miten huolellisesti suunnitellut psykofysiikkatutkimukset voivat paljastaa merkittävää tietoa ihmisen havainto-/kognitiivisia toimintoja ohjaavista periaatteista ja niiden hermostollisesta perustasta.

60

Dikoottisen kuuntelun tehtävät

- Dikoottisen kuuntelun kokeita, joissa tutkittiin cocktail-tilaisuuden kaltaista tilannetta, tehtiin 1950-luvun alussa sen selvittämiseksi, missä määrin tarkkaamattomia viestejä käsitellään valikoivan tarkkaavaisuuden aikana.
- Tyypillisesti koehenkilöille esitettiin yksi äänitarina toiseen korvaan ja toinen tarina toiseen korvaan. Koehenkilöiden tehtävänä oli seurata tarinaa toiseen korvaan. Joissakin tapauksissa koehenkilön tuli toistaa mitä sanottiin (eli "varjostaa").
- Kiinnostavia kysymyksiä olivat, kuinka hyvin koehenkilöt pystyivät seuraamaan tarinaa, kun toiseen korvaan annettiin häiritsevää syötettä. Koehenkilöiltä kysyttiin mitä he pystyivät muistamaan tarinasta kokeen jälkeen tai sen aikana (l. välitön palautus).

61

62

Dikoottisen kuuntelun tehtävät

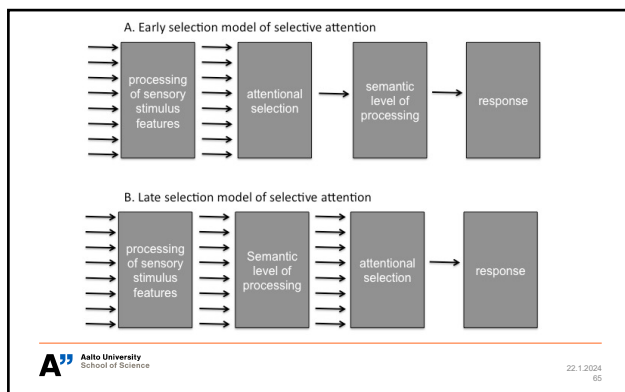
- Käyttämällä erilaisia manipulaatioita todettiin, että kuuntelijat eivät tunnista tarkkailemattomia tarinaa puheeksi; he eivät kyenneet tunnistamaan yhtään sanaa tai lausetta, joka kuultiin tarkkailemattoman korvan kautta, eivätkä myöskään kyenneet tunnistamaan kieltä varmasti englanniksi.
- Toisaalta äänenmuutos - miesääni naisääneksi - tunnistettiin lähes aina
- Muutamat kuuntelijat tunnistivat käänteisen puheen olevan jotenkin omituisia, mutta muut pitivät sitä normaalina puheena.

63

Valikoivan tarkkaavaisuuden varhaisen ja myöhäisen valinnan mallit

- Donald Broadbent ehdotti dikoottisen kuuntelun paradigmojen tulosten perusteella mallia, jossa tarkkailemattomat syötteet käsitellään hyvin rajoitetusti ja vain tarkkailtavat syötteet käsitellään semanttiselle tasolle.
- Tällaiset valikoivan tarkkaavaisuuden varhaisen valinnan mallit kyseenalaistettiin kuitenkin pian tuloksilla, jotka osoittivat, että tietty semanttinen informaatio (esim. oman nimen kuuleminen) tunkeutui ajoittain valvomattomasta kanavasta koehenkilöiden tietoisuuteen, eli tarkkaamattomien kanavien ärsykeitä käsitellään jopa semanttiselle tasolle asti ja että ne ovat vain heikentyneet verrattuna tarkkailtuun syötteeseen sen sijaan, että ne olisi suljettu pois. Tätä sanottiin myöhäisen valinnan malliksi.

64



65

Valikoivan tarkkaavaisuuden aivokuvantaminen

- Primaarien aistiaivokuorten hermosoluilla on reseptiiviset kentät monimutkaisten kuulo- tai näköobjektien alkeellisille piirteille kuten taajuudeltaan nouseva lyhyt ääni. Toissijaisilla kuuloalueilla reseptiiviset kentät ovat jo monimutkaisempia, ja ne reagoivat erilaisten äänen alkeispiirteiden yhdistelmiin. Korkeamman asteen kuuloalueita aktivoivat esimerkiksi puheäännet.
- Näiden aivoalueiden reaktiot voimistuvat tarkkaavaisuuden vaikutuksesta. Korkeamman asteen alueet reagoivat kuitenkin puheääniin myös silloin kun tarkkaavaisuus on käännetty pois niistä.
- Tämä tukee valikoivan tarkkaavaisuuden myöhäisen valinnan mallia, sillä tarkkaamattomien syötteiden käsittely ei pysähdy varhaisen aistiaivokuoren tasolle.

66

Valikoivan tarkkaavaisuuden aivokuvantaminen

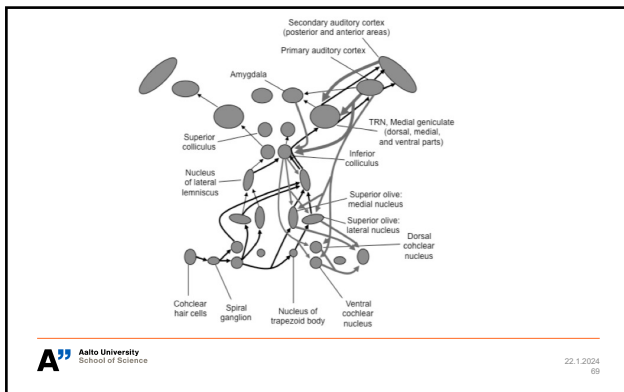
- Toisaalla on pyritty määrittämään, millä aivokuoren tasolla tarkkaavaisuus vaikuttaa varhaisimmillaan. Tyypillisimmissä koeasetelmissa tutkijat ovat joko tutkineet, missä anatomisissa paikoissa valikoiva tarkkaavaisuus parantaa paikallisten hermosolupopulaatioiden vasteita ja/tai millä latenssilla tällaiset modulaatiot tapahtuvat.
- Valikoivan tarkkaavaisuuden myöhäisen valinnan mallia tukevat fMRI-tutkimukset, joissa havaittiin, että tarkkaavaisuus moduloi hemodynaamista aktiivisuutta sekundaarisessa mutta ei primaarisessa kuuloaivokuoressa.
- On kuitenkin myös tutkimuksia, jotka osoittavat, että tarkkaavaisuuden modulaatiota tapahtuu jo primaarisissa aistinkorteksissa ja varhaisilla latensseilla (~50 ms ärsyksen alkamisesta)

67

Valikoivan tarkkaavaisuuden vaikutukset subkortikaalisesti

- Valikoivan tarkkaavaisuuden varhaisen valinnan mallia tukee myös se, että valikoiva tarkkaavaisuus voi moduloida vasteita subkortikaalisissa tumakkeissa, kuten talamuksen ulommassa ja sisemmässä polvitumakkeissa sekä colliculus inferiorissa.
- Anatominen kytkeytyneisyys mahdollistaa ärsykkeiden käsittelyn moduloinnin hyvin varhaisissa vaiheissa. Kortikofugaaliset (aivokuorelta subkortikaalisiin rakenteisiin suuntautuvia) yhteydet voivat olla jopa kymmenkertaisia suhteessa nouseviin yhteyksiin
- Primaariselta kuuloaivokuorelta tulevat moduloivat syötteet voivat saavuttaa sisäkorvan karvasolut kahden synapsin kautta; nousevat syötteet saavuttavat kuuloaivokuoren kuuden synapsin kautta.

68



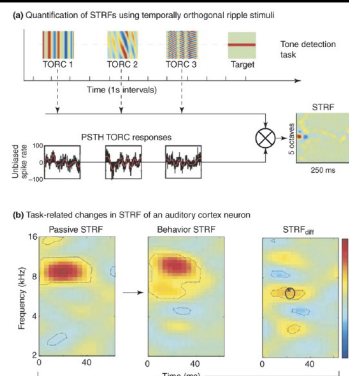
69

Valikoiva tarkkaavaisuus muokkaa hermosolujen reseptiivisiä kenttiä

- Minkälaisia hermosoluprosessoinnin modulaatioita valikoivan tarkkaavaisuuden aikana esiintyvät voimistuneet aivokuvantamisvasteet heijastavat?
- Ja miten moduloitu neuronaalinen prosessointi auttaa erottamaan olennaisen ja tukahduttamaan epäolennaisen tiedon?
- Viimeaikaisten tutkimustulosten pohjalta näyttää siltä, että aistiaivokuorien neuronien reseptiiviset kentät muovautuvat vastaamaan paremmin havaitun kohteen fyysisiä ominaisuuksia.
 - Näin sekä kuuloaivokuorella, että näköaivokuorella
- Tämä lisää hermosolujen määrää jotka reagoivat tarkkailtavaan ärsykkeeseen

70

- Reseptiivisten kenttien muutokset saattavat tapahtua hyvinkin nopeasti (ihmisillä tehtyjen tutkimusten antaman epäsuoran näytön pohjalta vähintään sekunneissa)
- Muutoksia nähdään erityisesti silloin kun reseptiivisen kentän sisällä tai lähellä on kilpailevia ärsykeitä
- Muutokset ennustavat kykyä havaita tarkkailtuja ärsykepiirteitä

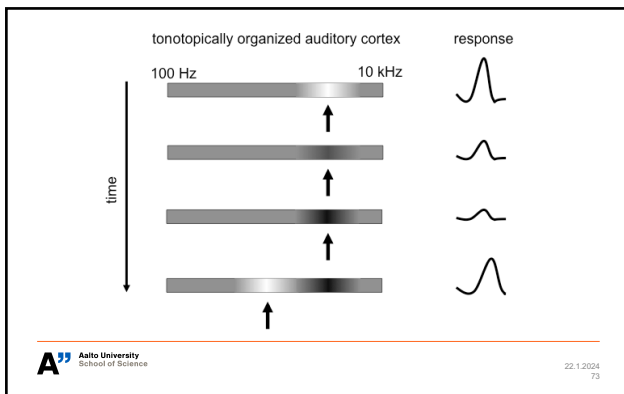


71

Tahaton tarkkaavaisuus

- Valikoivan tarkkaavaisuuden aikana on oltava varuillaan tarkkaavaisuuden ulkopuolelle jäävien, mahdollisesti merkittävien ärsykkeiden tai tapahtumien varalta.
- Dikootin kuuntelun kokeissa tätä tutkittiin lisäämällä tarkkailun ulkopuolelle jäävään kanavaan henkilökohtaisesti merkittäviä ääniä, kuten koehenkilön nimi.
- Myös muut henkilökohtaisesti relevantit äänet, kuten oman puhelimen soittoaani helposti kaappaavat tarkkaavaisuuden
- Jokainen voi luultavasti myös muistaa tilanteita, joissa jokin näkökentän reunalla liikkuva asia tai odottamaton äkillinen ääni johti huomion uudelleen suuntaamiseen.

72



73

Tahaton tarkkaavaisuus

- Tahaton tarkkaavaisuus uusiin ääniin ei kuitenkaan selity pelkästään aivokuoren prosessoinnilla. Henkilökohtaisesti merkittävät ärsykkeet, kuten oman nimen tai läheisen ihmisen äänen kuuleminen, kiinnittävät huomiota erityisen tehokkaasti.
- Talamuksen keskimmäisestä polvitumakkeesta on suoria yhteyksiä amygdalaan eli mantelitulmakkeeseen.
- Emotionaalisesti merkittävien ärsykkeiden koodaaminen amygdalassa muodostaa mekanismin, jonka avulla äänet, joihin liittyy emotionaalisia miellelyhtymiä, voivat voimakkaasti kaapata tarkkaavaisuuden menelläään olevista tehtävistä.
- Tarkkaavaisuuden kaappautuminen, erityisesti tunteita herättäviin ärsykkeisiin, aiheuttaa usein orientaatiorefleksiin eli autonomisen hermoston reaktion, ml. sydämen sykkeen ja verenpaineen nousun.

Aalto University School of Science 22.1.2024 74

74

Tarkkaavaisuuden kohteen tahdonalainen siirtäminen ja jakaminen

- Miten valitsemme tahdonalaisesti vaihtoehtoisten tarkkaavaisuuden kohteiden välillä ja mikä on se aivoprosessin kaskadi, joka liittyy tarkkaavaisuuden painopisteen siirtämiseen?
- Entä miten ihminen pystyy jakamaan tarkkaavaisuutensa kahden tai useamman kohteen välillä? Tämä edellyttää tarkkaavaisuuden nopeaa siirtämistä edestakaisin kahden tai useamman havaintokohteen välillä.
- Aivokuvantamistutkimuksissa, joissa on käytetty ns. Posnerin paradigmaa on havaittu, että dorsolateraaliset prefrontaaliset aivokuorialueet yhdessä ylempien posterioristen parietaalialueiden kanssa aktivoituvat kun tarkkaavaisuuden siirtäminen aloitetaan.

Aalto University School of Science 22.1.2024 75

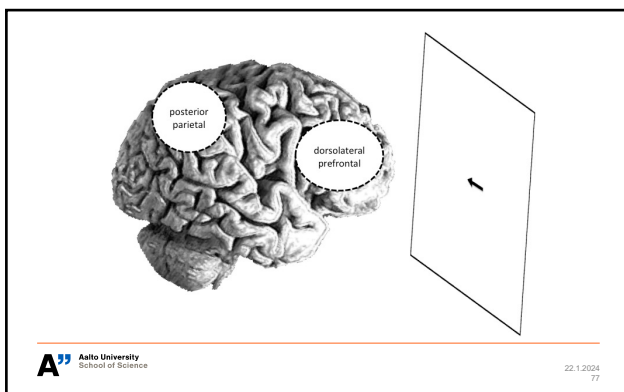
75

Tarkkaavaisuuden kohteen tahdonalainen siirtäminen ja jakaminen

- Se, ovatko parietaaliset vai frontaaliset alueet keskeisin tahdonalaisen tarkkaavaisuuden uudelleensuuntaamisen kannalta, on avoin kysymys.
- Parietaaliaivokuorella on hierarkia, jossa ylempillä alueilla on ohimenevää aktiivisuutta vihjeärsykkeiden jälkeen ja näitä alempana olevilla alueilla on jatkuvaa aktiivisuutta, mikä liittyy tarkkaavaisuuden ylläpitämiseen kohteen vaihtumisen jälkeen.
- Lisäksi voidaan olettaa, että valikoivan tarkkaavaisuuden aiheuttama hermosolujen reseptiivisten kenttien uudelleenviritys aistiaivokuorilla käynnistetään ja ylläpidetään prefrontaalisen/posteriorisen parietaalisen verkon toimesta

Aalto University School of Science 22.1.2024 76

76



77

Tarkkaavaisuuden kohteen tahdonalainen siirtäminen ja jakaminen

- Subkortikaalisilla rakenteilla on myös merkitystä tarkkaavaisuuden suuntaamisessa, sillä käyttäytymisen aloittamista ja siirtymistä käyttäytymissuunnitelmasta toiseen säätelevät tyvitumakkeet.
- Prefrontaalisen aivokuoren signaalit saavuttavat basaaliangliot niin sanotun suoran reitin kautta, joka johtaa vapautumiseen valitun toiminnan estämisestä, ja aiheuttaa kilpailevien syötteiden estämisen "epäsuoran reitin" kautta talamuksen tasolla.
- Vaikka basaalianglioiden roolia on tarkasteltu enimmäkseen motoristen toimien säätelyn yhteydessä, näyttää siltä, että motorinen järjestelmä osallistuu yleisesti tavoitteiden asettamiseen ja toimintasuunnitelmien toteuttamiseen.

Aalto University School of Science 22.1.2024 78

78

Tarkkaavaisuuden kohteen tahdonalainen siirtäminen ja jakaminen

- Parkinson-potillailla substantia nigra pars compacta -alueelta striatumiin nousevien dopaminergisten hermosolujen tuhoutuminen johtaa kyvyttömyyteen käynnistää liikkeitä.
- Vaikka tätä häiriötä pidettiin pitkään pääasiassa motorisena sairautena, näillä potillailla on myös puutteita siirtymisessä kognitiivisesta toimintamallista toiseen.
- Käyttäytymissuunnitelmat muodostavat siis hierarkkisesti korkeamman asteen "sarjoja", jotka ohjaavat sitä, miten huomion painopiste siirtyy kohteesta toiseen, kun ihminen navigoi arjessaan.

79

Tarkkaavaisuus ja välittäjäaineet

- Tietyillä välittäjäaineilla on muita suurempi merkitys tarkkaavaisuuden säätelyssä.
- Dopamiini on yhdistetty valikoivaan tarkkaavaisuuteen. Skitsofreniassa yksi tyypillisistä oireista on kyvyttömyys sulkea pois epäolennaisia ulkoisia ärsykeitä ja ajatuksia. Näitä ongelmia lievitetään dopamiinireseptoriantagonisteilla, kuten haloperidolilla, jotka sitoutuvat dopamiinireseptoreihin aktivoimatta niitä ja estävät siten dopamiinia vaikuttamasta hermostotoimintoihin.
- Parkinsonin tautia sairastavilla potillailla tiedetään olevan vaikeuksia siirtää tarkkaavaisuutta tehtävästä toiseen. Samanlaista "tahmeaa kognitiota" on havaittu terveillä vapaaehtoisilla, joille on annettu dopamiini-D2-reseptoriantagonista

80

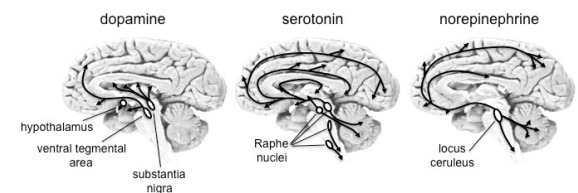
Tarkkaavaisuus ja välittäjäaineet

- 5-hydroksitryptamiinilla, joka tunnetaan myös nimellä serotoniini, ja noradrenaliinilla, joka tunnetaan myös nimellä norepinefriini, on keskeinen rooli aivokuoren kiihtyvyyden, valppauden ja aistien vahvistumisen säätelyssä.
- Kissoilla tehdyissä varhaisissa tutkimuksissa todettiin, että aivorungon retikulaarinen aktivaatiojärjestelmä on tärkeä unen ja valveen säätelyssä. Retikulaarinen aktivaatiojärjestelmä voidaan jakaa erillisiin tumakkeisiin, joilla on erilaiset välittäjäainemekanismi; serotonergiset syötet aivokuorelle ovat pääasiassa peräisin aivorungon raphe-ytimistä, kun taas norepinefriiniset syötet nousevat locus ceruleuksesta
- Serotoniinijärjestelmän toiminta on madaltunut masennuksessa, jossa on energian puutetta, tarkkaavaisuuden ongelmia

81

Tarkkaavaisuus ja välittäjäaineet

- Dopamiini-, serotoniini- ja noradrenaliinireseptoreita on useita eri tyyppisiä. Tämän seurauksena kunkin välittäjäaineen vaikutukset voivat olla joko depolarisoivia tai hyperpolarisoivia, ja vaikutus voi olla nopea, kun reseptorit sulkevat suoraan ionikanavia, tai suhteellisen hidas ja moduloiva, kun reseptorin sitoutuminen johtaa toisen lähettäjään välittämään ionikanavien avautumiseen tai sulkeutumiseen



82

Tarkkaavaisuus: yhteenvetoa

- Tarkkaavaisuus on yksi ihmisen tärkeimmistä kognitiivisista toimintoista. Se mahdollistaa sen, että ihminen voi suunnata rajalliset kognitiiviset voimavarat ympäristön samanaikaisesti merkityksellisiin näkökohtiin ja/tai psyykkisiin prosesseihin, kuten käsillä olevaan tilanteeseen liittyvien tekijöiden muistamiseen.
- Useissa patologisissa tiloissa tarkkaavaisuuden puutteet estävät potilasta suorittamasta yksinkertaisimpia arkipäivän toimintoja.
- Neuraalisella tasolla valikoiva tarkkaavaisuus tiettyihin ärsykkeisiin aiheuttaa aistiaivokuoren tasolla neuraalisten reseptorikenttien uudelleenvirittymisen, joka auttaa suodattamaan huomioidut ärsykkeet tietoisuuteen.

83

Tarkkaavaisuus: yhteenvetoa

- Prefrontaalisen ja posteriorisen parietaalisen aivokuoren mekanismit näyttävät puolestaan olevan tärkeimpiä, kun tarkkaavaisuus kohdistetaan johonkin ympäristössä, johtaan myös reseptivien kenttien muokkautumiseen.
- Hermosolujen adaptaatiomekanismit näyttävät olevan tarkkaavaisuuden ulkopuolisten huomiota herättävien ärsykkeiden havaitsemisen taustalla
- Useat välittäjäainejärjestelmät, kuten dopamiini, serotoniini ja noradrenaliini, ovat tärkeitä tarkkaavaisuuden säätelyn kannalta.

84