

# Monitieteinen aivotutkimus

Kimmo Alho

Ihmisaivojen tutkimus edellyttää monitieteistä osaamista. Tutkimuskohteen lisäksi monitieteisyyden painetta lisäävät uudet aivotutkimusmenetelmät, joita kehitetään jatkuvasti tutkimuksen rinnalla. Ongelmaksi muodostuu kuitenkin se, että kullakin neurotiedettä leikkaavalla tieteenalalla tapahtuu nopeaa sisäistä kehitystä ja näin jo jonkin tietyn osa-alueen hallitseminen useammalla neurotiedettä leikkaavalla tieteenalalla on hyvin vaativaa. Niinpä aivotutkimusta tehdäänkin tavallisesti tutkimusryhmissä, joissa on useiden tieteenalojen erikoisosaajia.

Tutkimuksen rahoituksen kannalta aivotutkimuksen monitieteisyys on usein ongelma, sillä aivotutkimushankkeet sijoittuvat tavallisesti perinteisten tieteenalojen välimaastoon. Tämä on todettu myös Suomen Akatemiassa, joka on käynnistämässä erillistä Neurotieteen tutkimusohjelmaa vuosiksi 2005–2009.

## Sähköiset aivoovasteet

Tietyn yksilön aivojen rakenteen tarkka kuvaus on mahdotonta, sillä aivoissa on joidenkin arvioiden mukaan jopa 100 miljardia hermosolua. Kuitenkin esimerkiksi aivojen kuorikerroksen rakenteen peruspiirteet tunnetaan varsin hyvin, kiitos yli sata vuotta jatkuneen tutkimuksen, josta Camillo Golgi ja Santiago Ramón y Cajal jakoivat lääketieteen ja fysiologian Nobelpalkinnon jo vuonna 1906. Myös hermosolujen toiminnan perusperiaatteet on ymmärretty pitkään sähköfysiologisen ja biokemiallisen tutkimuksen ansiosta.

Kun synapsien toiminnan seurauksena tietyn aivoalueen kymmenissä tai sadoissa tuhansissa pyramidisoluissa tapahtuu samanaikaisesti sähköinen jännitemuutos, voidaan näi-

den jännitemuutosten yhteisvaikutus rekisteröidä pään pinnalle kiinnitetyillä elektrodeilla. Esimerkiksi toistamalla sama ääni useita satoja kertoja ja laskemalla keskiarvo ääntä seuraavasta aivosähkökäyrästä eli EEG:stä saadaan näkyviin äänen pään pinnalla aiheuttamat muuttaman mikrovoltin suuruiset jännitemuutokset, joiden syntypaikka on kuuloaivokuorella.

Magnetoencefalografialla eli MEG:llä voidaan taas rekisteröidä hermosolujoukon sähköisen toiminnan aiheuttamia magneettikenttiä ja näiden avulla paikantaa millimetritarkkuudella esimerkiksi kuuloaivokuorella aktivoitunut hermosolujoukko ja mallintaa se virtadipolilla. Yhdistämällä monikanavaisten MEG- ja EEG-rekisteröintien tulokset saadaan tietyissä tilanteissa varsin hyvä kokonaiskuva aivojen sähköisestä toiminnasta ja eri aivoalueiden aktivoitumisjärjestyksestä esimerkiksi kuunneltaessa ääniä.

## Aivojen aineenvaihdunnan ja verenkierron kartoitusmenetelmät

Magneettiresonanssikuvauksella eli MRI:llä (engl. *magnetic resonance imaging*) voidaan elävien ihmisten aivojen anatomiaa nykyisin kartoittaa millimetritarkkuudella. Tämänkin menetelmän takana on runsaasti fysiikan tutkimusta, josta esimerkiksi Paul Lauterbur ja Peter Mansfield jakoivat lääketieteen ja fysiologian Nobelpalkinnon vuonna 2003.

Aivokuoren hermosolut tarvitsevat toimiakseen verenkierron niille tuomaa happea ja glukoosia. Kun hermosolut tietyllä aivoalueella aktivoituvat, seuraa tästä myös paikallinen verenkierron vilkastuminen sekä happea kuljettavan hemoglobiinin suhteellisen osuuden paikallinen kasvu. Tätä hapettuneen hemoglobiinin lisääntymistä tietyllä aivoalueella voidaan nykyisin mitata toiminnallisella magneettikuva-

uksella eli fMRI:llä (engl. *functional magnetic resonance imaging*).

Monien sairaaloiden, esimerkiksi HUS:n Meilahden sairaalan, magneettikuvauslaitteilla voidaan tehdä myös toiminnallista magneettikuvausta. Omissa fMRI-tutkimuksissamme olemme kartoittaneet niitä aivoalueita, joiden toiminta vilkastuu, kun tarkkaavaisuus tahdonalaisesti suunnataan ääniin (Petkov ym. 2004; Rinne ym. 2005b) tai kun se tahattomasti kääntyy taustaanissä tapahtuviin muutoksiin (Rinne ym. 2005a).

Hieman kauemmin käytössä ollut menetelmä on positroniemissiotomografia eli PET. Tällä menetelmällä kartoitetaan aivojen paikallisia verenkierron tai aineenvaihdunnan muutoksia mittaamalla verenkiertoon johdetun radioaktiivisen leimaaja-aineen jakautumista aivoissa esimerkiksi tehtäväsuorituksen aikana. Säteilyannokset ovat tietysti hyvin pieniä ja vaarattomia tutkittavalle koehenkilölle tai potilaalle.

Omissa PET-tutkimuksissamme olemme esimerkiksi esittäneet koehenkilöille samanaikaisesti puhetta ja kirjoitettua tekstiä (Alho ym. 2003; Vorobyev ym. 2004). Koehenkilöiden tehtävänä oli joko kuunnella puhetta tai lukea tekstiä hiljaa mielessään. Sekä kuuntelu- että lukutilanteessa aivoverenkierto vilkastui voimakkaammin vasemmassa kuin oikeassa aivopuoliskossa. Puheenkuuntelutilanteessa aivotoinnin vilkastumista havaittiin kuuloalueilla, mukaan lukien kuuloaivokuoren takaosassa sijaitseva nk. Wernicken alue, jonka vaurio aiheuttaa puheen ymmärtämisen häiriön. Aivotointa vilkastui myös vasemman aivopuoliskon otsalohkossa nk. Brocan alueella, jonka vaurio puolestaan aiheuttaa puheen tuottamisvaikeuksia. Brocan alue aktivoitui myös lukutilanteessa samoin kuin vasemman aivopuoliskon näköaivokuorialueet.

Tuloksemme siis tukevat aiempia tutkimustuloksia vasemman aivopuoliskon tärkeätä roolia kielellisen informaation käsittelyssä. Tulokset osoittavat osaltaan myös sen, että psyykkisiä toimintoja, kuten esimerkiksi puheen kuuntelua tai lukemista, ei yleensä voida paikantaa millegään tietyille aivoalueelle vaan niihin liittyy useiden aivoalueiden toiminnallisen verkoston aktivoituminen.

## Oppiminen ja aivotointa

Puheen käsittelyä aivoissa voidaan tutkia myös rekisteröimällä sähköisiä ja magneettisia aivo-

vasteita puheäänteisiin ja niiden muutoksiin. Hyvä esimerkkinä tällaisesta tutkimuksesta on suomalais-virolainen yhteistutkimus (Näätänen ym. 1997), joka on samalla oivallinen esimerkki aivotutkimuksen monitieteisyydestä, sillä tutkimusryhmäämme kuului psykologian, puhetieteiden, akustiikan ja fysiikan asiantuntijoita.

Tässä tutkimuksessa selvitettiin suomalaisen ja virolaisten koehenkilöiden aivovasteita suomen- ja virokielen yhteisiin /ö/- ja /o/-äänteisiin sekä viro /õ/-äänteeseen, joka sijaitsee fysikaalisesti /ö/:n ja /o/:n välissä. Vaikka koehenkilöidemme tarkkaavaisuus oli suunnattu pois äänneistä, synnyttivät toistuvan /e/-äännten sijasta ajoittain esitetyt /ö/- ja /o/-äänneet suomalaisten koehenkilöiden aivoissa suuremman nk. *mismatch negativity* (MMN) -aivovasteen kuin viro /õ/-äänne. Tämä vaste oli suurimmillaan noin 180 ms:n kuluttua äänneen alusta. Suomalaisten aivot siis reagoivat herkimmin oman äidinkielen äänneisiin. Virolaisilla koehenkilöillä, joiden äidinkieleen kaikki kolme /ö/-/o/ -jatkomon äännettä kuuluvat, ei tällaista eroa havaittu. MEG:llä tehty jatkokoe osoitti aiempien vastaavien kokeiden tavoin, että äännessä tapahtuvan muutoksen aiheuttama MMN-vaste syntyi kuuloaivokuorella. Lisäksi todettiin, että se oli suomalaisilla koehenkilöillä voimakkaampi vasemman kuin oikean aivopuoliskon kuuloalueilla vasteena suomenkielen äänneisiin. Sen sijaan suomalaisten aivot eivät näyttäneet käsittelevän viro /õ/-äännettä samalla lailla puheäänneenä, koska tämä äänne aiheutti yhtä pienen aktivaation kummassakin aivopuoliskossa.

Puolivuotiailla ja vuoden ikäisillä lapsilla tehty jatkotutkimus (Cheour ym. 1998) osoitti, että kieliympäristön kuuloaivokuorta muovaava vaikutus ilmenee jo ensimmäisen elinvuoden aikana. Puolivuotiailla suomalaislapsilla syntyi suurempi aivovaste viro /õ/-äännteeseen kuin suomen /ö/-äännteeseen, ilmeisesti siksi että viro /õ/-äänne on fysikaalisesti kauempana toistuvasti esitetystä /e/-äänneestä kuin suomen /ö/. Sen sijaan vuoden ikäisillä suomalaislapsilla todettiin suurempi vaste suomen /õ/:hön kuin viro /õ/:hön.

Näiden tulosten mukaan kieliympäristö on siis muovannut kuuloaivokuoren suosimaan omaan äidinkielen äänneitä elämän toisen vuosipuoliskon aikana, siis jo ennen puhumaan oppimista. Näiden ja vastaavien tulosten osoittama varhaislapsuudessa tapahtuva aivojen voimakas toiminnallinen muovautuminen saattaa myös uuteen valoon kysymyksen perimän

ja ympäristön merkityksestä lapsen kehitykselle. Tällaisten tulosten pohjalta voidaan olettaa, että esimerkiksi joissakin suvuissa kulkeva musikaalisuus voi paljolti olla seurausta lapsuusajan rikkaasta musiikkiympäristöstä.

## Aivotoimintojen muotoutuminen

Uuden kielen oppiminen voi kuitenkin muokata kuuloaivokuoren toimintaa aikuisiälläkin. Esimerkiksi suomalais-unkarilaisessa tutkimuksessa mitattiin MMN-vasteita /ä/-äänneeseen joka ajoittain esitettiin toistuvan /e/-äänneen sijasta (Winkler ym. 1999). Tämä voakaalimuutos synnytti *mismatch negativity* -vasteen suomalaisilla koehenkilöillä muttei unkarilaisilla, joille suomen /e/:n ja /ä/:n erottaminen toisistaan on vaikeaa. Sen sijaan Suomeen aikuisiällä muuttaneilla ja täällä suomea oppineilla unkarilaisille vaste /e/-/ä/ -muutokseen syntyi samansuuruisena kuin suomalaisillakin.

Aivotoimintojen muotoutumista niin varhaislapsuudessa kuin aikuisiässäkin osoittaa myös esimerkiksi amerikkalainen tutkimus, jossa fMRI-menetelmällä tutkittiin viittomakielen käsittelyä kuulevien aikuisten aivoissa (Newman ym., 2002). Osa koehenkilöistä oli oppinut viittomakielen varhaislapsuudessa kuroilta vanhemmiltaan, osa taas oli opetellut sen vasta aikuisiällä. Kummassakin ryhmässä viittomakielen seuraaminen aktivoi osin samoja aivoalueita kuin tekstin lukeminen. Nämä aivoalueet ovat myös osin päällekkäisiä edellä mainittujen puheen kuuntelun aikana aktivoituvien aivoalueiden kanssa.

Varhaislapsuudessa viittomakielen oppineet erosivat kuitenkin myöhemmin viittomaan oppineista: Vain varhaislapsuudessa viittomakielen oppineilla todettiin aktivaatiota oikean aivopuoliskon päälakilohkossa viittomakielen havaitsemisen aikana. Kummassakin ryhmässä todettiin aktivaatiota viittomakielen havaitsemisen aikana myös vasemman aivopuoliskon liike- ja tuntoaivokuorilla. Tämä aktivaatio saattaa liittyä nk. peilisolujärjestelmään (Hari ym. 1998; Möttönen ym. 2005). Peilisolujärjestelmä aktivoituu ihmisen havainnoissa toisen ihmisen liikesuorituksia ja on ilmeisen tärkeä sosiaalisessa vuorovaikutuksessa.

Kielellisiin toimintoihin ja peilisolujärjestelmään kohdistuva aivotutkimus osoittaa lisääntyviä yhteistyömahdollisuuksia neuro- ja sosiaalitieteiden välillä. On kuitenkin syytä muistaa, että syy-seuraus-suhteita ei näissä kysy-

myksissä riittävästi tunneta. On perustellumpaa olettaa, että esimerkiksi edellä esiteltyt tulokset liittyvät aivotoimintojen voimakkaaseen muovautumiseen sosiaalisen kehityksen aikana kuin selittää yhteiskunnallisia ilmiöitä aivoista käsin, vaikka aivot toiminnallaan tietysti mahdollistavatkin sosiaalisen vuorovaikutuksen ja aivojen toimintahäiriöt voivat sitä haitata.

## Mitä tapahtuu hermosoluissa?

Hermosolujen ja niiden muodostamien verkostojen toiminnallinen muotoutuminen kehityksen ja oppimisen aikana perustuu ilmeisesti hermosoluja yhdistävissä synapseissa tapahtuviin muutoksiin (ks. esim. Virsu 1991). Kehityksen ja oppimisen aikana käyttämättömiä synapsiyhteyksiä karsiutuu ja uusia syntyy aivoissa jatkuvasti. Toisaalta olemassa olevat synapsiyhteydet voivat voimistua toiminnaltaan pitkäaikaisiksi.

Tällaista voimistumista kutsutaan englanniksi nimellä *long-term potentiation* (LTP; ks. esim. Collingridge & Bliss 1987). Normaalitytilanteessa aktiopotentiaaloin saapuessa glutamaattia välittäjäaineena käyttävään synapsiin, synapsipäätteestä vapautuva glutamaatti avaa vain ne postsynaptisen hermosolun solukalvon kanavat, joiden kautta positiivisesti varautuneet natrium-ionit pääsevät sisään hermosoluun. Tämän seurauksena hermosolun sisällä tapahtuu jännitemuutos positiiviseen suuntaan. Kun hermosolun muissa synapseissa tapahtuu samanaikaisesti riittävä määrä vastaavia tapahtumia ja jännitemuutosten summa ylittää solun laukeamiskynnyksen, hermosolussa syntyy aktiopotentiaali, joka etenee pitkin aksonia vaikuttamaan hermosoluverkon seuraaviin hermosoluihin. Kun jännitemuutosten summa ylittää huomattavasti hermosolun laukeamiskynnyksen, saattaa se saavuttaa tason, nk. muotoutuvuuskynnyksen (Virsu 1992).

Jos muotoutuvuuskynnys saavutetaan, aukeavat glutamaatin ja hermosolun sisäisen jännitemuutoksen yhteisvaikutuksesta myös aktiivisten synapsien nk. NMDA-kanavat, joiden kautta kalsium-ionit pääsevät hermosolun sisään. Kalsium aiheuttaa hermosolussa joukon vielä osin tuntemattomia reaktioita, joiden seurauksena synapsin toiminta voimistuu pitkäaikaisesti siten, että jatkossa synapsin aktivoituminen saa aikaan tavallista voimakkaamman reaktion postsynaptisessa hermosolussa. Hermosolu alkaa siis suosia tietyistä hermosoluis-

ta tulevia yhteyksiä.

Tällaisiin synapsien toimintamuutoksiin ilmeisesti perustuu myös em. tulokset joiden mukaan esimerkiksi tietyin kielen oppiminen johtaa siihen, että kuuloaivokuori herkistyy tämän kielen äänneille ja selittää ilmeisesti laajemmin aivojen toiminnallista organisoitumista uusia taitoja opittaessa, esimerkiksi opeteltaessa viittomakieli vasta aikuisiällä.

Virsun (1992) esittämän mallin mukaan varsinaisten informaatiota välittävien yhteyksien lisäksi hermosolun toimintaan voivat vaikuttaa erilaiset tukiyhteydet, joiden aktiivisuus riippuu esimerkiksi vireytyksestä, motivaatiosta ja tarkkaavaisuudesta. Tämä sopii hyvin sen tiedon kanssa yhteen, että sekä oppiminen että hermosolujen toiminnallinen muovautuminen esimerkiksi kuuloaivokuorella (*Recanzone* ym. 1993; *Näätänen* ym. 1993) edellyttävät tiettyä vireytilaa ja tarkkaavaisuutta ainakin aikuisilla yksilöillä – varhaislapsuudessa synapsiyhteyksien muutokset ovat ilmeisesti vähemmän riippuvaisia tällaisista tekijöistä.

Tarkkaavaisuus vaikuttaakin voimakkaasti aivojen toimintaan (*Alho* ym. 1999). Koetulostemme mukaan koehenkilöiden kuunnellussa tietyssä suunnassa esiintyviä ääniä verrattuna tilanteeseen, jossa heidän tarkkaavaisuutensa suunnattiin pois äänistä, aktivaatio lisääntyi sekä kuuloaivokuorella, että aivojen otsalohkoissa ja pienellä päälakilohkon alueella oikeassa aivopuoliskossa.

Kuuloaivokuoren lisääntynyt aktivaatio liittyy ilmeisesti tarkkaillussa suunnassa esiintyvien äänten valintaan tarkempaan käsittelyyn. Oppimistehtävässä tämä tarkkaavaisuuteen liittyvä lisäaktivaatio ilmeisesti auttaisi myös muodostamaan kuuloaivokuorelle pysyvämpiä muistiedustuksia opeteltaville äänille, vaikka pa vieraan kielen äänneille.

Kuuloaivokuoren herkistäminen tarkkailuille äänille tapahtuu ilmeisesti otsa- ja päälakilohkojen aktivoituneiden alueiden ohjauksessa. Nämä otsa- ja päälakilohkojen aktivaatiot sopivat hyvin yhteen sen tiedon kanssa, että samojen alueiden vauriot aiheuttavat tarkkaavaisuuden suuntaamisen ja ylläpidon ongelmia. Myös tarkkaavaisuuteen, kuten yleensäkin kognitii-visiin toimintoihin, liittyy siis usean aivoalueen toiminnallisen verkoston aktivoituminen.

## Neuroteologiaa

Tiede-lehdessä vuonna 2001 ilmestyneessä ar-

tikkelissa (*Holmes* 2001) käsiteltiin mm. amerikkalaista tutkimusta (*Newberg* ym. 2001), jossa rekisteröitiin aivoverenkiertoa buddhalaisen mietiskelyn aikana. Samaa tutkimusta esiteltiin 14.12.2004 TV1:n esittämässä BBC:n dokumentissa "Onko jumala aivoissa?".

Tutkimuksessa todettiin, että mietiskelijän keskittyessä mielikuvaan uskonnollisesta symbolista eli mantrasta ja saavuttaessa lopulta "ykseyden tunteen" aivot toiminta lisääntyy otsalohkoissa, mutta vähenee oikean aivopuoliskon päälakilohkossa verrattuna tilanteeseen, jossa koehenkilölle ei annettu mitään varsinaista tehtävää.

Otsalohkotoiminnan vilkastumisen tulkittiin liittyvän tarkkaavaisuuden suuntaamiseen uskonnolliseen mielikuvaan. Päälakilohkon aktiivisuuden vähenemisen taas oletettiin liittyvän siihen, että mietiskelijä sulkee ulkomaailman tietoisuutensa ulkopuolelle. Siis tulokset näyttävät liittyvän pikemminkin tarkkavaisuuden suuntaamiseen kuin uskonnolliseen kokemukseen. Tästä ei kuitenkaan voida olla varmoja, sillä tutkimuksessa ei ollut toista koetilannetta, jossa mietiskelyn sijasta olisi keskitytty ajattelemaan jotakin maallisempaa asiaa, mikä voisi aiheuttaa samanlaisia muutoksia aivotoinnassa kuin mietiskely.

Samassa BBC:n dokumentissa kerrottiin, kuinka jotkut ohimolohkoepilepsiaa sairastavat potilaat kokevat uskonnollisia kokemuksia kohtaustensa aikana tai niiden jälkeen. Aivojen toimintahäiriöiden aiheuttamat kokemukset eivät kuitenkaan todista, että näiden kokemusten syntyperä olisi aivoissa. Ei ole oikeastaan kovinkaan yllättävää, että todellisuudesta irrallisille harha-aistimuksille annetaan yliluonnollisia tulkintoja, kun uskonto ja myös erilaiset muut uskomukset ovat osa vallitsevaa kulttuuriamme.

Vaikka nk. neuroteologia onkin kiinnostava uusi tutkimusalue, korkeampiin henkisiin toimintoihin liittyviä aivotointoja tutkittaessa olisi aina muistettava sulkea pois se mahdollisuus, että tulokset riippuvat jostakin yksinkertaisesta tekijästä, esimerkiksi tarkkaavaisuudesta tai ympäröivästä kulttuurista.

## Aivot ja ympäristö

Menestyksellinen aivotutkimus perustuu monien tieteenalojen yhteisiin ponnisteluihin. Luonnontieteillä on luonnollinen yhteys aivotutkimukseen selvitetessä aivojen rakennetta ja

toimintaa sekä kehitettäessä uusia aivotutkimusmenetelmiä. Psykologista tietoa taas tarvitaan erityisesti ihmisaivojen toiminnan tutkimuksessa. Psykologisissa kokeissa on jo yli sadan vuoden ajan korostettu koetilanteiden kontrolloinnin merkitystä ja tuloksia selittävien tekijöiden tarkkaa määrittelyä. Näitä seikkoja ei tule unohtaa tutkittaessa ihmisaivojen toimintaa uusilla tutkimusmenetelmillä.

Aivotutkimuksella on myös uusia kiinnostavia yhteyksiä humanistiseen ja yhteiskuntatieteellisen tutkimukseen, mistä ovat hyvänä esimerkkinä em. tutkimukset, joilla on yhteyksiä kielitieteisiin ja sosiaalitieteisiin.

Pohdittaessa aivotuominnan yhteyksiä arkielämän inhimilliseen toimintaan on kuitenkin syytä varovaisuuteen tehtäessä johtopäätöksiä näiden yhteyksien suunnasta: Aivot kehittyvät ja muotoutuvat ihmisen toimiessa vuorovaikutuksessa ympäristönsä kanssa, ja vaikka aivot osaltaan mahdollistavat tämän vuorovaikutuksen, niin tätä vuorovaikutusta ei yleensä voida selittää aivoista käsin. Poikkeuksen muodostavat kuitenkin aivojen toimintahäiriöt, sillä aivoaurioiden ja -sairauksien sekä joidenkin psykiatristen sairauksien ja kehityshäiriöiden kohdalla aivotuominnan häiriöt voivat selittää inhimillisen toiminnan häiriöitä.

On syytä kuitenkin muistaa, että näin ei välttämättä aina ole ja että syy ihmisen kognitiivisen, emotionaalisen ja sosiaalisen toiminnan häiriöihin, silloinkin kun niihin liittyy poikkeava aivotuomintaa, voi löytyä pikemminkin ympäristöstä kuin aivoista.

#### KIRJALLISUUTTA

Alho, K., Medvedev, S.V., Pakhomov, M.S., Roudas, M., Tervaniemi, M., Reinikainen, K., Zeffiro, T. & Näätänen, R. (1999): "Selective tuning of the left and right auditory cortices during spatially directed attention". *Cognitive Brain Research*, 7, 335-341.

Alho, K., Vorobyev, V.A., Medvedev, S.V., Pakhomov, M.S., Roudas, M., Tervaniemi, M., van Zuijen, T. & Näätänen, R. (2003): "Hemispheric lateralization of cerebral blood-flow changes during selective listening to dichotically presented real speech." *Cognitive Brain Research*, 17, 201-211.

Cheour, M., Eeponiene, R., Lehtokoski, A., Luuk, A., Allik, J., Alho, K., & Näätänen R. (1998): "Development of language-specific phoneme representations in the infant brain." *Nature Neuroscience*, 1, 351-353.

G. L. Collingridge, G.L. & Bliss, T.V.P. (1987): "NMDA receptors – their role in long-term potentiation". *Trends in Neurosciences*, 10, 288-293.

Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S. & Rizzolatti, G. (1998): "Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 15061-15065.

Holmes, B. (2001): "Uskonnollinen kokemus – tunneaivojemme luomus?" *Tiede* 7/2001, 42-46.

Möttönen, R., Järveläinen, J., Sams, M. & Hari, R. (2005): "Viewing speech modulates activity in the left SI mouth cortex". *NeuroImage*, 24, 731-737.

Newberg, A., Alavi, A., Baime, M., Pourdehnad, M., Santanna, J. & d'Aquili, E. (2001): "The measurement of regional cerebral blood flow during the complex cognitive task of meditation: a preliminary SPECT study". *Psychiatry Research: Neuroimaging Section*, 106, 113-122.

Newman, A.J., Bavelier, D., Corina, D., Jezzard, P. & Neville, H. J. (2002): "A critical period for right hemisphere recruitment in American Sign Language processing." *Nature Neuroscience*, 5, 76-80.

Näätänen, R., Lehtokoski, A., Lennes, M., Cheour, M., Huotilainen, M., Iivonen, A., Vainio, M., Alku, P., Ilmoniemi, R.J., Luuk, A., Allik, J., Sinkkonen, J. & Alho, K. (1997): "Language-specific phoneme representations revealed by electric and magnetic brain responses." *Nature*, 385, 432-434.

Näätänen, R., Schröger, E., Karakas, S., Tervaniemi, M. & Paavilainen P. (1993): "Development of a memory trace for a complex sound in the human brain." *NeuroReport*, 4, 503-506.

Petkov, C. I., Kang, X., Alho, K., Bertrand, O., Yund, E. W. & Woods, D. L. (2004): "Attentional modulation of human auditory cortex." *Nature Neuroscience*, 7, 658-663.

Recanzone, G.H., Schreiner, C.E. & Merzenich, M.M. (1993): "Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys." *Journal of Neuroscience*, 13, 87-103.

Rinne, T., Degerman, A. & Alho, K. (2005a): "Superior temporal and inferior frontal cortices are activated by infrequent sound duration decrements: An fMRI study." *NeuroImage*, 26, 66-72.

Rinne, T., Pekkola, J., Degerman, A., Autti, T., Jääskeläinen, I.P., Sams, M. & Alho, K. (2005b): "Modulation of auditory cortex activation by sound presentation rate and attention." *Human Brain Mapping*, painossa.

Virsu, V. (1992): "Aivojen muotoutuvuus ja kuntoutuminen." Helsinki: Kuntoutussäätiö.

Vorobyev, V. A., Alho, K., Medvedev, S. V., Pakhomov, S. V., Roudas, M. S., Rutkovskaya, J. M., Tervaniemi, M., van Zuijen, T. L. & Näätänen R. (2004): "Linguistic processing in visual and modality-nonspecific brain areas: PET recordings during selective attention." *Cognitive Brain Research*, 20, 309-322.

Winkler, I., Kujala, T., Tiitinen, H., Sivonen, P., Alku, P., Lehtokoski, A., Czigler, I., Csépe, V., Ilmoniemi, R. J. & Näätänen R. (1999): "Brain responses reveal the learning of foreign language phonemes." *Psychophysiology*, 36, 638-642.

*Kirjoittaja on professori Helsingin yliopiston Psykologian laitoksella. Kirjoitus perustuu esitelmään Tieteen päivillä 13.1.2005. kimmo.alho@helsinki.fi*