

X

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

NBE-C2300 Biologinen psykologia

Iiro P. Pöykköläinen, professori

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

1

Luento 4:

- **Muisti ja oppiminen**
- **Aivojen muovautuvuus**

29.1.2024
2

2

Muisti ja oppiminen

- Miten on mahdollista palauttaa mieleen tiettyjä, merkittäviä tapahtumia lapsuudesta, vielä kymmenien vuosien jälkeen: elävine yksityiskohtineen?
- Vaikka suurin osa lapsuusmuistoista näyttää haalistuneen, on aikuisena mahdollista muistaa yksityiskohtaisesti, mitä omassa elämässä tapahtui vuosia aikaisemmin.
- On sanottu, että toisin kuin tietokoneen kovalevy, ihmisen muisti näyttää olevan rajattoman kapasiteetin omaava, puhumattakaan siitä, että se kestää paljon pidempään kuin tietokoneen kovalevy.
- Se, miten tämä on mahdollista, kun otetaan huomioon, että ihmisen eliniän aikana kertyvien muistojen määrä on todella valtava, on ollut yksi ihmisen muistitutkimuksen keskeisistä aiheista.
- Samoin opitut taidot, kuten pyöräily, luistelu tai toisen kielen puhuminen, heikkenevät, jos niitä ei käytetä pitkään aikaan, mutta ne palautuvat nopeasti, kun niitä tarvitaan.

29.1.2024
3

3

Muisti ja oppiminen

- Lisäksi vaikka muistiin on tallennettu valtava määrä tietoa, on silti mahdollista havaita heti, jos emme tiedä jotain. Jos esimerkiksi kysytään jonkun toisessa maassa asuvan tuntemattoman henkilön puhelinnumeroa, kestää vain sekunnin murto-osa, ja tiedämme ettei kyseistä tietoa ole muistissa. Tätä kutsutaan metamuistiksi.
- Muistin sairaudet eli amnesiat ovat hyvin invalidisoivia. Jos henkilö ei muista kuka hän on, missä hän asuu, miten hän kasvoi, ystäviään ja perhettään, kestää kauan ennen kuin hän pääsee takaisin edes lähelle normaalia elämää.
- Toisaalta on amnesioita, joissa ihminen muistaa menneet tapahtumat, mutta ei pysty tallentamaan uusia muistoja, vaan miettii jatkuvasti, missä hän on eikä muista tavanneensa aiemmin samassa huoneessa olevia henkilöitä, vaikka hän olisi saattanut juuri hetkeä aiemmin keskustella heidän kanssaan.

29.1.2024
4

4

Muisti ja oppiminen

- Amnesiat ovat seurausta aivojen tiettyihin rakenteisiin kohdistuneista, joissain tapauksissa hyvin rajallisista vaurioista.
- Usein ihmisen muisti on jaettu kolmeen prosessiin: muistojen koodaamiseen, muistojen tallentamiseen ja muistojen hakemiseen ja kukin näistä voi häiriintyä erikseen aivovaurion seurauksena

```

graph LR
    A[encoding] --> B[storage]
    B --> C[retrieval]
  
```

29.1.2024
5

5

Muisti ja oppiminen: behavioraalisten kokeiden tuloksia

- Kuten muillakin kognitiivisen neurotieteen aloilla, käyttäytymistutkimuksista saadut tulokset ovat auttaneet merkittävästi muistitoimintojen luonteen ja niiden taustalla olevien hermomekanismien selvittämisessä.
- Muistiin liittyviä ilmiöitä on lukuisia; palkitsevien/haitallisten ja neutraalien ärsykkeiden välisten assosiaatioiden muodostamisesta (eli ehdollistumisesta) vaihtelevan pituisiin muistoihin, joista toiset kestävät sekunnin murto-osan ja toiset koko elämän.
- Käyttäytymistutkimukset ovat myös paljastaneet, miten on mahdollista tallentaa valtava määrä tietoa, joka kertyy ihmisen elämän aikana.

29.1.2024
6

6

Klassinen ehdollistuminen

- Ivan Pavlovin suorittamissa kokeissa havaittiin, kuinka neutraali ärsyke yhdistettynä ärsykeeseen, joka saa koiran reagoimaan, assosioituu reaktion aiheuttavaan ärsykeeseen. Kun assosiaatio on muodostunut, riittää pelkän neutraalin ärsykeen esittäminen vasteen aikaansaamiseksi.
- Pavlov havaitsi kokeissaan, että ruoan tarjoaminen nälkäiselle koiralle sai koiran kuolaamaan. Tätä kutsutaan ehdollistamattomaksi ärsykeeksi. Kellon soittaminen, joka oli neutraali ärsyke, ei aiheuttanut koirassa syljenerysreaktiota. Kun kelloa soitettiin juuri ennen ruoan esittämistä, koira alkoi kuolata pelkkään kellon soittoon.
- Tämä havainto johti behaviorismin syntyyn jossa käyttäytymisen ajateltiin olevan seurausta opituista assosiaatioista ja reflekseistä.

7

A. food alone (unconditioned stimulus) B. tone alone (neutral stimulus)

C. food and tone (conditioning) D. tone alone (conditioned stimulus)

Aalto University
School of Science

29.1.2024
8

8

Behaviorismi ja operantti ehdollistuminen

- Operantilla ehdollistumisella tarkoitetaan sitä, miten erilaiset palkkiot ja rangaistukset muokkaavat käyttäytymisreaktioita ärsykeisiin.
- Antamalla palkkioita käyttäytymisestä, kuten eläimen häkissä olevan vivun painamisesta, eläin oppii nopeasti kyseisen käyttäytymisen.
- Näiden kokeiden tulokset ovat myös ohjanneet ihmisen havainto- ja kognitiivisia toimintoja koskevia tutkimuksia.
- Eläinkokeissa palkkiot ovat yleensä ruokaa ja makeutettuja juomia, joista eläimet pitävät, kun taas ihmisille rahan saaminen ja sosiaalinen hyväksyntä ovat vahvoja palkkioita.
- Palkitsemisen vaikutukset käyttäytymiseen selittävät myös huume- ja alkoholi ongelmien syntyä, sillä nämä aineet stimuloivat kemiallisesti aivojen palkitsemispiirejä.

9

Opittujen käyttäytymismuotojen sammuminen

- Kun palkkio poistetaan, eläimet lopettavat hitaasti yrittämisen. Tätä kutsutaan käyttäytymisvasteen sammumiseksi. Jos palkkiota annetaan vain ajoittain, sammuminen tapahtuu hyvin hitaasti, eläimet jatkavat yrittämistä paljon pidempään kuin siinä tapauksessa, että palkkio annettiin jokaisesta vivun painalluksesta ja sitten lopetettiin.
- Nämä havainnot auttavat selittämään, miten riippuvuus kehittyi esimerkiksi uhkapelien yhteydessä: palkkio (rahan voittaminen) tapahtuu suhteellisen harvoin, ja tämä johtaa siihen, että uhkapelaajat jatkavat yrittämistä, vaikka he ovat jo menettäneet rahaa.

10

Palkkiot ja rangaistukset toimivat eri tavoin

- Rangaistukset, kuten epämiellyttävä sähköshokki, johtavat muistijälkien muodostumiseen amygdala-nimisessä etu- ja keskimmäisessä ohimolohkorakenteessa. Tämän seurauksena eläin reagoi niin sanotulla taistele-tai-pakene reaktiolla neutraalin ärsykeen esittämiseen, joka on yhdistetty sähköiskuun.
- Motivaation ja riippuvuuksien kehittymisen neuronista perustaa koskevat tutkimukset ovat hyviä esimerkkejä tutkimuskysymyksistä, joissa ehdollistamisparadigmat ovat erittäin hyödyllisiä.
- Muistijäljet, jotka muodostuvat klassisen ja operantin ehdollistumisen aikana, muodostavat pitkäaikaisen tai jopa pysyvän/elämän mittaisen muistijäljen. Tämä ei kuitenkaan ole ainoa muistin tyyppi.

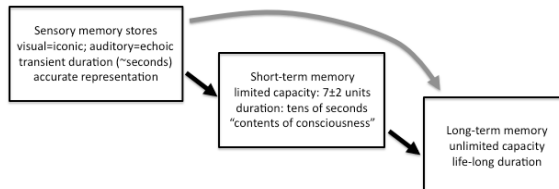
11

Ihmisen muistin kolmivaiheinen malli

- William James esitti jo 1800-luvulla, että on olemassa kaksi muistijärjestelmää, joilla on erilainen kesto ja tallennuskapasiteetti
- Hän kutsui tietoisuuden sisältöä primaarimuistiksi ja pidempikestoista ei-tietoista ja suurikapasiteettista muistitietoisien tapahtumien ja tosiasioiden tallentamista sekundaarimuistiksi.
- Kokeellinen psykologia on vienyt tätä kantaa pidemmälle erottelemalla toisistaan hyvin lyhytkestoisen aistimuistin, rajoitetun kapasiteetin lyhytkestoisen muistin ja pitkäkestoisen muistin varastot.
- Tätä mallia käytetään laajalti edelleen nykyaikaisessa kognitiivisessa neurotieteessä.

12

Ihmisen muistin kolmivaiheinen malli



13

Visuaaliset ja auditiiviset aistimuistivarastot: ikoninen ja kaikumuisti

- Ihmisen muistin kolmivaiheisessa mallissa aistiärsykkeet koodataan ensin aistimuistiin, joka säilyy hyvin rajoitetun ajan.
- Tutkimukset, joissa ensimmäisenä ehdotettiin aistimuistivarastojen olemassaoloa, tehtiin näköaistin piirissä. Numerosarjoja vilautettiin lyhyen ajan (500 ms), minkä jälkeen seurasi peittävä ärsyke.
- Näissä olosuhteissa koehenkilöt pystyivät muistamaan vain muutamia esitetyistä numeroista, koska peittävä ärsyke esti heitä käyttämästä verkkokalvon jälkikuvia muistamisen apuna.

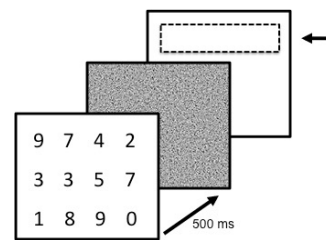
14

Visuaaliset ja auditiiviset aistimuistivarastot: ikoninen ja kaikumuisti

- Kun koehenkilöille osoitettiin nuolella, että heidän oli raportoitava tietyt näytön osat jokaisen esityksen yhteydessä, he pystyivät osittain muistamaan koko numerosarjan.
- Tätä pidettiin todisteena siitä, että aistimuisti pitää sisällään koko numerosarjan, mutta sen kesto on niin rajallinen, että koehenkilöt eivät ehdi palauttaa kaikkea mieleensä.
- Yleisesti oletetaan, että visuaalinen aistimuisti, johon usein viitataan myös ikonisena muistina, pitää sisällään tarkan ja hyvin lyhytkestoisen representaation fyysisistä visuaalisen ärsykkeen piirteistä (oletetaan, ettei aistimuisti pidä sisällään semanttista tietoa).

15

Visuaaliset ja auditiiviset aistimuistivarastot: ikoninen ja kaikumuisti



16

Visuaaliset ja auditiiviset aistimuistivarastot: ikoninen ja kaikumuisti

- Kuulomodaliteetissa on tehty tutkimuksia, joissa ääniärsykeitä esitetään taustalla, kun koehenkilöt suorittavat toista tehtävää, kuten kirjan lukemista. Sitten koehenkilöitä pyydetään välillä muistamaan viimeksi esitetty ääniärsyke.
- Näiden tutkimusten perusteella on päätelty, että kuuloaistimuistin kesto on jonkin verran pidempi kuin ikonisen muistin, kestäen useita sekunteja.
- Jos kuitenkin käytetään maskeriärsykeitä analogisesti ikonista muistia koskevien tutkimusten kanssa, arvioitu auditiivisen aistimuistin kesto on paljon lyhyempi.

17

Visuaaliset ja auditiiviset aistimuistivarastot: ikoninen ja kaikumuisti

- Käyttäytymistutkimusten perusteella on myös ehdotettu, että aistimuistijärjestelmät koostuvat hyvin lyhytkestoisista (noin 500 ms:n luokkaa) erittäin tarkoista fyysisten ärsykkeiden ominaisuuksien representaatioista sekä kuulo- että näkömodaliteeteissa ja pidempikestoisesta (sekunneista kymmeneen sekunteihin) lyhytkestoisesta muistista, joka säilyttäisi abstraktimpaa tietoa ärsykeistä.
- Konkreettisenä esimerkkinä siitä, miten kaikumuistia hyödynnetään arkielämässä, on se, että kesken sanomalehden lukemisen pystyy muistamaan pari viimeistä sanaa siitä, mitä samaan aikaan auki olevassa television uutislähetyksessä sanottiin.

18

Lyhytkestoinen muisti

- Muistin koodausvaihtetta, joka seuraa aistimuistia, kutsutaan lyhytkestoiseksi muistiksi.
- Lyhytkestoinen muisti eroaa aistimuistivarastoista myös siinä, että sen kapasiteetti rajoittuu 7 ± 2 "kohteeseen". Muistin representaatiot (tai kohteet) ovat myös luonteeltaan semanttisia, toisin kuin aistimuistin oletettavasti tallentamat fyysiset ominaisuudet.
- Lyhytkestoisen muistin muistin kohteet riippuvat yksilön semanttisesta tietämyksestä. Henkilölle, joka ei ole koskaan aikaisemmin kuullutkaan henkilökohtaisista tietokoneista, kirjaimet "PC" ovat kaksi kohdetta, kun taas tietokoneen käyttöä paremmin osaaville henkilöille nämä kirjaimet muodostavat yhden lyhytkestoisen muistin kohdan.
- Asiantuntijoiden on helpompi käsitellä suuria tietomääriä - heille lyhytkestoisen muistin kohteet ovat laajempia konstruktioita

19

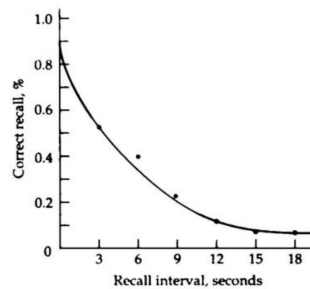
Lyhytkestoinen muisti

- Lyhytkestoisen muistin representaatiot ovat pitkäikäisempiä kuin aistimuistin representaatiot. Ne kestävät useita sekunteja tai kymmeniä sekunteja, ja jos koehenkilöt toistavat muistettavaa ainesta mielessään, ne voivat säilyä paljon pidempään.
- Lyhytkestoisen muistin kestoa on tutkittu mm. testin avulla, missä esitetään merkityksettä konsonanttigrammeja (esim. "SWK"). Näitä seuraa satunnainen numero, josta koehenkilöiden tehtävänä on laskea alaspäin kolmen askeleen askelin (esim. jos annetaan 379, koehenkilöiden on laskettava "376, 373, 370...").
- Takaperin laskemisen tarkoituksena on estää koehenkilöitä toistamasta mielessään kolmea muistettavaa konsonanttia. Koehenkilöä pyydetään joko 3, 6, 9, 12, 15 tai 18 sekunnin kuluttua raportoimaan konsonanttigrammin.

20

Lyhytkestoinen muisti

- Näin voidaan laskea keskimääräinen unohtumisaste muistamiseen kuluvan ajan funktiona. On osoitettu, että vaikka yli puolet tehtävistä muistetaan kolmen sekunnin kuluttua, trigrammien osuus muistetuista tehtävistä on 15 prosentin luokkaa 18 sekunnin viiveen jälkeen.



21

Lyhytkestoinen muisti

- Toinen unohtamisnopeutta koskeva tietolähde on peräisin tutkimuksista, joissa koehenkilöiden tehtävänä on ollut palauttaa mieleen heille esitettyjä luetteloita. Pidempien luetteloiden kohdalla on havaittu, että luettelon ensimmäiset yksi tai kaksi kohtaa ja muutama viimeinen kohta muistetaan tarkimmin.
- On arveltu, että tämä johtuu siitä, että pari ensimmäistä kohdetta on luettu ja siirretty pitkäkestoiseen muistiin, kun taas luettelon loppupuolella olevat kohdat voidaan palauttaa mieleen lyhytkestoisesta muistista.

22

Lyhytkestoinen muisti

- Ns. Sternbergin tehtävässä on tutkittu, miten asiat palautuvat lyhytkestoisesta muistista (Sternberg, 1966). Tässä tehtävässä koehenkilöille esitetään ensin kirjainjono. Sitten esitetään kohdekirjain ja kysytään, oliko se muistettavien kohteiden joukossa.
- Vastaamisen nopeus ei riipu kohdekohteen sijainnista luettelossa, vaan ainoastaan muistissa olevan kirjainjonon pituudesta. Näin ollen haku ei lopu kohdekirjaimen löytyessä. Tässä tehtävässä muistihakunopeus näyttää olevan 25-30 symbolia sekunnissa.
- Nämä tutkimukset ovat hyviä esimerkkejä siitä, miten käyttäytymistestejä ja reaktioaikamittauksia on käytetty muistitoimintojen tutkimiseen.

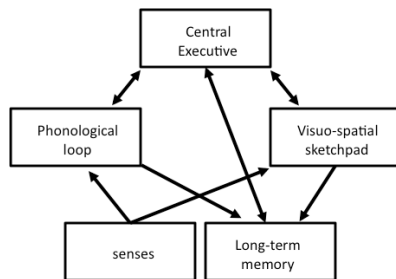
23

Työmuistimalli

- Merkittävin ero lyhytkestoisen muistin ja Baddeleyn työmuistin käsitteiden välillä on se, että työmuistimallissa oletetaan sekä aistitiedon että pitkäkestoisesta muistista haetun tiedon aktiivinen käsittely.
- Työmuistimalli koostuu keskushallintoyksiköstä, joka käyttää kahta alajärjestelmää, joita kutsutaan visuaalis-avaruudelliseksi luonnostelualueeksi ja fonologiseksi silmukaksi.
- Mallissa keskusjohtajärjestelmän ajattelaa reagoivan sekä aisteista että pitkäkestoisesta muistista tulevan tiedon suodattamiseen näihin kahteen osajärjestelmään (ja aktiiviseen tiedonkäsittelyyn näissä kahdessa osajärjestelmässä).

24

Työmuistimalli



25

Työmuistimalli

- Aritmeettisten ongelmien ratkaiseminen on hyvä esimerkki tarpeesta manipuloida aktiivisesti tietoa tajunnanvirrassa ja myös työmuistin luonnostaan rajallisen kapasiteetin aiheuttamista vaikeuksista.
- Toinen arkipäiväinen esimerkki on puhelinnumeron toistaminen työmuistissa, kunnes numeron saa soitettua. Mallissa fonologinen silmukka käsittelee verbaalista tietoa (kuten sanoja, lauseita, verbaalisia käsitteitä) ja visuo-spatiaalinen luonnostelualue ei-verbaalista tietoa, kuten reittejä ajettaessa kaupungilla ja visuaalisia mielikuvia.

26

Pitkäkestoinen muisti

- Pitkäkestoinen muisti vastaa valtavien tietomäärien jopa elinikäisestä tallentamisesta.
- Episodista muistia (eli muistia itselle sattuneista elämäntapahtumista) ja semanttista muistia (yleistä tietoa maailmasta) kutsutaan yhdessä deklarativiseksi muistiksi.
- Ei-deklarativisella muistilla puolestaan tarkoitetaan sekä proseduraalista muistia (eli motoristen taitojen, kuten polkupyörällä ajamisen, oppimista) että sensorista oppimista (esim. kahden soittimen erottamisen oppimista).
- Jälkimmäisen on osoitettu liittyvän aistiaivokuoren reseptiivisen kentän muutoksiin, jotka mahdollistavat tiettyjen äänien erottamisen.

27

Pitkäkestoinen muisti

- Hippokampus on keskeinen anatominen rakenne episodisen ja semanttisen tiedon vakiinnuttamisessa pitkäkestoiseen muistiin.
- Vaikka pitkäkestoisen muistin neuraalisia mekanismeja ei tunneta tarkkaan, oletetaan yleisesti, että aivojen synaptisten voimakkuuksien muutokset, jotka muuttavat tapaa, jolla signaali kulkee neuroniverkostoissa, ovat pitkäkestoisen muistin taustalla.
- Mutta miten on mahdollista, että meillä on laaja, koko elämän mittainen varastointi kaikesta siitä tiedosta, jonka olemme kohdanneet tai josta olemme oppineet elämämme aikana? Avain tämän ymmärtämiseen on se, että tietoa sekä tallennetaan että haetaan skeemoiksi kutsuttujen muistirakenteiden avulla.

28

Skeemat pitkäkestoisessa muistissa

- Eräissä tutkimuksissa koehenkilöt menivät jatko-opiskelijan työhuoneeseen tai päiväkotiin. Sen jälkeen heitä pyydettiin palauttamaan mieleen huoneessa olleet esineet.
- Muistamiselle oli ominaista kaksi periaatetta. Ensinnäkin kullekin ympäristölle tyypilliset esineet, kuten toimistossa olevat puhelimet, muistettiin, vaikka toimistossa ei olisi ollut puhelimia. Toiseksi, hyvin epätyypilliset, mutta havaittavissa olevat esineet, kuten toimistossa hyllylle tai pöydälle asetettu pääkallo, muistetaan hyvin.
- Pitkäaikaismuistiin tallentuu vain tietyt merkittävät avaintekijät kustakin elämäntapahtumasta. Tietyn elämäntapahtuman muistaminen on tällöin pikemminkin rekonstruktio, joka perustuu yleiseen tietämykseen ja muutamiiin merkittäviin yksityiskohtiin, kuin jokaisen yksityiskohtien tarkka muistaminen.

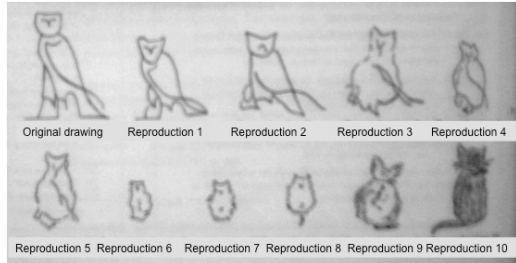
29

Skeemat pitkäkestoisessa muistissa

- Nämä havainnot heijastavat muistin rekonstruktivista luonnetta. Eräissä tutkimuksissa koehenkilöt lukivat intiaanien tarinan aaveista ja kertoivat tarinan uudelleen. Koska koehenkilöiden kulttuuritustat vaihtelivat, he muuttivat, lisäsivät ja jättivät pois tarinan yksityiskohtia, koska he eivät ymmärtäneet tarinan tiettyjä näkökohtia.
- Toinen esimerkki muistin rekonstruktivisesta luonteesta ovat tutkimukset, joissa koehenkilöitä on pyydetty toistamaan piirros viiveellä. Jäljennetty piirros näytetään sitten toiselle koehenkilölle, joka muistaa sen ja piirtää sen viiveen jälkeen. Kun tämä toistetaan useilla koehenkilöillä, muistin rekonstruktivinen luonne paljastuu helposti: alkuperäinen piirros muuttuu piirroksen skeema-ohjatun muistamisen perusteella, kun koehenkilöt toistavat piirrosta.

30

Skeemat pitkäkestoisessa muistissa



31

Tiedon semanttisen tason prosessointi parantaa muistamista

- Onnistunutta muistin koodausta ennustavia tekijöitä on tutkittu tehtävillä, joissa koehenkilöt käsittelevät verbaalista aineistoa käyttäen erilaisia strategioita.
- Esim. Sanaluettelon osalta piti joko 1) kertoa, oliko sanat kirjoitettu isoilla kirjaimilla vai ei, 2) kertoa, rimmautuivatko sanat keskenään, tai 3) arvioida sanoja semanttisesti (esim. "lentääkö se").
- Tämyntyyppisissä käsittelytasokokeissa sanaluettelo palautuu parhaiten mieleen silloin, kun sanoja on käsitelty semanttisesti, ja huonoiten silloin, kun käsittely on ollut hyvin pinnallista, esimerkiksi kun on vain kerrottu, onko sana kirjoitettu isoilla kirjaimilla vai ei

32

Tiedon semanttisen tason prosessointi parantaa muistamista

- Aivokuvantamistutkimuksissa havaittiin prefrontaalisen aivokuoren aktiivuuksia syvällisen (semanttisen tason) prosessoinnin aikana ja kohentunutta kohteiden muistamista.
- Semanttisen tason prosessoinnin lisäksi tunteet parantavat myös muistin koodausta, mutta ensisijaisesti sellaisten yksityiskohtien, jotka liittyvät emotionaalisen tapahtuman keskipisteeseen.
- On mahdollista, että amygdalan ja hippokampuksen tiheä keskinäinen kytkettyneisyys on tämän vaikutuksen taustalla.

33

Hypnoosi ja pitkäkestoisen muistin kapasiteetti

- Joskus on väitetty, että hypnoosituksissa ihmiset pystyisivät tuottamaan erittäin yksityiskohtaisia muistoja ja että muistin koodaus olisi siten erittäin tehokasta ja että muistamattomuus johtuisi lähinnä muistin palauttamisen ongelmista.
- Kriittisessä tutkimuksessa koehenkilöille näytettiin kuitenkin ensin lyhyt elokuva auto-onnettomuudesta. Sitten heiltä kysyttiin hypnoosissa ja normaalitilassa, mikä oli auton rekisterinumero. Normaalityössä koehenkilöt sanoivat, etteivät he pysty muistamaan rekisterinumeroa, mutta hypnoosissa koehenkilöt muistivat rekisterinumeron.

34

Hypnoosi ja pitkäkestoisen muistin kapasiteetti

- Rekisterikilven numeroa ei kuitenkaan koskaan näytetty elokuvassa. Tämä esimerkki osoittaa, miten koehenkilöt siirtyvät hypnoosissa mielentilaan, jossa heidän kykynsä arvioida, ovatko muistot oikeita, on heikentynyt, ja näin ollen heidän muistamansa on konfabulaatioita, joita esim. myös prefrontaalisen aivokuoren vaurioista kärsivät potilaat tuottavat.
- Nämä havainnot tukevat myös näkemystä, jonka mukaan pitkäkestoinen muisti ei tallenna yksityiskohtaisia kertomuksia elämäntapahtumista, vaan pikemminkin muutamia merkittäviä yksityiskohtia, joita sitten hyödynnetään yhdessä skeemoihin perustuvan yleisen tietämyksen kanssa tällaisista tapahtumista muistojen rekonstruoinniseksi.

35

Onko unohtamisessa kyse muistijälkien hiipumisesta vai häirinnästä?

- Unohtaminen on innoittanut huomattavan paljon tutkimusta. Yhden varhaisimmista käyttäytymistutkimuksista ihmisen muistista ja unohtamisen nopeudesta teki Herman Ebbinghaus vuonna 1885.
- Hän käytti itseään koehenkilönä, laati listoja pseudosanoista, jotka koostuivat satunnaisista kirjainjonoista, joilla ei ollut mitään semanttista merkitystä, ja testasi sitten hänen kykyään muistaa listat eri viiveillä.
- Ebbinghaus havaitsi, että unohtumisnopeus on melko nopeaa, että muistaminen on parempaa yön yli nukutun yön jälkeen ja että opetteltävien luetteloiden määrällä on merkittävä vaikutus unohtumisnopeuteen.

36

Onko unohtamisessa kyse muistijälkien hiipumisesta vai häirinnästä?

- Yksi keskeisimmistä muistista unohtumista koskevista kysymyksistä onkin ollut se, häviääkö tieto pitkäkestoisesta muistista muistijälkien hiipumisen vaiko muun muistiaineen häiritsevän vaikutuksen takia.
- Jälkimmäinen tarkoittaa sitä, että merkityksellistä tietoa ei löydy, koska samankaltaista päällekkäistä tietoa on liikaa.
- On esimerkiksi mahdollista muistaa vuosienkin kuluttua, mitä söi aamiaiseksi hotellissa, jossa on käynyt vain kerran aiemmin, mutta on mahdotonta kertoa, mitä söi lounaaksi kolme kuukautta sitten paikallisessa kahvilassa, jossa syö päivittäin.

37

Onko unohtamisessa kyse muistijälkien hiipumisesta vai häirinnästä?

- Toinen osoitus siitä, että unohtaminen saattaa johtua pääasiassa häirinnästä, saadaan tutkimuksista, joissa kontekstisidonnaisten vihjeiden on osoitettu auttavan muistamista.
- Esimerkiksi sukeltajat muistavat paremmin veden alla oppimansa asiat sukeltaessaan kuin pinnalla ollessaan.
- Samoin on mahdollista, että ihmisen kasvaessa muuttuvat olosuhteet (kaikki muuttuu pienemmäksi suhteessa omaan itseensä, ajatteluprosessit kehittyvät ja antavat erilaisen näkökulman asioihin), selittävät sen, miksi lapsuudesta voidaan muistaa niin suhteellisen vähän yksityiskohtia.

38

Muistin aivoperusta

39

Retrogradinen amnesia

- Kyvyttömyyttä muistaa tapahtumia, jotka tapahtuivat ennen aivovammaa tai aivotärähdyistä, kutsutaan retrogradiseksi muistinmenetykseksi eli amnesiaksi.
- Tyypillisesti retrogradinen muistinmenetyksen ilmenee päävamman ja tajunnan menetyksen jälkeen, ja se voi aluksi ulottua viikkoja, kuukausia tai jopa vuosia taaksepäin onnettomuushetkestä. Usein kyse on kuitenkin vain muistista itselle sattuneista tapahtumista, joita kutsutaan episodiseksi muistiksi.
- Takautuvassa muistinmenetyksessä ei useinkaan ole vaikutusta asioihin liittyvään tietämykseen, kuten saksen ja sen, mitä niillä voi tehdä, mitä kutsutaan semanttiseksi muistiksi. Myöskään proseduraalinen muisti (eli taidot, kuten taito ajaa pyörällä tai neuloa) eivät katoa retrogradisessa muistinmenetyksessä.

40

Retrogradinen amnesia

- Toivuttaessa muistot, jotka ovat kauimpana onnettomuusajankohdasta, palautuvat ensin. On kuitenkin tyypillistä, että juuri ennen onnettomuutta tapahtuneita tapahtumia ei koskaan palauteta mieleen.
- Tästä havainnosta on päätelty, että muistojen vahvistuminen kestää jonkin aikaa, tyypillisesti kymmenistä minuuteista muutamaan tuntiin, ja ne muistot, jotka eivät ole vahvistuneet ennen trauman tapahtumista, voivat kadota pysyvästi.
- Hippokampuksen sähköinen stimulaatio häiritsee pitkäkestoiseen muistiin tallentumista ja aiheuttaa retrogradista muistinmenetystä. Muistoja ei kuitenkaan tallenneta hippokampukseen, sillä hippokampuksen vaurioituminen ei välttämättä johda hankittujen muistojen katoamiseen.

41

Muistitaltiot ovat hajautettuja

- Ei tiedetä tarkkaan, minne muistot tallentuvat aivoissa, mutta on kuitenkin laajalti vallalla oleva käsitys, että muistot koodataan synaptisten voimakkuuksien muutoksina, jotka jakautuvat eri puolille aivoja.
- Vertailun vuoksi tätä on joskus verrattu vuoren rinteessä oleviin painaumiin, joita vesivirrat tekevät sateen sattuessa. Kun taas sataa, vesi virtaa samojen uurteiden läpi.
- On hyvin järkevää tallentaa tietoa hajautetusti sen sijaan, että jokaiselle muistille osoitettaisiin aivoissa oma yksikkö. Hajautettua koodia käyttämällä on mahdollista esittää useampia asioita.

42

Muistitaltiot ovat hajautettuja

- Oletetaan, että on olemassa 16 muistiyksikön joukko. Jos jokaiselle niistä olisi annettu yksilöllinen muisti, voitaisiin esittää vain 16 muistoa. Jos kuitenkin käytetään hajautettua koodia, jossa "on"- ja "off"-elementtien kuvio koodaa muistin kuvan mukaisesti, voidaan representoida jopa 65536 muistoa.
- Tällä hetkellä uskotaan, että tämä ei koske ainoastaan pitkäkestoista muistia, vaan hajautetut representaatiot saattavat olla myös sensoristen ja lyhytkestoisten muistirepresentaatioiden taustalla



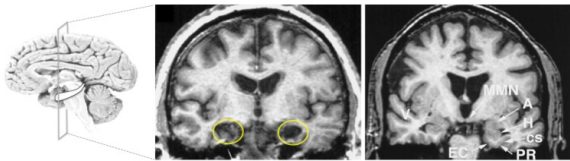
43

Hippokampuksen vaurio johtaa anterogradiseen amnesiaan

- Vaikka hippokampuksen vaurio ei (usein) aiheuta retrogradista muistinmenetystä, toisenlainen muistinmenetys johtuu tämän keskimäisen ohimolohkon rakenteen vaurioitumisesta. Tunnetulta potilaalta H.M.:ltä poistettiin hippokampus molemmin puolin epilepsian kirurgisena hoitona.
- Vaikka hän pystyi muistamaan asioita, jotka olivat tapahtuneet useita vuosia ennen vaurioita (viimeisten kolmen vuoden aikana tapahtuneet tapahtumat hävisivät hänen muististaan), H.M. ei kyennyt muodostamaan uusia muistoja.

44

Hippokampuksen vaurio johtaa anterogradiseen amnesiaan



45

Hippokampuksen vaurio johtaa anterogradiseen amnesiaan

- Esim. vain muutama minuutti sen jälkeen, kun H.M. oli puhunut jonkun kanssa, hän ei muistanut tavanneensa kyseistä henkilöä koskaan aikaisemmin. Hän ei myöskään kyennyt jatkamaan mitään keskustelua, koska hän unohti nopeasti, mitä oli aiemmin sanottu.
- Hän kuvaili oloaan hämmentyneeksi "kuin heräisi unesta..."
- Tällaista muistinmenetystä, jossa onnettomuutta edeltävät tapahtumat palautuvat mieleen, mutta onnettomuuden jälkeisiä tapahtumia ei muisteta, kutsutaan anterogradiseksi muistinmenetykseksi.

46

Hippokampuksen vaurio johtaa anterogradiseen amnesiaan

- Vaikka H.M. menetti kykynsä koodata episodisia muistoja, hänen proseduraalinen muistinsa näytti säilyvän suhteellisen muuttumattomana.
- Kun H.M. opetteli uutta aistinvaraisesti-motorista taitoa, piirroksen kopiointia, kun hän näki kätensä ja piirroksen vain peilin kautta, hänellä oli suhteellisen normaali oppimiskäyrä.
- Hänen muistiongelmalleen oli kuitenkin tyypillistä, että hän ei yhdenkään harjoituskerran aikana muistanut, että olisi suorittanut tehtävän aikaisemmin. Tämä osoittaa, että taitojen oppiminen ja episodisten muistojen koodaaminen ovat erillisiä hermostollisia prosesseja.

47

Hippokampuksen vaurio johtaa anterogradiseen amnesiaan

- Vasemman hippokampuksen vauriot näyttävät aiheuttavan verbaaliseen ja kielelliseen materiaaliin liittyviä muistihäiriöitä, kuten kuultujen tarinoiden muistamisen häiriöitä.
- Oikeanpuoleisen hippokampuksen vauriot puolestaan aiheuttavat muistihäiriöitä, jotka liittyvät tilojen muistamiseen, kuten puutteita kyvyssä muistaa, miten suunnistaa tuntemattomassa ympäristössä, kuten toimistorakennuksessa tai kaupungissa, jossa ei ole aiemmin käynyt.
- Vaikka molemminpuolinen hippokampuksen vaurio johtaa anterogradiseen muistinmenetykseen, yksipuolinen vaurio johtaa heikentyneeseen kykyyn lujittaa erityyppisiä muistoja.

48

Pitkäkestoinen potentiaatio hippokampuksessa

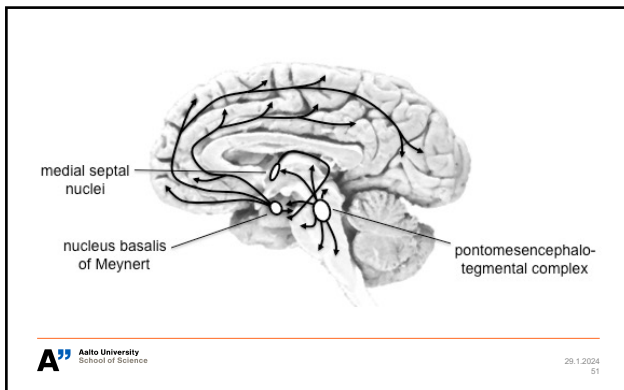
- Neurofysiologisella tasolla on ilmiö nimeltä pitkäaikainen potentiaatio, joka havaittiin ensin hippokampuksessa, mutta jota on sittemmin kuvattu myös muissa rakenteissa, kuten amygdalassa.
- Hippokampuksen pitkäaikaispotentiaatio tapahtuu, kun pre- ja postsynaptisten neuronien synkroninen depolarisaatio tapahtuu N-metyyli-D-aspartaattireseptorien glutamatergisen aktivaation kautta, mikä johtaa kemiallisiin muutoksiin, jotka vahvistavat neuronien välisiä synaptisia yhteyksiä. <https://www.youtube.com/watch?v=mHgPfxHzJE>
- Pitkäaikaispotentiaatiota on tutkittu laajasti muistinmuodostuksen mahdollisena neuroaalisena korrelaattina ja sen katsotaan olevan synaptisen plastisuuden taustalla yleisemminkin

49

Asetyylikoliini ja muistiin tallentuminen

- Anterogradinen muistinmenetyks voidaan aiheuttaa myös muskariniinisiä asetyylikoliinireseptoreita salpaavilla lääkkeillä.
- Meynertin vyutumakkeesta lähtevien asetyylikolinergisten ratojen vaurioita on pidetty Alzheimerin taudissa esiintyvän anterogradisen amnesian taustalla olevana mekanismina.
- Lääkkeet, jotka lisäävät asetyylikolinin määrää synapseissa, eli asetyylikoliinierastaasin estäjät, lievittävät muistihäiriöitä AD potilailla.
- Asetyylikoliinin rooli ei kuitenkaan rajoitu episodisten muistojen konsolidointiin, vaan eläinkokeet viittaavat siihen, että myös aistien tasolla tapahtuva oppiminen (esim. kahden soittaminen toisistaan erottamaan oppiminen) on riippuvainen nousevista kolinergisistä syötteistä

50



51

Muistin ongelmat otsalohkovauriossa

- Muistisairauksia, joissa muistojen palauttaminen on vaikeaa, esiintyy usein myös aivojen otsalohkojen vaurioiden jälkeen.
- Näiden alueiden vaurioituminen ei näytä häiritsevän muistin vakiinnuttamista sinänsä, mutta heikentynyt kyky käyttää mnemoniikkaa (eli oppimista tukevia muistihavainnoista ja muistiinpanostrategioita) sekä koodauksen että muistin palauttamisen aikana aiheuttaa muistivaikeuksia
- Tätä on tutkittu vertailemalla sitä, missä määrin potilaat pystyvät palauttamaan mieleensä ärsykeitä tai tapahtumia muistivihjeiden avulla, verrattuna siihen, missä määrin he pystyvät muistamaan ilman heille annettuja muistivihjeitä

52

Muistin ongelmat otsalohkovauriossa

- Lisäksi joillakin prefrontaalisen aivokuoren vaurioituneilla potilailla on silmiinpistävä se, että he eivät pysty arvioimaan, mitkä muistot ovat todellisia ja mitkä ovat mielikuvituksen tuotteita, joita ei ole koskaan oikeasti tapahtunut.
- Tätä kutsutaan konfabulaatioksi, ja se kuvattiin ensimmäisen kerran alkoholistipotilailla (Korsakoff, 1889), joilla pitkäaikainen juominen yhdessä tiamiinin puutteen kanssa johtaa otsalohkovaurioon.
- Konfabulaatio ilmenee siten, että potilaat kertovat vilkkaasti heille sattuneista tapahtumista, jotka kriittisesti tarkasteltuna osoittautuvat väärin muistoiksi.

53

Muistin ongelmat otsalohkovauriossa

- Neuropsykologisissa testeissä muistia voidaan arvioida kertomalla potilaille lyhyitä tarinoita, jotka heidän on palautettava mieleen sekä välittömästi että 20-30 minuutin viiveellä ilman ennakkovaroitusta.
- Muistiin tallentumista arvioidaan välittömän ja viivästyneen muistamisen välisenä erona, erityisesti siinä, kuinka monta tarinan kriittistä osaa muistetaan.
- Konfabulaatio ilmenee tällaisissa testeissä siten, että tarinaan lisätään uusia elementtejä ja tarinan juonta muutetaan huomattavasti ilman, että potilas on tietoinen muistojen vääränlaisesta luonteesta.

54

Muistin ongelmat otsalohkovauriossa

- Otsalohkopotilailla on usein ongelmia arvioida muistojen ajallista järjestystä: He saattavat muistaa, että tietty tapahtuma on tapahtunut, mutta eivät pysty sanomaan oikein, milloin se on tapahtunut.
- Heillä on vaikeuksia sijoittaa muistoja oikeaan asiayhteyteen, esimerkiksi muistaa, missä he ovat tavanneet jonkun henkilön aiemmin.
- Prefrontaalisilla aivokuorialueilla on todettu olevan lisäksi keskeinen rooli prospektiivisen muistin toiminnassa (eli "muistan muistaa tehdä jotakin")

55

Muistin ongelmat otsalohkovauriossa

- Yksi varsin mielenkiintoinen havainto otsalohkovauriopotilailla ovat vaikeudet vapautua proaktiivisesta estosta.
- Kun terve ihminen joutuu opettelemaan tietyn kategorian muistitietoja, kuten ruokakauppaluetteloita, jossain vaiheessa edeltävien luetteloiden kohteet alkavat häiritä muistamista.
- Siirryttäessä toiseen muistettavien kohteiden kategoriaan, kuten rautakauppaluetteloihin, ruokakauppaluettelon kohteet lakkaavat häirtsemästä. Tätä ilmiötä kutsutaan vapautumiseksi proaktiivisesta estosta/häirinnästä.
- Otsalohkovaurioituneilla potilailla tätä ei tapahdu, koska ruokakauppaluettelon kohteet tunkeutuvat edelleen rautakauppaluetteloihin.

56

Ärsykekohtainen sopeutuminen tukee aistimuistia

- Aistiaivokuoren alueet ovat elintärkeitä aistimuistille, sillä aistiaivokuoren vaurioituminen johtaa siihen, että kyky tietoisesti havaita kyseisen aistimodaalin ärsykeitä häviää.
- Neurokuvantamistutkimukset ovat antaneet näyttöä aistimuistin hermostollisesta perustasta aistiaivokuoren sisällä: neuronit, jotka reagoivat tiettyihin ärsykkeiden ominaisuuksiin, kuten äänen taajuuteen, voimakkuuteen tai tiettyyn äänne- tai äänneasuluokkaan, vaimennetaan ohimenevästi kyseisen ominaisuuden esiintymisen jälkeen. Tätä ilmiötä kutsutaan ärsykespesifiseksi adaptaatioksi joka voi johtua synaptisesta depressiosta ja lateraali-inhibitiosta

57

Ärsykekohtainen sopeutuminen tukee aistimuistia

- Eläinmalleissa on osoitettu, että kuuloaivokuorella on jatkumo hermosolujen vaimentumisen aikavakioista, jotka vaihtelevat kymmenistä millisekunneista kymmeniin sekunteihin.
- Lisäksi on osoitettu, että vaimentumisesta palautumisen nopeus korreloi auditiivisen aistimuistin keston kanssa ihmisillä.
- Yhdessä nämä eri tutkimuslinjat viittaavat siihen, että aistiärsykkeiden aiheuttama hermosolujen vaimentuminen aistiaivokuoren alueilla voisi olla aistimuistin taustalla

58

Työmuistin hermostollinen perusta

- Apinoiden prefrontaalisella aivokuorella on neuroneja, jotka laukovat jatkuvasti viiveen aikana ns. matching-to-sample tehtävässä. Tämän viiveajan laukomisen on ajateltu olevan perusta kohdeobjektin edustuksen ylläpitämiselle työmuistissa.
- Ihmisillä orbitofrontaalisen aivokuoren aktiivisuuden on havaittu liittyvän merkityksellisen tiedon valintaan työmuistiin
- Työmuistin osalta aivovauriopotilailla vasemmanpuoleisen supramarginaalisen poimun ja premotorisen aivokuoren vaurioiden on raportoitu aiheuttavan puutteita fonologisessa silmukassa, kun taas oikeanpuoleisten posterioristen parietaalisten alueiden vaurioiden on raportoitu aiheuttavan visuaalis-lilallisen työmuistikomponentin häiriötä

59

Muisti: yhteenvetoa

- Ihmisen muisti on monitahoinen ilmiö, jonka taustalla on erilaisia hermomekanismeja
- Kyky tallentaa muistoja ja oppia uusia kykyjä palvelee ensisijaisesti selviytymistä ja tulevaisuuden ennustamista; sen perusteella, mitä ihminen tietää menneistä tapahtumista hän voi ennustaa mitä seuraavaksi tapahtuu.
- Tämä auttaa ihmistä välttämään vaarallisia tilanteita tai valmistautumaan niihin ja nyky maailmassa mahdollistaa sujuvan vuorovaikutuksen muiden yhteiskunnan jäsenten kanssa.
- Muistikykynsä menettäneiden potilaiden avuttomuus korostaa muistitoimintojen elintärkeää merkitystä.

60

Aivojen muovautuvuus

- Aivojen toiminnallinen organisaatio, johtuu tavasta jolla aivot ovat sopeutuneet ympäristön vaatimuksiin ja yksilön tehtäviin, jotka pysyvät suurimmaksi osaksi melko vakioina koko elämän ajan.
- Aivojen toiminnallinen organisaatio on sopeutumisprosessin lopputulos, joka heijastaa kaikkia niitä taitoja, jotka ihminen on oppinut selviytyäkseen parhaiten ympäristöstään.
- Näin ollen niin kauan kuin ympäristö ja yksilön tehtävät ja tavoitteet pysyvät samoina, myös aivojen toiminnallinen organisaatio pysyy vakaana.

61

Aivojen muovautuvuus

- Ympäristön muuttuessa, kuten muuttettaessa toiseen maahan, jossa on täysin erilainen kulttuuri ja kieli, aistin (esim. näkö tai kuulo) vaurioituu tai kun toiminnalliset hermoverkostot muuttuvat esimerkiksi aivohalvauksen tai muun aivovaurion seurauksena, aivojen on yhtäkkiä sopeuduttava uudelleen.
- Tämän seurauksena aivojen toiminnallisessa organisaatiossa tapahtuu muutoksia, joista osa tapahtuu nopeasti, muutamassa minuutissa, ja osa päivien, viikkojen ja kuukausien aikana.
- Joissakin tapauksissa nämä muutokset ovat laajoja, ja joissakin toisissa tapauksissa ne ovat melko hienovaraisia.
- Näitä muutoksia kutsutaan aivojen muovautuvuudeksi

62

Aivojen muovautuvuus

- Plastisuuden eri muodot voidaan määritellä sen mukaan, miksi uudelleen sopeutumista tarvitaan, ja sen mukaan, missä kehitysvaiheessa aivot kehittyvät tai aikuisen aivot oppivat tai oppivat uudelleen.
- Kehittyvät aivot ovat paljon plastisemmat kuin aikuisten aivot. Kehityksellisellä plastisuudella tarkoitetaan nopeaa toiminnallista organisoitumista, joka tapahtuu, kun kehittyvä hermosto alkaa sopeutua ympäristöönsä.
- Esimerkiksi on olemassa tiettyjä ajanjaksoja, joita kutsutaan herkeiksi ajanjaksoiksi ja joiden aikana tiettyjen taitojen, kuten kielen, oppiminen on helpompaa kuin muina aikoina.

63

Aivojen muovautuvuus

- Toisaalta aivojen toiminnallisen arkkitehtuurin voimakasta uudelleenorganisoitumista on havaittu, kun aistitieto menetetään esimerkiksi sokeuden, kuurouden tai raajan menettämisen vuoksi. Tätä kutsutaan myös aktiivisuudesta riippuvaiseksi plastisuudeksi, koska ärsykkeeseen liittyvä aktiivisuus muuttuu voimakkaasti.
- Kolmas plastisuustutkimustyyppi on havainto- tai aistioppiminen, esimerkiksi kun opitaan erottamaan vieraan kielen foneemeja toisistaan. Tämä mahdollistuu hyvin hienojakoisella toiminnallisella uudelleenorganisoitumisella, joka tapahtuu aistivokuaerialueilla.

64

Aivojen muovautuvuus

- Aivovaurion jälkeen hermoston haasteena on sopeutua jäljelle jäävän hermokudoksen avulla uudelleen ympäristössä selviytymiseen sen jälkeen, kun aiemmin opitut taidot ja prosessointikapasiteetti on yhtäkkiä menetetty.
- Näiden erityyppisten pitkäkestoisten tai jopa pysyvien plastisten muutosten lisäksi nopealla (tai lyhytaikaisella) plastisuudella tarkoitetaan toiminnallista uudelleenorganisoitumista, joka tapahtuu hyvin nopeasti, muutamassa sekunnissa tai minuutissa. Erityisen mielenkiintoiseksi lyhytaikaisen plastisuuden tekee se, että jotkut nopeat muutokset hermosolujen herkkyydessä näyttävät jäävän voimaan, mikä mahdollistaa havainto- ja aistioppimisen.

65

Kehityksellinen plastisiteetti

- Ihmisen kehittyvät aivot ovat erittäin plastiset. Tämän varjopuolena on se, että kehittyvä ihminen on muihin lajeihin verrattuna käytännössä avuton ja vailla selviytymiseen tarvittavia taitoja ensimmäisten elinvuosiensa ajan. Muut lajit, joilla on monia synnynnäisiä kykyjä, pystyvät toimimaan ympäristössään vain minuutteja tai tunteja syntymän jälkeen.
- Aivojen suuren plastisuuden antama etu on se, että ihminen pystyy sopeutumaan paljon useampaan eri ympäristöön kuin useimmat muut lajit. Ihminen voi esimerkiksi oppia minkä tahansa maailman melko erilaisista kielistä ja kulttuureista, joihin hän syntyy, ja oppia erilaisia taitoja metsästyksestä tietokoneohjelmointiin.

66

Kehityksellinen plastisiteetti

- Kehityksessä on herkkiä ajanjaksoja, jolloin tiettyjen taitojen oppiminen on huomattavasti helpompaa kuin muina aikoina. Eläimillä on kriittisiä ajanjaksoja, jotka ovat tiukasti ajoitettuja; esim. ankanpoikanen seuraa ensimmäistä näkemäänsä olentoa, jopa ihmistä, emon tavoin.
- Ihmisillä esimerkki kriittisestä ajanjaksosta on kielen oppiminen; jos lapsi ei altistu kielelle ensimmäisten elinvuosiensa aikana, hänen on hyvin vaikeaa (vaikkei mahdotonta) oppia kieltä myöhemmin elämässään
- Kielen lisäksi myös muissa kognitiivisissa toiminnoissa on herkkiä jaksuja. Esimerkkinä tästä voidaan mainita sosiaalisen kognition kehittyminen, joka on riippuvainen altistumisesta sosiaalisille ärsykeille ja sosiaaliselle vuorovaikutukselle kehityksen aikana.

67



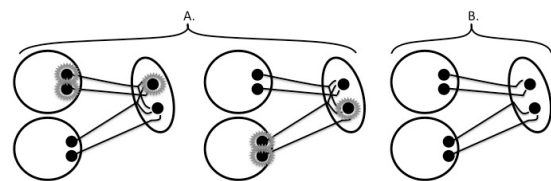
68

Kehityksellinen plastisiteetti

- Syntymästä lähtien aisti-informaation käsittelyn peruskyvyt alkavat kehittyä nopeasti. Vaikka on olemassa tietyntyyppisiä ärsykeitä, joita pikkulapset pitävät parempina kuin muita, kuten hymyileviä kasvoja (ja jopa kasvoja muistuttavia piirroksia, kuten hymiöitä), kehittyvän yksilön maailman tilastolliset ominaisuudet määräävät, mitkä aistiärsyksen piirteet lopulta edustuvat aivoissa.
- Kissat, joita kasvatettiin syntymästä 10-12 viikon ikään saakka siten, että ne eivät koskaan altistuneet tietyin suuntaisille kontrasteille tai viivoille, eivät kehittäneet näköaivokuoren orientaatiopylväitä. Tämä pysyi sen jälkeenkin, kun ne olivat altistuneet pitkään tavanomaisille visuaalisille ärsykeille. Samanlaisia vaikutuksia havaittiin silmän dominanssipylväiden kehittämisessä monokulaarisella deprivaatiolla

69

Synaptisten yhteyksien karsiutuminen



"Neurons that fire together wire together" Hebb:n periaate

70

NMDA reseptorien rooli

- N-metyyli-D-aspartaatti (NMDA) -reseptorin ohjaamat kalsiumionikanavat mahdollistavat synaptisten yhteyksien vahvistumisen ajallisesti yhtenevän laukaisun aikana. Kun presynaptisen stimulaation aste on matala (eli kun samanaikaisia summatiivisia tuloja on vähän), magnesiumionit sulkevat kanavat ja kalsiumin sisäänvirtaus on vähäistä.
- Kun kalvopotentiaali depolarisoituu yli tietyn kynnyksen useiden samanaikaisten eksitatoristen postsynaptisten potentiaalien vuoksi (jotka johtuvat presynaptisten neuronien aktiopotentiaaleista), magnesiumionit syrjäytyvät NMDA-portatuista kanavista ja kalsiumia virtaa äkillisesti solunsisäiseen tilaan. Tämä depolarisoi neuroneita ja johtaa synaptisten yhteyksien vahvistumiseen. Tämä tunnetaan myös nimellä pitkäaikaispotentiaatio ja se on yhdistetty uusien muistojen muodostumiseen

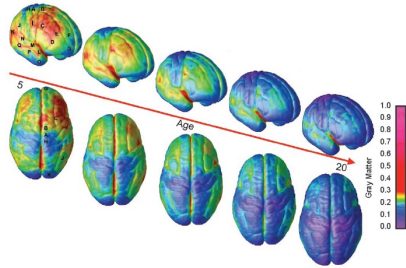
71

Synaptisten yhteyksien karsiutuminen

- Kun aivojen harmaan aineen kehitystä seurattiin magneettikuvauskella 4-21 vuoden iässä, havaittiin, että korkeamman asteen assosiaatiokorteksit kypsyivät alemman asteen sensoristen korteksien jälkeen ja että lajikehityksellisesti vanhemmat aivoalueet kypsyivät aikaisemmin kuin uudemmat.
- Erityisesti havaittiin harmaan aineen häviämistä kehityksen aikana, mikä voi johtua useista tekijöistä, kuten myelinisaatiosta, mutta myös tarpeettomien synaptisten yhteyksien karsimisesta kehityksen myötä.
- Tämä aivokuoren kypsymismalli vastaa suurin piirtein havainto- ja kognitiivisten toimintojen kehittymisen kriittisten/herkkien ajanjaksojen mallia; aistiavokuoren prosessointi, jonka avulla ihminen pystyy havaitsemaan, kehittyi ensin, minkä jälkeen kehittyivät korkeamman asteen kognitiiviset toiminnot.

72

Synaptisten yhteyksien karsiutuminen



Aalto University
School of Science

29.1.2024
73

73

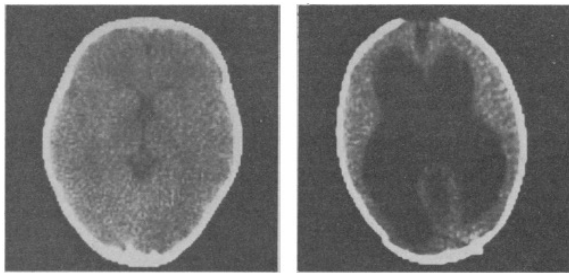
Kehittyvät aivot ja aivovauriot

- Kehittyvien aivojen suuri plastisuus näkyy myös siinä, miten aivot toipuvat vammoista. Vammoista toipuminen on lapsilla nopeampaa ja täydellisempää kuin aikuisilla.
- Tästä tarjoavat silmiinpistävän esimerkin hydrokefaliaa sairastavien henkilöiden rakenteelliset aivokuvantamislöydökset. Hydrokefalia on tila, jossa kallonsisäinen paine on epätavallisen korkea ja aivo-selkäydinneste kerääntyy ja syrjäyttää vähitellen aivoaineita.
- Tämän seurauksena aivo-selkäydinnestettä sisältävät kammiot ovat laajentuneet, ja joissakin tapauksissa aivokuorta on aikuisiällä jäljellä hyvin vähän. Tästä huolimatta nämä henkilöt voivat kuitenkin suorittaa jopa yliopistotutkinnon ja elää normaalia sosiaalista elämää.
- Avain tässä on, että muutokset ovat tapahtuneet hitaasti ja varhaisessa kehityksen vaiheessa

Aalto University
School of Science

29.1.2024
74

74



Aalto University
School of Science

29.1.2024
75

75

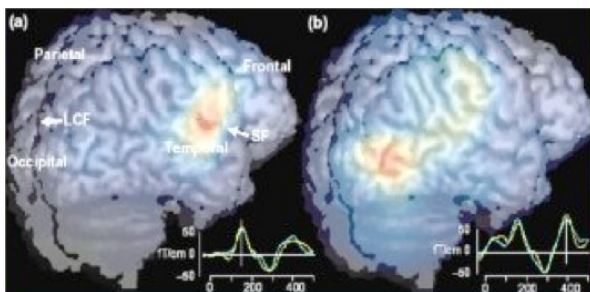
Aistin menetys ja plastisiteetti

- Sokeiden näköaivojuuren metabolinen aktiivisuus vastaa normaalinäköisten henkilöiden metabolistä aktiivisuutta levossa ja sokeiden näköaivojuuri käsittelee kuuloärsykeitä. Näin tapahtuu myös myöhemmin sokeutuneilla, vaikkakin rajoitetummin.
- Tämä voi selittää miksi tietyt havaintokyvyt ovat sokeilla tehostuneet, kuten kyky paikallistaa ääniä tilassa pelkän kuulon perusteella ja/tai tehostunut somatosensorinen erottelukyky, jota tarvitaan esimerkiksi pistekirjoituksen lukemisessa tai esineiden tekstuurien tai muotojen tunnustelussa.
- Tätä näkemystä tukee se, että näköaivojuuren aktivoituminen sokeilla koehenkilöillä havaittiin pistekirjoituksen lukemisen aikana joka edellyttää hienojakoista erottelukykyä

Aalto University
School of Science

29.1.2024
76

76



Normaalisti näkevä

Varhain sokeutunut

Aalto University
School of Science

29.1.2024
77

77

Aistin menetys ja plastisiteetti

- Tutkimuksissa, joissa kuuloaivojuuren auditiiviset syötteet katkaistiin ensin ja korvattiin sitten visuaalisilla syötteillä (eläinmallissa) kuuloaivojuuren neuronireseptorit muistuttivat visuaalisia yksinkertaisia ja kompleksisia soluja.
- Eläimet pystyivät myös navigoimaan ympäristössään visuaalisten ärsykkeiden perusteella, mikä viittaa siihen, että huolimatta hienovaraisista eroista eri aivokuorialueiden mikroanatomiassa, syötteilastot muokkaavat aivojuuren toiminnallista organisaatiota sen sijaan, että olisi olemassa joitain synnynnäisiä ominaisuuksia, jotka määrittelevät kunkin aivokuorialueen toiminnallisuuden.

Aalto University
School of Science

29.1.2024
78

78

Plastisuus voi olla nopeaa

- Vaikka suuret uudelleenjärjestelyt tapahtuvat luultavasti viikkojen, kuukausien tai jopa vuosien aikana, jotkin plastiset muutokset tapahtuvat yllättävän nopeasti. Eläinkokeissa on havaittu, että somatosensoriset aivokuorialueet, jotka hermottavat tiettyä sormeaa (apinatutkimuksissa tai tuntokarvoja rotilla), otetaan haltuun viereisten sormien/tuntokarvojen syötteillä kun sormen (tai tuntokarvojen) syötteet on estetty paikallispuudutuksella.
- Näiden havaintojen on katsottu johtuvan pääasiassa paljastustyyppisistä (unmasking) ilmiöistä (eli vapautumisesta estosta, jota saapuvat somatosensoriset syötteet osoittavat). Toiminnalliset muutokset (kuten se, että sokeat pystyvät hahmottamaan tilaa paremmin kuulemansa perusteella) kestävät kuitenkin pidempään.

79

Sensorinen oppiminen

- Sen lisäksi, että aistin menetyksen yhteydessä tapahtuu laajamittaista toiminnallista uudelleenorganisointia, aistiaivokuoren toiminnallisessa organisaatiossa tapahtuu hienovaraisempia muutoksia, kun ihminen oppii erottamaan ärsykeitä toisistaan.
- Esim. vierassa kielissä on tiettyjä ääniteitä, joita ei ole äidinkielessä (esimerkiksi japaninkieliset eivät erota englannin kielen R- ja L-ääniteitä). Jotta vieraan kielen oppisi hallitsemaan täydellisesti, on opittava erottamaan aiemmin tuntemattomat äänitteet.
- Toinen esimerkki, jossa on opittava erottamaan tiettyjä ääniä toisistaan, on tiettyjen soittimien sointivärien erottaminen toisistaan, esimerkiksi viulun ja alttoviulun sointivärien erottaminen toisistaan.

80

Sensorinen oppiminen

- Sekä ihmisillä että eläimillä tehdyt tutkimukset viittaavat siihen, että aistien oppiminen on mahdollista kuuloaivokuoren neuronien reseptiivien kenttien muutosten ansiosta. Aistinvaraisen erottelun oppimisen aikana osan neuroneista reseptorikentät virittyvät uudelleen siten, että ne kattavat erotettavan ärsyksen kriittiset piirteet.
- Valikoiva tarkkaavaisuus opittaviin ärsyksen ominaisuuksiin on välttämätöntä aistien oppimiselle aikuisilla, mutta ei vauva- tai lapsuusiässä, jossa toiminnallinen organisointuminen näyttää tapahtuvan ärsykkeiden tilastollisen esiintymisen perusteella.
- Asetyylikoliinerginen syöte aivokuorelle Meynertin basalis-ytimeistä näyttää mahdollistavan pidempikestoiset tai jopa pysyvät reseptiivisten kenttien muutokset.

81

Plastisuus aivovaurion jälkeen

- Aivovaurion jälkeen vaurioituneet toiminnalliset järjestelmät on järjestettävä uudelleen, jotta menetyt kyvyt voidaan palauttaa ja/tai kehittää korvaavia/vaihtoehtoisia kykyjä.
- Tämä haaste vaihtelee aivovaurion tyyppin mukaan. Mitä nopeammin aivovaurio tapahtuu, sitä suurempia puutteita pienetkin vauriot voivat aiheuttaa.
- Vaurion sijainti luonnollisesti määrää, millä tavoin ja miten vakavasti vaurioitunut henkilö kärsii. Esimerkiksi elintärkeitä toimintoja tukevan aivovaurion vaurio voi olla hengenvaarallinen, vaikka vaurio olisi suhteellisen pieni. Toisaalta otsalohkojen vaurio voi muuttaa persoonallisuutta.

82

Plastisuus aivovaurion jälkeen

- Aivokasvaimet ovat hyviä esimerkkejä aivovaurioista, jotka kehittyvät hitaasti. Kasvainten aiheuttamat vauriot riippuvat kasvaimen tyypistä. Hyvänlaatuiset kasvaimet aiheuttavat aivokudoksen siirtymistä valtaamalla yhä suuremman osan kallon sisäisestä tilasta. Pahanlaatuisissa kasvaimissa syöpäkudos tunkeutuu aivokudokseen. Tämä vaikeuttaa pahanlaatuisen kasvainten kirurgista poistamista.
- Koska kasvaimet vaurioittavat aivokudosta suhteellisen hitaasti, ne johtavat usein suhteellisen vähäisiin kognitiivisiin ja hahmottamiseen liittyviin häiriöihin varhaisessa vaiheessa. N havaitaan usein vasta kun ne ovat jo melko suuria, jolloin kohonnut kallon sisäinen paine aiheuttaa jatkuvaa päänsärkyä ja pahoinvointia. Silloin aivokasvaimen poisto poistaa väistämättä myös suuremman osan terveestä aivokudoksesta. Tämä aiheuttaa äkillisiä muutoksia aivojen olemassa olevaan toiminnalliseen organisaatioon ja lisähaasteen aivojen plastisuudelle.

83

Plastisuus aivovaurion jälkeen

- Muita hitaasti ilmeneviä aivovaurioita ovat erilaiset demeniat. Jotkin demeniat ilmenevät suhteellisen lievinä kognitiivisina häiriöinä, vaikka taustalla olevissa hermojärjestelmissä saattaa olla jo laajoja vaurioita. Esimerkkinä tästä voidaan mainita, että Parkinsonin taudin kliiniset oireet ilmenevät vasta, kun valtaosa (70-95 %) substantia nigra striatumiin nousevista dopaminergisistä hermosoluista on kuollut.
- Yleisin demenian muoto on Alzheimerin tauti, joka ilmenee aluksi muistihäiriöinä (joista potilaat eivät näytä olevan tietoisia), minkä jälkeen kognitiiviset toiminnot heikkenevät nopeasti. Toinen melko yleinen demenian syy on verisuoniperäinen dementia, esimerkiksi multi-infarkti-dementiassa on korkean verenpaineen vuoksi useita pieniä infarkteja, jotka johtavat asteittain kognitiivisten toimintojen heikkenemiseen.

84

Plastisuus aivovaurion jälkeen

- Äkillinen aivovaurio voi johtua monista eri syistä. Äkillinen isku päähän esimerkiksi auto-onnettomuudessa voi aiheuttaa äkillisen aivovaurion. Osuman saaneen kallon osan alla olevassa aivokudoksessa on tyypillisesti havaittavissa fokuoituneita vaurioita, mutta usein aivojen vastakkaisella puolella on havaittavissa vielä suurempia vaurioita.
- Tämä johtuu siitä, että isku lähettää aivot liikkeelle ja painaa aivot vastakkaisen puolen kalloa vasten, ja tätä ilmiötä on kutsuttu coup counter eli vastaisku -ilmiöksi.
- Lisäksi aivojen äkillinen vääntyminen katkaisee usein aksonyhteyksiä, mikä voi johtaa vakaviin kognitiivisiin häiriöihin ilman, että tavanomaisessa kliinisessä magneettikuvauksessa näkyy vaurioita.

85

Plastisuus aivovaurion jälkeen

- Toinen äkillisen aivovaurion muoto johtuu hapenpuutteesta, anoksiasta, jota esiintyy esimerkiksi hukkumisessa tai hiilimonoksidimyrkytyksen yhteydessä (hiilimonoksidi syrjäyttää hapen punasoluista).
- Fokaalinen hapenpuute taas johtuu verenkierron häiriöistä (joita kutsutaan yhteisnimellä aivohalvaus), esimerkiksi kun johonkin valtimoon juuttunut hyyttymä estää verenkierron tietyille aivoalueille tai kun jokin valtimoista repeää (hemorrhage).
- Jälkimmäisessä tapauksessa veren kerääntyminen kallonsisäiseen tilaan johtaa kallonsisäisen paineen nousuun, ja kirurginen toimenpide on tarpeen paineen lievittämiseksi ja repeämän korjaamiseksi.
- Jokaisessa äkillisesti alkaneessa aivovauriossa kognitiiviset ja havaintokyvyn puutteet ovat aluksi melko vakavia, ja niitä pahentaa aivojen turvotus, joka vähenee seuraavien päivien ja viikkojen aikana.

86

Plastisuus aivovaurion jälkeen

- On varsin tyypillistä, että kognitiiviset toiminnot palautuvat hyvin nopeasti "spontaanisti" kolmen ensimmäisen kuukauden aikana vaurion jälkeen.
- Vielä aika hiljan klinikot ajattelivat, että spontaanin toipumisen jälkeen on vain vähän mahdollisuuksia toipua, mutta lisääntynyt tietoisuus aikuisten aivojen plastisuuden laajuudesta on johtanut siihen, että kognitiivisten toimintojen kuntoutumiseen suhtaudutaan yhä optimistisemmin.
- Ehkä tärkein periaate aivovaurion hoidossa on kuitenkin se, että pyritään välttämään aivovaurion uusiutuminen; esimerkiksi aivohalvauksen yhteydessä olisi pyrittävä välttämään tai poistamaan kaikki altistavat tekijät, kuten korkea verenpaine. Aivohalvauksen uusiutuminen johtaa yleensä kognitiivisten häiriöiden vakavuuden lisääntymiseen.

87

Kuntoutus aivovaurion jälkeen

- Kuntoutuksessa on periaatteessa kaksi lähestymistapaa. Ensimmäinen on kompensoivien taitojen ja vaihtoehtoisten toimintojen oppiminen vaurioituneelle toiminnalle, esimerkiksi ulkoisten muistivälineiden käyttö, kun kärsitään muistihäiriöistä.
- Toinen kuntoutustapa on vaurioituneen toiminnon kohdennettu harjoittelu. Yksi esimerkki jälkimmäisestä on skotooman eli näkökentän osan näkökentän menetyksen kuntoutus. Valon näyttäminen skotooman reunalle aktiivisessa havaintotehtävässä johti skotooman laajuuden asteittaiseen pienenemiseen.
- Kuntoutuksen näkökulmasta haastavimpia aivovauriotapauksia ovat potilaat, jotka eivät ymmärrä kognitiivisia ja muita puutteita. Näin on usein prefrontaalisen aivokuoren vaurioiden kohdalla. Näille potilaille on tärkeää antaa oikea-aikaista palautetta, kun he käyttäytyvät impulsiivisesti ja sopimattomasti, jotta heidän ymmärryksensä vähitellen lisääntyisi.

88

Neurogeneesi, kantasolut ja plastisuus

- Pitkään oli laajalti vallalla uskomus, että uusia hermosoluja ei synny syntymän jälkeen, vaikka jo 1900-luvun alussa julkaistiin kokeellisia todisteita, jotka viittasivat alustavasti siihen, että aivoissa tapahtuu neurogeneesiä.
- Neurogeneesin laajuus/nopeus riippuu aivojen alueesta. Hippokampuksessa se on hyvin yleistä, kun taas prefrontaalisilla aivokuorialueilla neurogeneesiä näyttää olevan vähän.
- Neurogeneesillä näyttää olevan merkitystä plastisuuden, oppimisen ja muistin kannalta, sillä kohonnut stressitaso (stressihormonien, kuten kortisolin, kohonneiden tasojen vuoksi) johtaa neurogeneesin huomattavaan vähenemiseen, ja on hyvin tiedossa, että muistin heikkeneminen tapahtuu kohonneen stressin vallitessa. Tällä voi olla yhteys hippokampuksessa tapahtuvaan neurogeneesin hidastumiseen.

89

Neurogeneesi, kantasolut ja plastisuus

- Neurogeneesin pysähtyminen saattaa liittyä myös harmaan aineen tilavuuden vähenemiseen hippokampuksessa, joka on havaittu pitkittyneen stressin yhteydessä, kuten posttraumaattisessa stressihäiriössä.
- Neurogeneesi ei kuitenkaan voi korvata kuolleita hermosoluja laajoilla aivoalueilla, kuten aivohalvauksen tuhoamilla alueilla.
- Aikuisten kantasolujen eristämisen potilaan itsensä kudostenäytteistä ja niiden injektioimisen menetettyjen dopaminergisten hermosolujen korvaamiseksi on raportoitu tuottavan hyvin lupaavia tuloksia Parkinsonin taudin hoidossa. Tästä on se etu, että näin kantasoluja vastaan ei synny immuunireaktiota.

90

Plastisuus -- yhteenvetoa

- Se, että aivojen toiminnallinen organisaatio on vakaata ajan yli (aikuisella) johtuu siitä, että yksilön ympäristö, ärsykkeet, tehtävät ja tavoitteet pysyvät melko vakaina, pikemmin kuin keskushermoston kiinteästä luonteesta, kuten aiemmin luultiin.
- Vaikka kehittyvät aivot ovat huomattavasti muovautuvammat kuin aikuisen aivot, jälkimmäisissä on edelleen huomattava muovautumiskyky.
- Oppimista tapahtuu sekä tarpeettomien synapsien karsimisen että uusien synapsien syntymisen ja sellaisten keskeisten synapsien vahvistumisen seurauksena, jotka saavat jatkuvasti samanaikaisia syötteitä muilta neuroneilta.
- Aivoissa erityisesti hippokampuksessa tapahtuu laajamittaista neurogeneesiä, mikä liittyy todennäköisesti tämän rakenteen rooliin muistamisessa ja oppimisessa.