

Tunteiden aivomekanismit

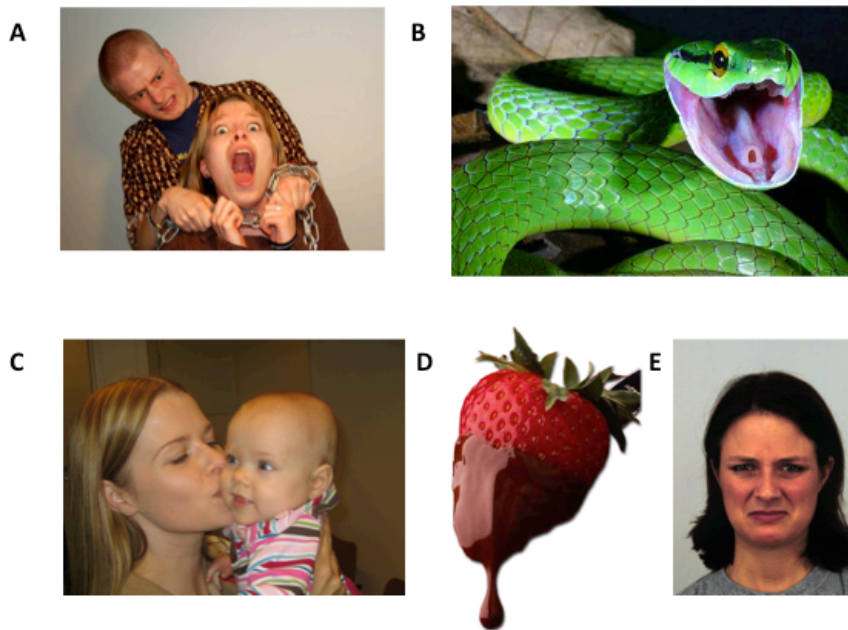
Lauri Nummenmaa

Teknillinen korkeakoulu, Kylmälaboratorio, Aivotutkimusyksikkö
Lääketieteellisen tekniikan ja laskennallisen tieteen laitos
Turun PET-keskus
Email: nummenmaa@neuro.hut.fi

Sekä ihmiset että eläimet toimivat monimutkaisissa, jatkuvasti muuttuvissa ympäristöissä jotka ovat täynnä vaaroja mutta toisaalta myös mahdollisuuksia oman ja muiden lajitoverien hyvinvoinnin edistämiseen ja lisäämiseen. Perustarpeiden- ja toimintojen kuten syömisen, lisääntymisen ja sosiaalisten kontaktien hankkiminen ja ylläpitäminen on välttämätöntä kaikille eliölajeille. Lisäksi nisäkkäillä jälkeläisistä huolehtiminen on välttämätöntä niiden hengissä säilymiselle. Vastaavasti kaikkien eläinten on kyettävä välttämään haitallisia ympäristöjä kuten sopimattomia lämpötiloja, myrkkyyjä ja keholle vaarallisia – esimerkiksi pilaantuneita ruoka-aineita. Lisäksi saaliseläinten on osattava välttää petoeläimiä ja opittava varomaan sellaisia paikkoja ja ympäristöjä joissa pedot vaanivat. Ihmisten esi-isät joutuivat kohtaamaan edellä kuvatun kaltaisia haasteita, mutta nykyaikaisen ihmisen selviytymistavoitteet ovat osin toisenlaisia: meidän on kyettävä toimimaan suurissa ryhmissä joustavasti ja tehokkaasti useiden hyvin erityyppisten ihmisten kanssa. Lisäksi laumaeläiminä meidän on kyettävä varoittamaan muita lähestyvistä sosiaalisista konflikteista, ja niiden syntyessä kyettävä ratkaisemaan ne nopeasti. Mutta millaisia mekanismeja evoluutio on kehittänyt turvatakseen tällaisten keskeisten toimintojen toteutumisen tilanteessa kuin tilanteessa?

Kaikkia edellä kuvattuja tapahtumia yhdistää se, että ne ovat tavalla tai toisella perustavanlaatuisiin, hengissä säilymisen ja hyvinvoinnin kannalta ratkaisevan tärkeisiin tilanteisiin. Tapahtumat ovat niin tärkeitä, että niiden johdosta kaikki muut käynnissä olevat mielen ja kehon toiminnot voidaan hetkeksi sysätä syrjään jotta tärkeät tavoitteet voitaisiin saavuttaa. *Tunne mekanismit* ovat lajinkehityksessä syntyneet ohjaamaan ja säätelemään sekä ihmisten eläinten toimintaa edellä kuvatuissa hyvinvoinnin kannalta ratkaisevan tärkeissä tilanteissa (Kuva 1). Tunne mekanismit ohjaavat toimintaamme hengissä säilymisen kannalta tärkeissä tilanteissa muuttamalla automaattisesti kehomme ja mieleemme tiloja vastaamaan ympäristössä havaittuja uhkia ja mahdollisuuksia. Tunne mekanismit pyrkivät varmistaman, että selviydymme näistä tärkeistä tehtävistä kaikissa olosuhteissa. Tämän vuoksi tunteet voivatkin usein vaikuttaa toimintaamme silloin kun emme itse sitä edes tiedosta. Tunteiden merkitys ihmisen toiminnanohjaukselle käy hyvin ilmi vaikkapa siitä, että kansainvälisen tautiluokituksen ICD-10:n mukaan toistuvat tai pitkään kestävät tunne-elämän häiriöt kuuluvat useiden psyykkisten ja somaattisten sairauksien oirekuvaan. Tunne mekanismien toiminnan muuttuminen normaalista poikkeavaksi on siis yksilölle hyvin haitallista, mutta

miksi tunteet sitten ovat niin merkityksellisiä toiminnan ohjaajia, ja millaisiin aivomekanismeihin ne perustuvat?



Kuva 1. Tyypillisiä tunteita aiheuttavia tapahtumia ja asioita. (A) Fyysisen uhka (B) vaaralliset eläimet (C) sosiaalinen vuorovaikutus (D) ruoka ja (E) toisten ihmisten tunteiden ilmaukset.

Tunteet toiminnanohjauksessa

Arkipäivän kielenkäytössä tunne –sana viittaa useimmiten subjektiiviseen tunnekokemukseen, sellaiseen tiedostettuun mielen sisältöön, jonka keskeinen viesti on vaikkapa 'olen surullinen'. Vaikka subjektiivinen tunnekokemus onkin tärkeä osa ihmisen tunnereaktiota, tunteisiin liittyy kokemuksellisen ulottuvuuden lisäksi paljon muitakin muutoksia. Tunteet ovat luonnonvalinnan muovaamia erikoistuneita toimintaohjelmia, joiden tarkoituksena on säätää organismin *fysiologia*, *psykologia* ja *käyttäytymiseen* liittyviä reaktioita siten, että kapasiteetti ja pyrkimys reagoida adaptiivisesti niin uhkaaviin kuin mahdollisuuksiin tarjoaviin tilanteisiin lisääntyy. Tunteet siis syntyvät organismin vuorovaikutuksessa ympäristön kanssa – vaikkapa silloin kun havaitsemme kesämökin pihanurmikolla matelevan käärmeen. Mielensisäiset tapahtumat, kuten vaikkapa surullisten elämänvaiheiden muisteleminen, saattavat tietenkin aikaansaada voimakkaitakin tunnereaktioita, mutta tyypillisimmin tunnevasteet liittyvä havaitsemiimme muutoksiin omassa suhteessamme ympäristöön.

Tunteet vaikuttavat mieleemme sisältöjen ohella myös kehomme toimintavalmiuteen muuttamalla esimerkiksi autonomisen hermoston ja lihasten toimintaa. Lisäksi tunteet suuntaavat käyttäytymistämme suhteellisen automaattisesti tiettyyn suuntaan. Tunteet siis eroavat mielen sisällöistä ja tapahtumista siinä, että niihin liittyy *aina* myös muutoksia kehon tilassa. Esimerkiksi pelko saa sydämemme syketaajuuden kiihtymään ja lihaksemme jännittymään, ja näiden kehollisten muutosten *lisäksi* meille syntyy tietoisuus siitä, että pelkäämme. Vastaavanlaisia kehollisia muutoksia ei liity käytännössä

mihinkään muihin mielen sisältöihin tai toimintoihin; esimerkiksi looginen päättely, tarkkaavaisuuden ylläpito tai muistitoiminnot eivät juurikaan muuta kehomme fysiologista tilaa tai käyttäytymisvasteita, jollemme sitten satu havaitsemaan tai muistamaan jotain tunteisiin liittyviä sisältöjä. Tämä kehoisuus onkin keskeinen ominaisuus, joka erottaa tunteet muista kehon reaktioista.

Tunteet eivät myöskään ole pelkästään subjektiivisia, kokijan sisäisiä tapahtumia. Eräs tunteiden keskeinen ominaisuus on, että tunteita viestitään toisille ihmisille. Tällä tavoin muut ihmiset saavat tietoa toistensa sisäisistä tiloista. Tämä tunteiden jaettavuus tai julkisuus onkin yksi suurimmista eroista tunteiden ja muuntyyppisten ajatusprosessien välillä. Muistomme, ajatuksemme ja asenteemme pysyvät oman mielemme sisäisinä ja henkilökohtaisina asioina jos emme halua niistä varta vasten kertoa jollekulle toiselle henkilölle. Tämä ei kuitenkaan päde tunteisiin. Tunteet ovat perusluonteeltaan *sosiaalisia* reaktioita, ja niihin liittyy usein ulospäin havaittavia – sekä näkyviä että kuuluvia – käyttäytymisen muutoksia, *tunteiden ilmauksia*. Tunteita voidaan viestiä monilla eri tavoilla, kuten kasvojen ilmeillä ja kehojen asennoilla, mutta toisaalta myös kuvailemalla sanallisesti toisille ihmisille omia tunnetiloja. Erityisesti nonverbaaliset tunneilmaukset ovat usein hyvin automaattisia ja osittain tietoisesti kontrolloimme ulkopuolella. Tunteemme saattavat siis näkyä päällepäin, vaikkemme sitä itse haulaisikaan. Tunteet ovat lajinkehityksen myötä syntyneet tukemaan vuorovaikutusta, joten tunnetilan jakaminen lauman tai ryhmän jäsenten kesken on hyvin tärkeää – yksilön tunnetila vaikuttaa niin paljon hänen käyttäytymiseensä, että sen huomioimatta jättämisellä saattaa olla vakavia seurauksia. On selvää, että esimerkiksi vihaisen, iloisen ja surullisen ihmisen kanssa tulee käyttäytyä eri tavalla. Tällä tavoin oman tunnetilan jakaminen muiden kanssa edesauttaa ryhmässä toimimista.

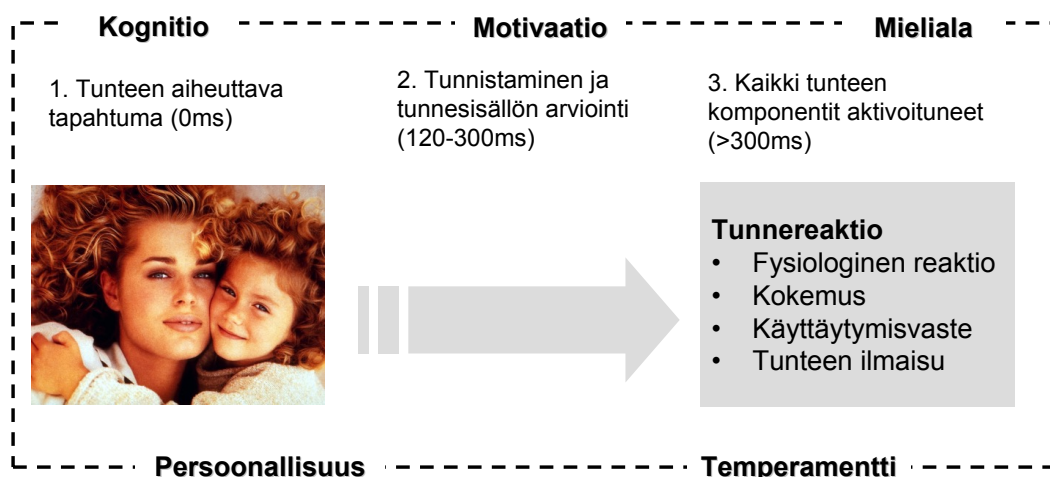
Sen lisäksi että tunteet säätelevät fysiologista valmiustilaamme ja havainnointiamme, on *tunnekokemuksella* - johon arkikielessä viitataan usein sanalla tunne- hyvin suuri merkitys toiminnanohjaukselle. Tunteiden kokemuksen avulla saamme nopeasti tietoa suhteestamme ympäristöme tapahtumiin. Kun meitä pelottaa, tiedämme että läheisyydessämme on jotain vaarallista ja voimme myös *tietoisesti* olla varuillamme ja valppaana. Tunteet siis muuttavat ainakin jossain määrin automaattisesti toimintavalmiuttamme ja tapaamme reagoida ympäristön merkityksellisiin tapahtumiin ilman, että meidän pitäisi käyttää rajallisia kognitiivisia prosessointiresursseja uhkien ja mahdollisuuksien havaitsemiseen ja tulkintaan. Tällaisen automaattisen toimintavalmiutta muuttavan järjestelmän voidaan ajatella olevan lajinkehityksen kannalta erittäin hyödyllinen. Subjektiivisen, tietoisesti tunnekokemuksen avulla voimme kuitenkin hienosäätää reaktioitamme ja suhtautumistamme ympäristöön. Jos esimerkiksi koemme mielihyvää, tiedämme että asiat ovat hyvin ja se mitä teemme on todennäköisesti hyvää ja hyödyllistä meille. Jos taas huomaamme kokevamme pelkoa, tiedämme että ympäristössämme on jotain mahdollisesti haitallista ja uhkaavaa, ja meidän tulee hankkiutua uhasta eroon esimerkiksi pakenemalla. Tunnekokemus ei siis ole mikään tunteisiin liittyvistä fysiologisista muutoksista seuraava sivutuote, vaan keskeinen ja tärkeä osa sitä tapaa jolla tunteet voivat ohjata toimintaamme.

Tunteet säätelevät toimintaa nopeasti

Tunne mekanismit pystyvät vaikuttamaan käyttäytymiseemme hyvin nopeasti, paljon nopeammin kuin mitä tietoisien ajattelun avulla olisi mahdollista vaikuttaa. Tällainen nopea, automaattinen tiedonkäsittelykanava on luonnollisesti erittäin hyödyllinen nopeasti tapahtuviin, mahdollisesti haitallisiin ympäristön muutoksiin reagoitaessa. Tunnereaktion syntyprosessi on esitetty skemaattisesti kuvassa 2. Tunnereaktion syntyminen edellyttää aina jotain potentiaalisesti hyödyllistä tai haitallista ärsykettä. Ärsyke on tyypillisesti jokin havaitsijan ulkopuolinen asia tai tapahtuma, mutta joissain tapauksissa tunteita voivat myös aiheuttaa myös mielensisäiset asiat kuten esimerkiksi mielikuvat ja muistot. Ärsyksen tunnistamisesta ja sen emotionaalisen sisällön arvioinnista seuraa itse tunnereaktio – fysiologisen tilan muutos, kokemus, käyttäytymisvaste ja mahdollinen tunneilmaus eli *ekspressio*.

Ensimmäisiä tunteisiin liittyviä aivovasteita voidaan rekisteröidä ohimolohkon pinnalta noin 150 ms tunteen aiheuttavan tapahtuman, kuten esimerkiksi iloisten tai vihaisten kasvojen havaitsemisen jälkeen (Eimer & Holmes, 2002). Tämän jälkeen kuluu enää pari sataa millisekuntia, ja mielihyvään liittyvien fysiologisten muutosten ja käyttäytymisen valmistelu alkaa aivoissa. Samaan aikaan meille syntyy tietoinen kokemus mielihyvän tunteesta, ja alle puolessa sekunnissa myös kasvomme (ja mahdollisesti myös kehomme) valmistautuvat ilmaisemaan mielihyvää (Dimberg & Thunberg, 1998). Koko prosessi tapahtuu siis noin kolmessa sadassa millisekunnissa, eli alle sekunnin kolmasosassa. Tämä on huomattava vauhti jopa keskushermoston aikamittakaavassa – esimerkiksi pelkästään näköhavaintoon liittyvän hermoimpulssin kulku silmän verkkokalvolta aivojen näköaivokuorelle (missä näköhavainnon pääasiallinen käsittely alkaa) kestää noin 50 millisekuntia. Voidaan siis perustellusti sanoa, että tunnereaktiot muokkaavat ihmisten käyttäytymistä salamannopeasti.

Yhteisön arvot, normit, ja säännöt



Kuva 2 Skemaattinen esitys tunneprosessista.

Vaikka tunteet ovatkin automaattisia toimintaamme sääteleviä mekanismeja, tunteet eivät kuitenkaan vaikuta toimintaamme samalla tavalla jokaisessa tilanteessa. Lisäksi yksilöiden välillä on huomattavaa vaihtelua siinä,

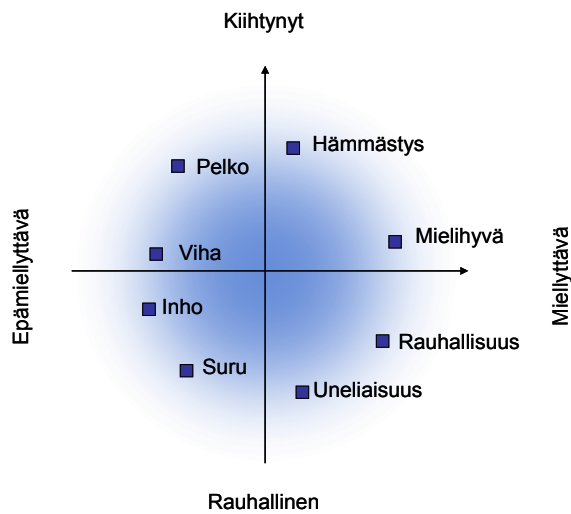
kuinka reagoimme erilaisiin tunteita aiheuttaviin tapahtumiin. Näiden yksilöllisten erojen taustalla on osittain perintötekijät, toisaalta taas oppiminen ja sen kautta tapahtuva tunnemekanismien muokkautuminen. Myös tilanetekijät vaikuttavat siihen millaisia tunteita koemme. Iloisissa juhlissa muutaman kuohuviinilasin jälkeen nauramme helposti sellaisille tapahtumille, jotka arkipäivänä työpaikallamme eivät huvittaisi meitä laisinkaan. Ihmiset kykenevät myös säatelemään tietoisesti omia tunnereaktioitaan monella tavalla. Tätä tilanne- ja yksilökohtaista vaihtelua tunnemekanismeissa on havainnollistettu kuvan 2 ympärillä olevalla katkoviivalla merkityllä laatikolla. Tunteet eivät siis pitkällä aikavälillä vaikuta deterministisesti edes yhden yksittäisen ihmisen toimintaan, mutta lyhyellä aikavälillä (esimerkiksi tietyssä erittäin pelottavassa tilanteessa) ne saattavat hyvinkin pakottaa ihmiset toiminaan samankaltaisesti kerrasta toiseen.

Tunnekattegoriat ja perustunteet

Kategoristen tunneteorioiden (Ekman, 1992) näkökulmasta ihmisille ja eläimille on kehittynyt erilaisia toisistaan erillisiä tunnereaktioita, koska eri tyyppiset sosiaaliset ja muut tilanteet ovat vaatineet erilaisia käyttäytymismalleja. Esimerkiksi sosiaalinen kanssakäyminen sujuu paremmin kun koemme iloa tai mielihyvää, kun taas vihaan liittyvät aggressiiviset käyttäytymisvasteet ovat auttaneet yksilöitä suojelemaan esimerkiksi jälkeläisiään tai reviiriään. Voidaan siis ajatella, että yksittäiset ns. perustunteet ovat *diskreettejä*, toisistaan riippumattomia tiloja, jotka perustuvat erillisiin neurofysiologisiin järjestelmiin. Tällaisessa *diskreettien tunteiden* lähestymistavassa ajatellaan, että keskushermostossa on useampia toisistaan riippumattomia radastoja, joista kukin on erikoistunut ainoastaan tiettyntyyppisen hyvinvoinnin kannalta merkityksellisen informaation tulkitsemiseen ja siihen reagoimiseen. Esimerkiksi tietty radasto käsittelee pelkoon liittyvää informaatiota, toinen mielihyvään liittyvää informaatiota ja niin edelleen. Yleensä tällaisiksi ns. perustunteiksi lasketaan *mielihyvä, inho, viha, pelko, suru ja hämmästyminen*. Tällainen ajattelutapa vastaa hyvin oma subjektiivista kokemustamme tunteista – koemme tyyppillisesti, että esimerkiksi viha ja ilo ovat laadullisesti erilaisia ja toisistaan riippumattomia mielen tiloja. Lisäksi ainakin tiettyihin perustunteisiin – erityisesti pelkoon, inhoon ja mielihyvää – näyttäisi liittyvän toisistaan osittain erillisiä aivojen radastoja.

Toisaalta voidaan myös ajatella, että perustunteet syntyvät kahden toisistaan riippumattoman motivationaalisen järjestelmän, kuten miellyttävyys-epämiellyttävyys- ja rauhallisuus-kiihtyneisyys -järjestelmien aktivaation seurauksena (Lang, Bradley, & Cuthbert, 1995). Miellyttävyys kuvaa siten tunteen aiheuttavan ärsyksen tai tapahtuman aiheuttamaa lähestymis- tai välttämiskäyttäytymistä, kun taas kiihdyttävyys kuvaa lähestymis- tai välttämiskäyttäytymisen voimakkuutta. Tällöin esimerkiksi pelon kokemukset syntyisivät voimakkaan kiihtymyksen ja epämiellyttävyyden yhdistelmänä. Tällaisista teoreettisista lähestymistavoista käytetään yeistä nimitystä *dimensionaaliset tunnemallit*. Ainakaan toistaiseksi näitä kahta lähestymistapaa ei voida pitää täysin toisiaan poissulkevinä, joten niitä käsitellään yhdessä, kahtena erilaisena tapana kuvata samaa ilmiötä (Kuva 3). Ennemmin voidaan ajatella, että miellyttävyys – epämiellyttävyys ja kiihtyneisyys-rauhallisuus ovat hyvä tapa 'tiivistää' tunnekokemukset niiden yksinkertaisimpaan muotoon,

mutta tällainen tiivistäminen hävittää huomattavan osan tunnekokemukseen todellisuudessa liittyvää vaihtelua.



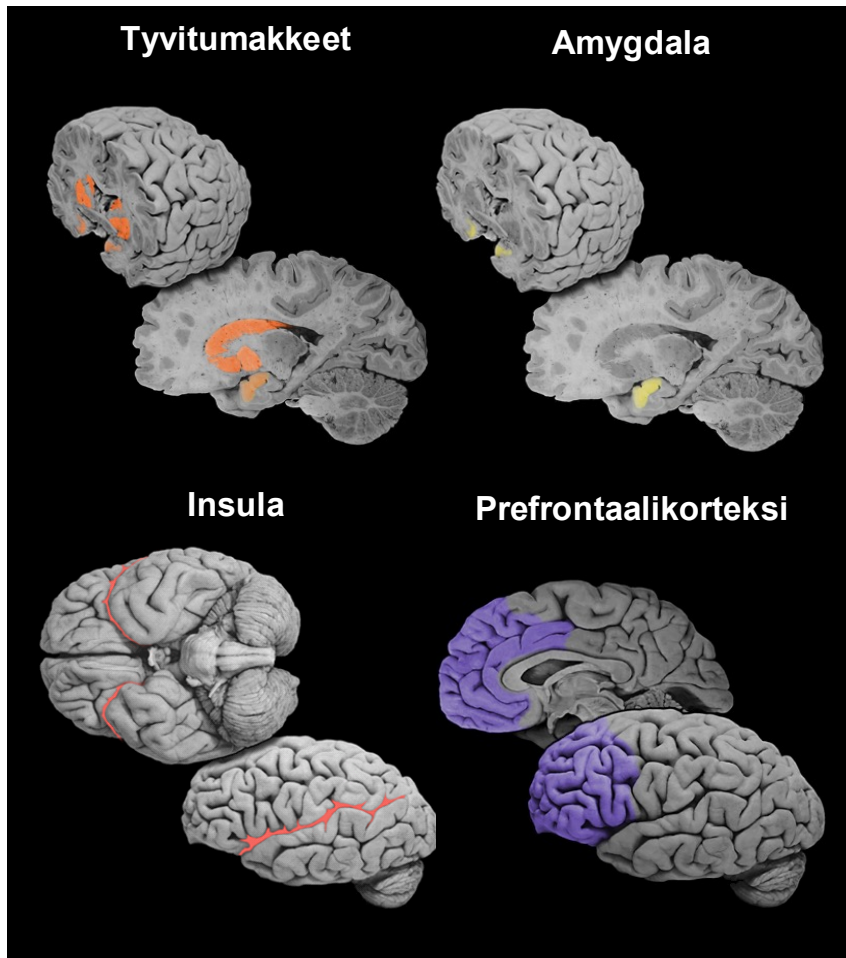
Kuva 3. Tunnereaktiot toistaan riippumattomina ulottuvuuksina ja diskreetteinä tiloina.

Tunteiden aivomekanismit

Millaisiin keskushermoston radastoihin tunteet perustuvat? Vuosisadan alussa useat tutkijat pyrkivät paikallistamaan aivoista erillisiä 'tunneaivoja' jotka olisivat vastanneet tunneinformaation käsittelystä ja tunnereaktioiden tuottamisesta. Tunteita on yritetty paikallistaa esimerkiksi hypotalamukseen, keskiaivojen limbiseen järjestelmään sekä ohimolohkon mantelitimakkeeseen. Eräs tärkeimmistä viimeaikaisista havainnoista on kuitenkin ollut, että aivoista on mahdotonta paikallistaa erillisiä 'tunneaivoja'. Ei siis ole olemassa mitään yksittäistä aivojen osaa jonne tunteet voitaisiin kätevästi sijoittaa. Toisaalta ei ole myöskään voitu osoittaa, että erilaisten tunnereaktioiden kuten esimerkiksi inhon, mielihyvän ja vihan taustalla olisi yksi ja sama aivojen tunnejärjestelmä (Murphy, Nimmo-Smith, & Lawrence, 2003).

Pelkoa ja inhoa Las Vegasissa

Mitä enemmän aivojen toimintaa on opittu tuntemaan, sitä selvemmältä näyttää että eri tunteiden tuottamiseen ja käsittelyyn osallistuu joukko anatomisesti erillisiä mutta kuitenkin toisiinsa hermostollisesti kytköksissä olevia aivojen alueita. Osa näistä alueista on erikoistunut tiettytyyppisten tunteiden tuottamiseen, ja tunteita aiheuttavan sensorisen tiedon käsittelyyn. Tämä vastaa hyvin kategoristen oletusta siitä, että tietyt toistuvat ja tärkeät tilanteet - kuten sosiaalinen kontakti, saaliseläinten pelko tai pilaantuneen ruuan maistaminen - ovat muokanneet keskushermostoamme siten, että tehokas tällaisiin tapahtumiin reagoiminen on varmistettu automaation ja erikoistumisen avulla. Kun tietty tapahtuma automatisoituu tietyn hermostollisen systeemin suorittamaksi, voidaan tällaisia automaattisia prosesseja suorittaa rinnakkain muiden tiedonkäsittelyprosessien kanssa. Näin voidaan varmistaa, että tärkeisiin tapahtumiin voidaan reagoida silloinkin kun rajallinen tiedonkäsittelykapasiteetti on suunnattu alun perin muualle.



Kuva 4. Keskeisimmät tunteiden käsittelyyn osallistuvat aivojen osat ja alueet: tyvitumakkeet, amygdala eli mantelitimake, insula ja prefrontaalikorteksi.

Tutkijat ovat nykyään melko yksimielisiä siitä, että tunteet perustuvat lajinkehityksellisesti vanhojen aivojen rakenteiden ja mekanismien toimintaan, joten eläinten ja ihmisten tunnereaktiot rakentuvat samanlaisten aivotoimintojen perustalle (LeDoux, 2000; Panksepp, 1998). Täten tietyt, lajinkehityksessä varhain syntyneet tunnemekanismit ovat melko samankaltaisia eri lajien välillä, kun taas myöhemmin kehittyneet systeemit ovat erilaisempia lajien välillä. On mahdotonta sanoa, ovatko esimerkiksi inhon ja pelon kokemiseen liittyvät aivomekanismit kehittyneet samaan aikaan vai erillisesti, toisistaan riippumatta. On kuitenkin hyvin hämmästyttävää että vaikka eri tunteiden keskushermostollinen perusta onkin hyvin erilainen, ne tuottavat kuitenkin jollain tavalla keskenään samankaltaisia kehollisia ja mielen sisäisiä tuntemuksia, joiden perusteella me koemme inhon ja vihan olevan samantyyppisiä mielemme ja kehomme reaktioita, tunteita. Ei ole lainkaan itsestään selvää, miksi näin on. Ihmisen mielelle on kuitenkin tyypillistä jäsentää asioita keskenään samankaltaisiksi ryhmiä eli kategorioiksi. Vaikka eri omenalajikkeet kuten kaneliomena ja valkea kuulus näyttävät keskenään hyvin erilaisilta, mielemme luokittelee molemmat omenoiksi koska ne ovat keskenään enemmän samankaltaisia kuin esimerkiksi kaneliomenat ja mandariinit. On mahdollista, että tunteiden kokemuksessa tapahtuu jotain samanlaista. Vaikka

eri tunteet olisivatkin laadullisesti erilaisten aivojen rakenteiden tuottamia ja sinällään erilaisia neuraalisia ilmiöitä, osa niihin liittyvistä fysiologisista ja aivotoiminnan muutoksista on niin samantyyppisiä (ja toisaalta erilaisia kuin muihin mielen toimintoihin liittyvät olemattomat muutokset kehon tiloissa), että mieleemme luokittelee hyvinkin erilaiset vihan, pelon ja inhon tunteet yhteenkuuluvaksi kategoriaksi josta käytämme nimeä tunteet. Eri perustunteiden keskinäinen koettu samankaltaisuus ei siis tarkoita sitä, että kyseisiin tunteisiin liittyisi välttämättä samankaltaisia aivotoiminnan muutoksia.

Vaikka ihmiset kykenevät hyvinkin monimutkaisiin sosiaalisiin tunteisiin kuten häpeään tai nolostumiseen, parhaiten tunnetaan kuitenkin sellaiset tunnemekanismit jotka voidaan paikallistaa myös eläinten aivoista. Tämä johtuu tietenkin siitä, että näistä tunnejärjestelmistä on mahdollista saada eläinkokeiden avulla tarkkaa tietoa sellaisilla asetelmilla – kuten yksittäissolurekisteröinneillä tai aivojen vaurioittamistutkimuksilla – joita ei voida soveltaa rutiininomaisesti ihmiskoehenkilöille. Seuraavassa käsitellään kolmeen keskeiseen eläintenkin käyttäytymistä ohjaavaan tunteeseen – pelkoon, inhoon ja mielihyvään sekä niiden aivomekanismeihin.

Amygdala - havaintojen merkityksellisyyden tunnistaminen ja pelon oppiminen

Amygdala on useasta tumakkeesta koostuva rakenne joka sijaitsee aivojen ohimolohkon sisemmällä pinnalla (ks. kuva 4). Amygdalan merkitys sosiaaliselle havaitsemiselle ja toiminnalle osoitettiin jo varhain eläintutkimuksissa. Klüver ja Bucy havaitsivat 1940-luvulla, että ohimolohkon vaurioittaminen aiheutti apinoille useita tunne-elämän ja käyttäytymisen häiriöitä. Tyypillisesti apinat pelkäävät käärmeitä todella paljon, mutta apinat joiden ohimolohkoa oli vaurioitettu saattoivat lähestyä käärmettä pelotta ja ottaa sen käteen tarkasteltavaksi. Muutenkin nämä apinat suhtautuivat ennakkoluulottomasti esimerkiksi ihmisiin. Tästä alettiin käyttää nimitystä Klüver-Bucy –syndrooma. Myöhemmin osoitettiin, että pelkkä amygdalan vaurioittaminen tuottaa vastaavia häiriöitä ja kun amygdalavaurion vaikutukset sosiaaliseen käyttäytymiseen havaittiin myös ihmisillä, pääteltiin että amygdala on keskeinen osa tunteiden havaitsemis- ja tuottamismekanismia. Erityisesti potilastutkimukset ovat olleet keskeisiä kun selvitetty amygdalan merkitystä tunneprosesseille. Potilas SM-046 on niin kutsutusta Urbach-Wiethe –syndroomasta kärsivä potilas, jolla on syndrooman johdosta laaja-alainen vaurio molempien puoleisissa amygdalassa. Antonio Damasio ja Ralph Adolphsin tutkimusryhmä on testannut tämän potilaan tunteiden havaitsemista ja kokemista yksityiskohtaisesti. Tärkein havainto on ollut, että potilaalla on valikoiva vaikeus tunnistaa *pelkoa* ilmaisevia kasvonilmeitä (Adolphs, Tranel, Damasio, & Damasio, 1994). Hän tunnistaa kaikkia muita tunneilmauksia yhtä hyvin kuin terveet verrokkit tai muut aivovauriopotilaat, mutta pelkoa ilmaisevien kasvojen kohdalla hänen tunnistustarkkuutensa oli lähes sattuman tasolla. Tästä on päätelty, että amygdala olisi eräänlainen aivojen 'pelkokeskus' joka seuraa jatkuvasti ympäristössä esiintyviä uhkia ja pyrkii reagoimaan niihin tehostetusti.

Tällaiset eläinkokeet ja potilastutkimukset osoittavat että amygdala on välttämätön pelkoreaktioiden tuottamiselle ja toisaalta myös pelottavien kohteiden tunnistamiselle. Mutta ne eivät kuitenkaan sinällään vastaa siihen, osallistuuko itse amygdala pelkoinformaation käsittelyyn. Onhan mahdollista, että se toimii vain eräänlaisena väliasemana tai siltana aivojen reitillä joka

kuljettaa pelkoinformaatiota, ja kun silta katkeaa niin myös informaation kulku pysähtyy. Myöhemmissä aivokuvantamistutkimuksissa on lukuisia kertoja osoitettu, että amygdala todella osallistuu pelon tunnistamiseen. Pelkkä pelkoa esittävien kasvojen (Phillips, et al., 1998) tai kehon asentojen (De Gelder, 2006) havaitseminen aiheuttaa toiminnallisia muutoksia ihmisen amygdalassa. Myöhemmissä kokeissa on kuitenkin havaittu, että amygdala ei osallistu pelkästään pelkoinformaation käsittelyyn. Vaikka sillä saattaakin olla keskeinen rooli pelkoon liittyvissä prosesseissa, se todennäköisesti osallistuu myös esimerkiksi miellyttävän tunneinformaation käsittelyyn ja prosessointiin. Siksi onkin esitetty, että amygdala voisi koodata ärsykevirrasta hyvin yleisellä tasolla esimerkiksi informaation merkityksellisyyttä havaitsijan hyvinvoinnille.

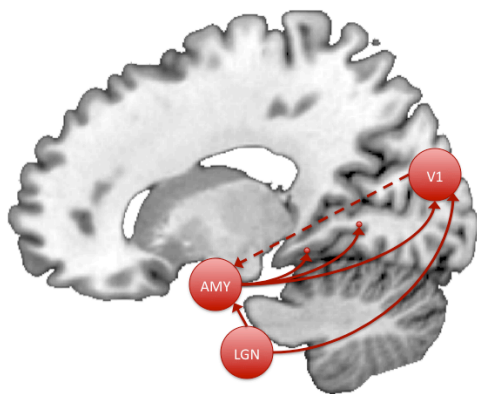
Sokeanäkö ja matala reitti tunteiden tunnistamiseen

On myös mahdollista, että amygdala voisi osallistua pelottavan informaation käsittelyyn ja tunnistamiseen. Potilas GY:llä laaja vaurio vasemmalla näköaivokuorella (V1), jossa näköhavainnon pääasiallinen käsittely aivoissa alkaa. Koska vasemmasta ja oikeasta näkökentästä tulevat näköradat risteävät optisessa kiasmassa, vasempaan näkökenttään tuleva kuva välittyy oikeaan aivopuoliskoon ja päinvastoin. Tämän johdosta GY:llä on siis sokea kohta oikeassa näkökentässään, ja hän raportoi ettei hän näe mitään tällä alueella esitettyjä kohteita. Jos häneltä peitetään vasen näkökenttäpuolisko, hän on käytännössä sokea.

Beatrice De Gelder työtovereineen päätti kuitenkin kokeilla, olisiko GY:n mahdollista tunnistaa sokeaan näkökenttäpuoliskoon esitettyjä kasvonilmeitä sattumaa paremmin (de Gelder, Vroomen, Pourtois, & Weiskrantz, 1999). Koska GY ei koe näkevänsä oikeassa näkökenttäpuoliskossaan, tutkijat esittivät hänelle kuvia eri kasvonilmeistä ja pyytivät GY:tä *arvaamaan* mikä ilme kulloinkin oli kyseessä. Hämmästyttävää kyllä, vaikka GY ei koe näkevänsä mitään sokeassa näkökentässään, hän pystyi silti tunnistamaan sokeaan näkökenttään esitettyjä kasvonilmeitä huomattaasti sattumaa paremmin. Hän ei kuitenkaan itse koe tunnistavansa ilmeitä (tai edes näkevänsä mitään) vaan arvaavansa ilmeet. Tämä kuulostaa neuroanatomian valossa melko uskomattomalta. Tiedämme, että näköaistimuksen käsittely alkaa pääasiassa vasta primäärillä näköaivokuorella, missä ensin tunnistetaan kohteesta yksinkertaisia ominaisuuksia kuten ääriiviivojen suuntia ja kontrasteja. Tästä näköhavainnon käsittely jatkuu ylemmillä näköaivokuorilla ja lopputuloksena on tietoinen havainto kohteesta, sen tunnistaminen ja nimeäminen esimerkiksi kasvoiksi. Mutta miten on mahdollista että GY kykenee tunnistamaan kasvonilmeen vaikka hänen ei edes näe kasvoja, eikä hänen pitäisi näköaivokuoren vauriosta johtuen siis pystyä edes käynnistämään tunnistusprosessia?

Tällaiset tulokset voidaan selittää jos voimme osoittaa, että näköaistimuksen käsittely alkaa jo ennen näköaivokuorta. Pitkään on tiedetty että jo silmän verkkokalvo alkaa muokata näköhavaintoa esimerkiksi suodattamalla sitä ja että ennen näköaivokuorelle päätymistä näköhavaintoa käsitellään monella tapaa. Mutta perinteisesti on ajateltu, että 'korkeampi' näköprosessointi kuten havaittujen kohteiden luokittelu alkaisi vasta aivojen kuorikerroksella ja näköaivokuorilla. Näköhavainto ei kuitenkaan saavu näköaivokuorella ainoastaan yhtä reittiä pitkin. Lateral Geniculate Nucleuksessa verkkokalvolta tuleva näköhavainto jakautuu kahteen eri reittiin. Näistä

pääasiainen niin kutsuttu 'korkea' reitti välitetään edelleen suoraan näköaivokuorelle. Toinen, 'matala' reitti puolestaan kulkee *amygdalaan* ja sieltä edelleen näköaivokuorelle ja muualle aivoihin. Olisiko siis mahdollista, että amygdalassa voitaisiin siis jo tunnistaa karkeasti esimerkiksi kohteen tunnesisältö miellyttävyys – epämiellyttävyys –ulottuvuudella? Tällainen mekanismi (ks. Kuva 5) voisi selittää, miksi GY kykenee tunnistamaan sokeassa näkökentässä esitettyjä kasvonilmeitä (Vuilleumier, 2005).



Kuva 5. Lateral geniculate nucleuksen (LGN):n, amygdalan (AMY) ja näköaivokuoren (V1) väliset yhteydet, joiden avulla amygdala kykenee tunnistamaan karkeita tunnesisältöjä ja säätämään esimerkiksi tarkkaavaisuuden suuntautumista.

Asiaa on tutkittu myös aivokuvantamismenetelmien avulla terveillä koehenkilöillä. Eräessä toiminnallisessa magneettikuvaustutkimuksessa koehenkilöille näytettiin kuvia pelottavista ja neutraaleista kasvonilmeistä niin nopeasti että heille ei syntynyt tietoista kokemusta ilmeen havaitsemisesta. Vaikka koehenkilöt eivät kokeneet havaitsevansa kumpiakaan ilmeitä, heidän amygdalansa aktivoitui voimakkaammin silloin kun tietoisuuden ulkopuolella esitetyt kasvot olivat olleet pelottavat (Morris, Ohman, & Dolan, 1998). Näyttäisi siis siltä, että tunnemekanismimme ja erityisesti amygdala pystyvät käsittelemään paljon sellaista mikä jää tietoisesta havaitsemisemme ulkopuolelle. Tämä voisi myös osaltaan selittää sen, miksi emme aina ole tietoisia omien tunteidemme aiheuttajista – amygdala on saattanut havaita esimerkiksi sellaisia uhkia, jotka ovat jääneet oman tietoisesta havainnointimme ulkopuolelle.

Amygdala, tunteet ja muisti

Eräs tunteiden keskeinen tehtävähän on, että ne varoittavat meitä automaattisesti ympäristön uhkaavista tilanteista. Täten esimerkiksi saaliseläimille on tärkeää oppia hyvin nopeasti erilaiset myönteisiä ja kielteisiä tapahtumia aiheuttavat asiat kuten esimerkiksi juomapaikka jossa petoeläimet saattavat vaania. Kun petoeläin on kerran hyökännyt tällaisella paikalla, eläimen kannattaa luonnollisesti välttää paikkaa jatkossa. Näin yleensä tapahtuukin, ja tällainen yhden kokemuksen perusteella tapahtuva oppiminen onkin todennäköisesti mahdollista juuri tunnemekanismiemme ansiosta.

Amygdala näyttäisi olevan myös keskeinen kun muodostetaan tunteisiin liittyviä muistijälkiä. Amerikkalainen Joseph LeDoux on tutkinut amygdalan

merkitystä tällaisessa tunneoppimisessa (LeDoux, 1995). Hän on käyttänyt tutkimuksessaan rottia, ja niin kutsuttua pelkoehdollistamisasetelmaa. Näiden kokeiden ensimmäisessä vaiheessa rotille soitetaan merkkiääntä, jota rotat eivät normaalisti pelkään. Kokeessa ne kuitenkin saavat aina lievän sähköiskun jalkaansa hetki sen jälkeen kun äänimerkki soitetaan. Eläimet oppivat hyvin nopeasti, että äänimerkki liittyy aina epämiellyttävään sähköiskuun, ja alkavat pelätä pelkkää äänimerkkiä. Tällainen pelkoehdollistuminen on hyvin pysyvää eikä häviä helposti siten kuin muut ehdollistuneet reaktiot. Mutta jos kokeessa käytetään rottia joiden amygalaa on vaurioitettu tarkoituksellisesti, havaitaan että nämä rotat eivät kykenekään oppimaan yhteyttä äänimerkin ja sähköiskun välillä! Eläimet kyllä kuulevat äänimerkin normaalisti ja reagoivat sähköiskuun samalla tavalla kuin rotat joilla ei ole vauriota amygdalassa. Mutta ne eivät kykene muodostaman yhteyttä näiden kahden tapahtuman välillä, jolloin pelkoehdollistuminen jää syntymättä. Näyttäisi siis siltä, että amygdala on keskeinen tunteisiin liittyvien, implisiittisten muistijälkien koodaamiseen liittyvä aivojen alue.

Insula – kehollisten kokemusten integroiminen tunnereaktiossa

Insulaarinen korteksi sijaitsee aivojen lateraaliuurteen eli Sylviuksen uurteen sisäpinnalla. Insula osallistuu erityisesti tunteiden kehollisten komponenttien tuottamiseen, ja sen merkitys kehollisissa tunteissa – erityisesti inhossa – on keskeinen. Insulan etu- ja takaosalla on selvästi eriytyneet tehtävät. Insulan etuosa on yhteydessä moniin muihin tunnejärjestelmän osiin kuten frontaalikorteksille, amygdalaan sekä mielihyväjärjestelmän keskeisiin tyvitumakkeisiin. Insulan etuosa todennäköisesti yhdistelee autonomisen hermoston sekä sisäerityksen aiheuttamia 'kehollisia' kokemuksia joita tunteet aiheuttavat. Insulan takaosa taas on yhteydessä talamukseen sekä parietaaliselle, okkipitaaliselle että temporaaliselle assosiativiselle korteksille. Poseriorinen insula todennäköisesti yhdistelee kehollista ja aistiperäistä tunneinformaatiota.

Tutkittaessa potilaita joiden insulaarinen aivokuori oli vaurioitunut on havaittu, että näillä potilailla oli valikoiva vaikeus inhoa esittävien kasvonilmeiden tunnistamisessa (vrt. SM-046 ja pelon tunnistamisen vaikeus). Myöhemmissä toiminnallisissa magneettikuvaustutkimuksissa on osoitettu, että insulaarinen korteksi todella osallistuu *sekä* inhon kokemiseen *että* inhon ilmausten tunnistamiseen kasvoilta. Eräässä kokeessa tutkittavat makasivat magneettikuvauslaitteessa, ja heille annettiin haisteltavaksi miellyttäviä, neutraaleita tai vastenmielisen (inhottavan) tuoksuisia nesteitä. Havaittiin, että insulan aktivaatio kasvoi voimakkaasti silloin kun koehenkilöt haistelivat inhottavia tuoksua. Seuraavassa osassa koetta tutkittaville näytettiin *videofilmejä* joissa toiset ihmiset haistelivat täsmälleen samoja miellyttäviä, neutraaleita tai inhottavan tuoksuisia nesteitä. Havaittiin, että pelkkä inhon ilmausten havaitseminen aktivoi *täsmälleen samaa* osaa insulaa kuin inhon kokeminen itse (Wicker, et al., 2003). Tästä pääteltiin, että insulaarinen korteksi osallistuu sekä inhon havaitsemiseen, että inhoon liittyvien kokemusten tuottamiseen.

Keholliset reaktiot ovat keskeinen osa tunteita. Voidaan jopa ajatella, että tunnekokemukset ovat niin merkityksellisiä ja voimakkaita juuri sen takia, että mielensisäiseen kokemukseen liittyy tietoisuus ja kokemus kehon toiminnan muutoksista. Tunteet ilman kehollisia muutoksia olisivat siis laimeampia ja

vähemmän tehokkaita muuttamaan toimintaamme ja käyttäytymistämme. Insulan keskeinen tehtävä tunteisiin liittyen näyttäisi olevan juuri somatonsensorinen ja viskeraalisen tiedon yhdisteleminen tunnekokemusta varten. Tämän tyyppiset kokemukset ovat keskeisiä monien huumaavien aiheuttamissa *mielihyvän* kokemuksissa. Voisiko siis olla, että insulan toiminnan muutokset saattaisivat heikentää huumaaviin aineisiin liittyvää addiktiivista käyttäytymistä?

Antonie Becharan tutkimusryhmä on havainnut (Naqvi & Bechara, 2009), että insula osallistuu juuri tällaisen mekanismin avulla addiktioiden ylläpitoon. He tutkivat tupakoitsijoita, joille oli tullut aivovaurio joko insulaariselle korteksille tai muualle aivoihin. Tutkimuksessa seurattiin, kuinka moni aivovauriopotilaista lopetti tupakanpolton aivovaurion seurauksena. Lähes 70% insulavauriopotilaista lopetti tupakoinnin aivovaurion jälkeen, kun vastaava luku verrokkiryhmässä oli useita kertoja pienempi. Tupakoinnin lopettaneet yksinkertaisesti totesivat, että tupakointi ei enää aiheuttanut mielihyvää. Vastaavia kokeita on saatu myös rottatutkimuksissa, joissa rotat on ensin ehdollistettu käyttämään amfetamiinia. Ehdollistamisen jälkeen rotat pyrkivät toistuvasti paikkaan jossa amfetamiinia on tarjolla, mutta insulan tilapäinen, kemiallinen deaktivoiminen hävittää tilapäisesti amfetamiininkäyttötaipumuksen. Taipumus kuitenkin palaa heti, kun kemikaalin vaikutus lakkaa. Tällaiset tulokset osoittavat, että insula ei kenties osallistukaan pelkästään inhon tuntemusten tuottamiseen, vaan sillä on laajempi rooli tunteisiin liittyvien kehollisten kokemuksen tuottamisessa. Koska keholliset tuntemukset (kuten vatsanväänneet tai oksennusrefleksi) ovat tyyppillisiä juuri inholle, ei ole yllättävää että insulan rooli on erittäin keskeinen juuri inhoa koettaessa.

Tyvitymakkeet – mielihyväjärjestelmän keskus

Esimerkiksi pelko ja inho ohjaavat toimintaa pois päin epämiellyttävistä asioista ja tapahtumista. *Mielihyväjärjestelmällä* puolestaan tarkoitetaan sellaisia aivojen osia ja alueita, jotka säätelevät käyttäytymistä tuottamalla mielihyvän kokemuksia ja täten suuntaamalla yksilöä miellyttäviä asioita kohden. Mielihyväjärjestelmä ei tuota pelkästään yksinkertaisia toistuvia tapoja, vaan monimutkaisempia, tavoitteellisia motivaatiotiloja. *Palkkiolla* tarkoitetaan sellaista seuraamusta, joka vahvistaa jotain käyttäytymismuotoa, ja mielihyvä taas tarkoittaa tietoista, kehollista kokemusta palkkion saavuttamisesta. Yleistäen voidaan siis todeta, että mielihyväjärjestelmä ohjaa käyttäytymistä siten että organismi suosii palkitsevia ja välttää rankaisevia käyttäytymismuotoja. Esimerkiksi koiria tai muita eläimiä koulutettaessa käytetään usein palkitsemista. Kun eläin tekee toivotun suorituksen kuten vaikkapa istuu tai kierii, sille annetaan pieni ruokapalkkio jonka aiheuttaman mielihyvän tunteen eläin oppii yhdistämään äskettäin tekemäänsä suorituksen palkkion aiheuttamaan mielihyvään. Täten eläin oppii vähitellen tavoittelemaan mielihyvää tekemällä sellaisia asioita, joista se saa mielihyvää aiheuttavia palkkioita. Useimmat tutkijat ovat sitä mieltä, että sekä ihmisillä että eläimillä havaittava mielihyvä on eri asia kuin ihmisten kokema ilo. Ilo on puhdasta mielihyvää abstraktimpi tunne, johon liittyy puhtaan mielihyvän lisäksi muita tekijöitä kuten esteettisiä, moraalisia ja kognitiivisia komponentteja. Lisäksi, mielihyvän kohteeseen syntyy usein voimakas halu, mutta iloa aiheuttavia

asioita ei tyypillisesti haluta tai himoita siinä missä mielihyvää aiheuttavia palkkioita.

Mielihyvää aiheuttavat palkkiot voidaan jakaa karkeasti kolmeen luokkaan. Ensinnäkin, biologisesti määräytyneitä niin kutsuttuja primääreitä palkkioita ovat seksuaalinen kontakti, ruoka ja juoma, suoja, sekä sosiaaliset kontaktit. Esimerkiksi lähes kaikkien nisäkkäiden mielihyväjärjestelmä reagoi tälaisiin palkkioihin. Toiseksi, koska mielihyväjärjestelmän toiminta mukautuu ympäristön ja oppimisen ansiosta, myös biologisesti merkiyksettömät ja kulttuurisidonnaiset *sekundaarit palkkiot* kuten musiikki, elokuvat tai altruistinen toiminta voivat aiheuttaa mielihyvän kokemuksia. Kolmanneksi, suoraan keskushermoston mielihyväjärjestelmään vaikuttavat huumaavat aineet kuten opioidit ja alkoholi aiheuttavat voimakkaita mielihyvän kokemuksia. Monet huumausaineet ovatkin vaarallisia juuri sen takia että ne 'väärinkäyttävät' mielihyväjärjestelmää. Mielihyväjärjestelmä on kehittynyt varmistamaan mielihyvän kokemuksia tuottamalla sen että yksilöt pyrkivät hankkimaan hengissä säilymisen ja suvun jatkamisen kannalta välttämättömiä resursseja. Huumausaineet tuottavat neurokemiallisesti samanlaisia, voimakkaita mielihyvän kokemuksia. Kokemukset voivat itsessään olla niin intensiivisiä, että käyttäjä jatkaa huumausaineen käyttöä mielihyvän takia vaikka hän tietää sen olevan haitallista. Kun mielihyvän takia alkanut käyttö on jatkunut riittävän pitkään, on huumausaineeseen jos saattanut muodostua addiktio jota on erittäin vaikeaa poistaa.

Mielihyväjärjestelmällä on kahdenlaisia tehtäviä: se tunnistaa ja koodaa mahdollisesti mielihyvää aiheuttavia kohteita, ja toisaalta tuottaa mielihyvän kokemuksia kun mielihyvää aiheuttavia palkkioita on saavutettu. Mielihyväjärjestelmä sijaitsee aivojen keskiosissa, ja sillä on monipuoliset hermostolliset yhteydet erityisesti prefrontaalikorteksille. Mielihyväjärjestelmän varhaiset tutkimukset liittyivät nimenomaan eläinten tyvitumakkeiden tutkimukseen. Kuuluisassa koesarjassaan James Olds ja Peter Milner tutkivat varhaisissa kokeissaan 1950-luvulla, miten tyvityumakkeiden sähköinen stimuloiminen vaikuttaa rottien käyttäytymiseen. He asettivat nukutetun rotan tyvitumakkeeseen pienen elektrodin, jonka avulla saatettiin johtaa heikkoa sähkövirtaa tyvitumakkeisiin. Virta oli niin heikkoa että sen avulla voitiin 'matkia' tyvitumakkeiden solujen tavallista viestintää, ja aikaansaada vastaavaa viestintää lisää. Elektrodi kiinnitettiin rotan päähän siten, että nukutuksesta herätetty rotta saattoi myöhemmin liikkua vapaasti häkissään. Oldsin ja Milnerin nerokas idea oli, että rotta saattoi itse stimuloida tyvitumakettaan painamalla häkissä olevaa pientä vipua. Jos sähkövirta saisi tyvitumakkeet tuottamaan mielihyvän kokemuksia rotta todennäköisesti painaisi sitä, mutta jos sähkövirta saisi tyvitumakkeet tuottamaan epämiellyttäviä tunteita, rotta voisi yksinkertaisesti olla painamatta vipua. Kokeessa havaittiin, että tyvitumakkeiden sähköstimulaatio aiheutti hyvin voimakkaita mielihyvän kokemuksia – kokeeseen osallistuneet rotat saattoivat paina vipua jopa seitsemän sataa kertaa tunnissa! Vivun aiheuttamat tunteet olivat niin voimakkaita, että vivun painelu sai rotat jopa unohtamaan syömisen ja juomisen. Näiden kokeiden perusteella tyvitumakkeita ja erityisesti *nucleus accumbensistä* alettiin kutsua aivojen *mielihyväkeskukseksi*.

Myöhemmissä kokeissa vastaavanlaisia elektrodeja on kiinnitetty muutamille vapaaehtoisille ihmiskoehenkilöille, joiden käyttäytyminen on ollut

vastaavaa kuin rotilla – omien tyvitumakkeiden sähköstimulaatio on ollut heistä erittäin palkitsevaa ja he ovat tehneet sitä toistuvasti. Ihmiset eivät kuitenkaan kerro kokevansa mitään suunnatonta mielihyvää tai onnea – enemmänkin halua saada painaa vipua uudestaan. Toiminnallista magneettikuvausta käyttävissä kokeissa on myöhemmin osoitettu, että erityisesti alemmat tyvitumakkeet osallistuvat erilaisten asioiden miellyttävyyden arvioimiseen ja mielihyväkokemuksen tuottamiseen. Esimerkiksi kun koehenkilöille näytetään fMRI-tutkimuksen aikana herkullisia, kaloripitoisia ruokia (mansikoita, suklaakakkua, jäätelöä) ja 'tylsää', matalakalorisia ruokia (papuja, näkkileipää, punajuuria), aivojen mielihyväkeskuksen toiminta kiihtyy herkullisia ruokia katsellessa enemmän (Beaver, et al., 2006).

Yhteenveto

Tunteet ovat lyhytkestoisia prosesseja, jotka tehostavat ihmisen toimintaa ja käyttäytymistä tilanteissa jotka sisältävät mahdollisuuksia ja uhkia. Emootiot ovat useassa vaiheessa syntyviä moniulotteisia prosesseja, jotka vaikuttavat ihmisen käyttäytymiseen ja toimintaan sekä keskushermoston toiminnan, sisäerityksen, ääreishermoston fysiologian, käyttäytymisen ja subjektiivisen kokemuksen tasolla. Täten tunteet mahdollistavat erilaisiin hyödyllisiin ja haitallisiin tapahtumiin liittyvän nopean, osittain automaattisen tiedonkäsittelyn. Vaikka aivoista ei olekaan kyetty paikallistamaan yhtä tunteiden prosessointiin erikoistunutta aluetta (vrt. esim. kuuloaivokuori), ovat tutkimukset kyenneet paikallistamaan kolmeen keskeiseen tunteeseen – pelkoon, inhoon ja mielihyvään – liittyvät aivojen radastot melko kattavasti. Tulevaisuuden suurimpia haasteita on näiden radastojen toiminnan ja ajallisen dynamiikan tutkiminen luonnollisissa olosuhteissa, sekä monimutkaisempiin, 'sosiaalisiin' tunteisiin kuten häpeään tai ylpeyteen liittyvien aivomekanismien selvittäminen.

Lähteet

- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, 372(6507), 669-672.
- Beaver, J. B., Lawrence, A. D., van Ditzhuijzen, J., Davis, M. H., Woods, A., & Calder, A. J. (2006). Individual differences in reward drive predict neural responses to images of food. *Journal of Neuroscience*, 26(19), 5160-5166.
- De Gelder, B. (2006). Towards the neurobiology of emotional body language. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(3), 242-249.
- de Gelder, B., Vroomen, J., Pourtois, G., & Weiskrantz, L. (1999). Non-conscious recognition of affect in the absence of striate cortex. *Neuroreport*, 10(18), 3759-3763.
- Dimberg, U., & Thunberg, M. (1998). Rapid facial reactions to emotional facial expressions. *Scandinavian Journal of Psychology*, 39(1), 39-45.
- Eimer, M., & Holmes, A. (2002). An ERP study on the time course of emotional face processing. *NeuroReport*, 13(4), 427-431.
- Ekman, P. (1992). An argument for basic emotions. *Cognition and Emotion*, 6, 169-200.
- Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (1995). International Affective Picture System (IAPS): NIMH Center for the Study of Emotion and Attention.

- LeDoux, J. E. (1995). Emotion: clues from the Brain. *Annual Review of Psychology*, 1995(46), 209-235.
- LeDoux, J. E. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 155-184.
- Morris, J. S., Ohman, A., & Dolan, R. J. (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, 393(6684), 467-470.
- Murphy, F. C., Nimmo-Smith, I., & Lawrence, A. D. (2003). Functional neuroanatomy of emotion: A meta-analysis. *Cognitive, Behavioral, and Affective Neuroscience*, 3, 207-233.
- Naqvi, N. H., & Bechara, A. (2009). The hidden island of addiction: the insula. *Trends in Neurosciences*, 32(1), 56-67.
- Panksepp, J. (1998). *Affective Neuroscience: The Foundations of Human and Animal Emotions*. New York: Oxford University Press.
- Phillips, M. L., Young, A. W., Scott, S. K., Calder, A. J., Andrew, C., Giampietro, V., et al. (1998). Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1408), 1809-1817.
- Vuilleumier, P. (2005). How brains beware: neural mechanisms of emotional attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(12), 585-594.
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J.-P., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40, 655-664.