

Neuraalinen inhibitio kognitiivisten toimintojen selittäjänä

Tässä kirjoitelmassa tarkastellaan inhibitiota eli hermostollisen toiminnon ehkäisyä lähinnä kuulo- ja näköaistin alueilla muutaman keskeisen tutkimusartikkelin pohjalta. Esseen tavoitteena on kuitenkin pohtia ennen kaikkea sitä, miten tällainen aistijärjestelmien tasolla havaittu inhibitio voisi olla yhteydessä ylempien kognitiivisten tasojen ehkäisytoimintoihin. Tällaisia ehkäiseviä vaikutuksia on havaittu muun muassa muistin alueella: tarkkaavaisuustoiminnoissa tarvitaan tarpeettoman informaation ehkäisemistä. Myös kielen kärjellä -ilmiöiden syynä on ajateltu olevan inhibitorisia toimintoja.

1. Inhibitio tornipöllön suuntakuulon muotoutuvuudessa¹

Niin tornipöllön kuin nisäkkäidenkin suuntakuulo perustuu kahden erilaisen tietovirran käsittelyyn: ITD (*interaural time difference*) ja ILD (*interaural level difference*). Näistä ITD rekisteröi äänen paikkaa vaakasuorassa suunnassa ja perustuu siihen, että ääni saapuu - pään asennosta ja suunnasta riippuen - eri korviin hieman eri aikaan. ILD taas mittaa äänen tulosuunnan vaihtelua korkeussuunnassa ja perustuu äänisignaalin vaimenemiseen tai vahvistumiseen äänen suunnan ja taajuuden mukaan. Tornipöllöllä (*Tyto Alba - barn owl*) ILD:tä vahvistaa lisäksi se, että pöllön vasen ja oikea korva ovat hieman eri korkeudella, jolloin korvat aistivat yli 4 kHz:n taajuuksien äänten suuntaa niiden voimakkuuden mukaan eri tavalla. Pöllön vasen korva tulkitsee voimakkaamman äänen tulevan alhaalta ja oikea korva voimakkaamman äänen tulevan ylhäältä.

Kaikilla lajeilla ITD- ja ILD-tietovirrat prosessoidaan rinnakkain. Äänen taajuus on järjestäytynyt tonotooppisesti (eli tietyt hermosolut aistivat tietyntaajuisia ääniä) primaarilla kuuloalueella. Tornipöllöllä tämä taajuustieto ja suuntavihjeet yhdistyvät keskiaivoissa sijaitsevissa tumakkeissa. Näistä tärkein on alakukkulan ulompi tumake, ICX (*external nucleus of inferior colliculus*), joka vastaa siitä, että tornipöllö pystyy suunnistamaan kuulon mukaan. ICX:stä on löydetty ns. tilaspesifejä neuroneja, jotka reagoivat vain tietystä suunnasta tuleviin ääniin ja ovat valikoivia erilaisille ITD:n ja ILD:n yhdistelmille. Näin signaalien tulosuunnista muodostuu avaruudellinen kartta, jonka mukaan pöllö suunnistaa ja saalistaa. ICX:stä on viedyt hermoratayhteydet keskiaivojen kattoon (*optic tectum*), joka toiminnaltaan vastaa nisäkkäiden ylempää kukkula (*superior colliculus*).

Tornipöllön suuntakuuloalueet ovat kiinteässä yhteydessä näköaistialueisiin. Niiden on todettu olevan myös hyvin muotoutuvia ja herkkiä oppimiselle. Tornipöllöjen suuntakuuloa on tutkittu erityisesti näkökenttää vääristävien prismojen avulla, jotka nuorella, alle 200 päivän ikäisellä, pöllöllä muuttavat hermosolujen reagoitiherkkyttä ensin näköalueilla ja noin puolessatoista kuukaudessa myös kuuloalueilla. Näin siis nuoren pöllön visuaalis-motorinen sopeutuminen on nopeampaa kuin auditoris-motorinen eikä edellinen muutu iän myötä. Vanhat, yli 400 päivän ikäiset, pöllöt eivät pysty vastaavaan sopeutumiseen lainkaan. Erityisen kiinnostavaa on se, että prismojen

¹ Esseen tiedot pohjautuvat tornipöllön suuntakuulon osalta Masakazu Konishin (2003) ja Eric Knudsenin (2002) artikkeleihin sekä näköaistin avaruudellisen tarkkaavaisuuden osalta Stewart Shippin (2004) artikkeliin. Muut lähteet on mainittu asianomaisessa yhteydessä.

pitämiseen nuorena sopeutunut tornipöllö säilyttää myös normaalin, synnynnäisen suuntanäkönsä ja -kuulonsa. Tällä tavalla opetettu pöllö pystyy siis suunnistamaan normaalisti sekä prismojen kanssa että ilman prismoja. Herääkin kysymys, millaiseen mekanismiin tällainen toimintojen rinnakkaisuus oikein perustuu.

Tornipöllön keskiaivot ovat erityisen muotoutuvia ICX-tumakkeen ja keskiaivojen katon alueilla. Tutkimusten mukaan ICX-tumakkeessa versoo uusia, muuntuneille suunnille herkistyneitä neuroneita ja syntyy uusia synapseja. Myös vanhojen hermosolujen herkkyysalueet muuttuvat. Oppimisen kannalta ratkaisevia ovat neuronien glutamatergiset reseptorit, jotka toimivat glutamaatti-välittäjäaineen välityksellä. Noin puolet näistä reseptoreista on erityistyyppisiä NMDA-reseptoreita (n-metyyli-D-aspartaatti).

Mittauksissa on todettu, että monet ICX:n reseptorit reagoivat sekä normaaleihin että prismojen pidon aikana opittuihin ärsykkeisiin, mutta eri tavalla eri ärsykkeisiin. ICX:n hermoyhteydet muuntuvat lähinnä kahdella eri tavalla: syntyy uusia synapseja ja NMDA-reseptorien määrä suhteessa AMPA-reseptoreihin kasvaa. Jos kokeissa käytettiin NMDA-reseptoreita tukkivaa kemikaalia, solujen vasteet normaaleihin ärsykkeisiin vähenivät puoleen, kuten voi odottaa (vain puolet reseptoreista on näitä NMDA-reseptoreita). Lisäksi vasteet opittuihin ärsykkeisiin vähenivät osittain tai kokonaan. Kun sen sijaan käytettiin AMPA-reseptoreita tukkivaa kemikaalia, vasteet normaaleihin ärsykkeisiin vähenivät enemmän kuin vasteet opittuihin ärsykkeisiin.

Molempien toimintojen, sekä synnynnäisen että opitun, säilymisen kannalta oleellista on se, että hermosolujen reagointi normaaleihin ärsykkeisiin ehkäistään eli inhiboidaan silloin, kun pöllöllä on prismat päässä. Molekyylitasolla neuronien normaalin toiminnan ehkäisy näyttää perustuvan GABA_A-reseptorien inhibitoriseen vaikutukseen, joka ehkäisee reagoinnin normaaleihin ärsykkeisiin oppimisvaiheen aikana. Tällöin neuronien muotoutuvuus kasvaa ja eksitatoriset eli jännitettä kiihottavat vaikutukset solussa lisääntyvät. Jos GABA_A-reseptorien toiminta ehkäistään uuden ITD-kartan muodostumisen jälkeen, neuronit reagoivat normaaleihin ärsykkeisiin, ei opittuihin. Näin siis samatkin hermosolut pystyvät reagoimaan sekä normaaleihin että opittuihin ärsykkeisiin eri reseptorien avulla.

Osa keskiaivojen muotoutuvuudesta näyttäisi perustuvan myös keskiaivojen katon (*optic tectum*) muutokseen. NMDA-signaalivirrat näyttävät käynnistyvän vain solun depolarisaation (solun sisä- ja ulkopuolen välisen jännite-eron pienenemisen) seurauksena. Sen vuoksi on ajateltu, että katosta tulisi ICX-tumakkeeseen ns. ohjaava signaali, joka olisi peräisin näköalueelta. Tämä olisi loogista, koska pimeässä saalistaessaan pöllön pitäisi pystyä suuntaamaan katseensa äänisignaalin mukaan. Tällaista ohjaavaa signaalia ei kuitenkaan ole löydetty.

2. Inhibitio kädellisten silmien liikkeiden ohjauksessa

Kädellisillä näköaistimuksen käsittelyyn osallistuvat varsinaisten takaraivossa sijaitsevien aivokuoren näköalueiden lisäksi myös jotkut aivokuoren aliset eli subkortikaaliset tumakkeet. Näistä tärkeimmät ovat yläkukkula (*superior colliculus*) ja talamuksen pohjatumake (*pulvinar nucleus*). Yläkukkula vastaa tornipöllön ja monien muiden lintujen keskiaivojen kattoa (*optic tectum*).

Yläkukkulassa tapahtuu itsenäistä näköinformaation prosessointia, sillä se reagoi eri ärsykkeisiin kuin silmän verkkokalvo tai näköaivokuori. Yläkukkulan ylin visuaalinen

kerros ja alin liikettä ohjaava kerros ovat molemmat topografisesti järjestäytyneet ts. sen neuronit ovat järjestyneet paikkatiedon sijainnin mukaan (vrt. tornipöllön suunta-kuuloalueen tonotooppiset kartat). Lisäksi näkökentässä näkyvän ärsykkeen sijaintiin reagoivat solut vastaavat kummassakin kerroksessa toisiaan. Alin kerros ei ohjaa kuitenkaan varsinaista sakkadia (eli silmänliikettä) kohti ärsykettä, vaan sitä edeltävää valmistelevaa liikettä. Ylimmän kerroksen solut reagoivat näköärsykkeeseen välittömästi kohteen ilmestyttyä ja alimman kerroksen liikeneuronit hieman myöhemmin mutta ennen sakkadia (Purves ym., 2004).

Talamuksen pohjatumake taas on assosiatiivinen tumake, joka vastaanottaa informaatiota näköaivokuorelta lateraalisen polvitumakkeen kautta (*lateral geniculate*). Pohjatumake toimii eri aivoalueiden viestintäkeskuksena, joskaan eri alueilta tulevat tietovirratt eivät yhdisty siellä suoraan. Otsalohkosta ja päälaen alueelta tulevat tietovirratt ja vastaavasti ohimolohkon alemmilla alueilta tuleva informaatio tulevat pohjatumakkeeseen eri alueille.

Pohjatumakkeita on oikeastaan kaksi, taaempi (dorsaalinen) ja etummainen (ventraalinen). Dorsaalitumake ottaa vastaan aisti-informaatiota päälaen alueelta ja ylemmän ohimolohkon alueilta. Etummainen tumake taas saa näkö tietoa takaraivolohkon ja alemman ohimolohkon alueilta. Jälkimmäinen vastaa lähes täysin ns. ventraalista visuaalista rataa, jonka on todettu käsittelevän näköaistimuksen väri-, muoto- ja syvyys-tietoa (ns. mitä-rata).

Yläkukkulasta tuleva aistitieto muodostaa topografiset kartat myös etummaisessa tumakkeessa. Karttoja on itse asiassa kaksi: primaari ja sekundaari, joista primaari saa enemmän syötettä yläkukkulasta. Myös kaikilta ventraalisen visuaalisen radan alueilta tulee syöte molemmille kartta-alueille. Niiden topografia on siis päällekkäistä ja osittain yhdistynyttä. Syytä tällaiseen kaksoisedustukseen ei tunneta. Visuaalisen tarkkaavaisuuden ohjaussignaalit eli sakkadien suunnittelusignaalit välittyvät näille kartoille yläkukkulan kautta.

Visuaalisen tarkkaavaisuuden suuntautumiselle on kehitetty useita erilaisia malleja. Useimmat niistä pitävät sisällään ajatuksen ärsykkeen erottuvuudesta (*saliency*), joka ohjaa katseen suuntautumista. Shippin kehittämän RNA-mallin (*real neural architecture*) mukaan erottuvuusjärjestelmä olisi hajautettu ja etummainen pohjatumake toimisi sen viimeisenä vaiheena. Malli sisältää myös aivokuorelta tulevan palautteen samoille alueille, joilta erottuvuustieto on peräisin. Tämä selittäisi joiltain osin syytä etummaisen tumakkeen topografisen tiedon kaksoisedustukseen.

Mallin mukaan katseen suuntaamisessa muodostuu tärkeäksi ns. paluu-inhibitio (*inhibition of return*), joka ehkäisee katseen palaamista aikaisemmin havaittuun ärsykkeeseen. Tällaisen inhibition mekanismeja ei tunneta, mutta se tiedetään, että yläkukkula välittää paluu-inhibitiota. Lisäksi järjestelmä tarvitsee ohjaavaa vaikutusta aivokuorelta, jotta liikkuvan kohteen jatkuva seuraaminen olisi mahdollista.

3. Paluu-inhibition ja solutason inhibition vertailua

Hermosolutasolla tietovirtojen yhdistäminen eli integraatio perustuu kahteen mekanismiin: ajalliseen tai avaruudelliseen sähköjännitteen summautumiseen seuraavan solun dendriiteissä ja soomassa. Jotta jänniteimpulssi käynnistyisi seuraavassa solussa, tarvitaan useiden eri signaalivirtojen summautumista EPSP:ksi eli eksitoivaksi (kiihot-

tavaksi) synapsin jälkeiseksi potentiaatioksi. Ajallinen summautuminen tarkoittaa useiden peräkkäisten EPSP:eiden tuloa samaan edeltävään hermosoluun. Avaruudellisessa summautumisessa taas solun eri osissa syntyy (tai naapurisolusta tulee) samanaikaiset EPSP:t.

Solutason inhibitio eli signaalin ehkäisy tapahtuu sekin kahdella eri tavalla. Kun lisää inhibitorisia (esimerkiksi AMPA-kanavia) avautuu, EPSP:n ajallinen ja avaruudellinen summautuminen vähenee. Mutta inhibitio (IPSP eli ehkäisevä synapsin jälkeinen potentiaali) voi vähentää myös suoraan EPSP:n voimakkuutta (amplitudia). Tornipöllöllä synnynnäisen suunnistussignaalin inhibitio ICX:llä perustuu nimenomaan jälkimmäiseen mekanismiin.

Shippin kehittämän RNA-mallin paluu-inhibition hermosolutason mekanismeja ei siis tunneta, mutta oletetaan, että tällaisen inhibition ei välttämättä tarvitse olla edellä kuvatun kaltaista neuraalista inhibitiota. Paluu-inhibitio voisi olla myös otsalohkon ja päälaenlohkon näkökenttien (ns. FEF ja PEF, *frontal ja parietal eye field*) laukaisemaa aktivaatiota, joka tulee samalta puolelta kuin näköaistimus ja joka kilpailussa voittaa sen sijainti-informaation, johon katse on kohdistettu aikaisemmin. Mallissa ei ole selitetty sen tarkemmin, miten tällainen vaihtoehto toteutuisi hermosolu- ja molekyyli-tasolla.

4. Inhibition merkitys kognitiivisessa tiedonkäsittelyssä

Tornipöllön suunnistuksen oppimiseen vaikuttavat solu- ja molekyyli-tason inhibitiomekanismit tunnetaan siis varsin tarkkaan ja ne näyttävät olevan hyvin samanlaisia kuin neuraalitason lateraaliset inhibitiomekanismit yleensäkin. Yöeläimenä tornipöllö on kuitenkin erikoistunut suunnistamiseen yksinomaan äänen mukaan, ja herääkin kysymys, miten hyvin tornipöllöltä löydetty mekanismit vastaavat ihmisen vastaavia toimintoja. Onko siis myös ihmisellä sellaisia toimintoja, jotka säilyvät uuden oppimisesta huolimatta ja sen rinnalla inhibitiota hyödyntäen?

Auditorisia tilakarttoja on löydetty muiltakin nisäkkäiltä. Niitä on löydetty ICX-tumakkeesta marsuilta ja yläkukkulasta (*superior colliculus*) freteiltä, kissoilta ja marsuilta. Mutta niitä on tutkittu nisäkkäillä hyvin vähän ja monet tutkijat pitävätkin tällaisia karttoja poikkeuksina. Tornipöllökin oppii suunnistamaan, vaikka kyseisten karttallisten aivoalueiden toiminta ehkäistäisiin. Tällöin syntyy uudet yhteydet alempien tumakkeiden, talamuksen ja etuaivojen välille. Tämä todistaa kuitenkin vain nuorten aivojen yleisestä joustavuudesta ja muotoutuvuudesta. Inhibition käytöstä muotoutuvuuden apuna ei näissä muutoksissa ole mitään todisteita.

Auditorisen tilakartan iästä riippuvaista muotoutuvuutta ja GABA-inhibitiota on kuitenkin löydetty myös marsuilta. On myös arveltu, että pitkäkestoinen oppiminen ylipäätään saattaisi perustua samantyyppiseen inhibitioon muissakin eläinryhmissä. Knudsenin mukaan tällaista nuoruusajan herkkyyksikauden oppimista voisi olla esimerkiksi laululintujen laulu, nisäkkäiden ja lintujen leimautumiskäyttäytyminen ja kielen oppiminen ihmisellä. Mutta missä määrin inhibitio liittyy uuden oppimiseen ja synnynnäisen tiedon säilyttämiseen, jää arvailujen varaan.

Kiinnostavaa olisi myös tietää, olisiko neuraalitason inhibitiolla ja esimerkiksi muistiin liittyvissä tarkkaavaisuustoiminnoissa havaitulla inhibitiolla mitään yhteistä. Englen (1996, Engle ym. 1999) mukaan sanaluettelotesteissä hyvin selvinneet, hyvämuis-

tiset henkilöt pystyvät parempaan tarkkaavaisuuteen sen ansiosta, että he pystyvät paremmin ehkäisemään aikaisempia ärsykejä, jotka ovat samankaltaisia kuin muistettavat ärsykkeet. Huonompimuististen ongelmana on, että heidän mieleenpainamis- ja mieleenpalautusstrategiansa ovat automaattisempia, jolloin ehkäisy ei ole riittävää ja uudet ärsykkeet aktivoivat laajemman alueen myös aikaisemmista ärsykeistä, eikä niitä pystytä pitämään erillään uusista ärsykeistä.

Tarkkaavaisuus aiheuttaakin muutoksia aivojen aktivaatiossa, kuten jotkut aivokuvantatutkimukset osoittavat. Esimerkiksi Gross ym. (2004) on todennut visuaalisen tarkkaavaisuustehtävän aikaista beta-aktivaatiota otsalohkon, päälaen-lohkon ja ohimolohkon alueella. Kokeissa havaitut aktivaation muutokset heijastivat tehtävän vaatimia tarkkaavaisuuden muutoksia ja näkyivät muutoksina myös koehenkilön käyttäytymisessä. Mutta millaisten neuraalitason mekanismien varassa tällainen kognitiivisen tason tarkkaavaisuusmekanismi mahdollisesti toimii, ei ole tiedossa. Onko kyse neuraalitason inhibitiosta vai samantyyppisestä kilpailussa voittaneiden ärsykkeiden aiheuttamasta suuremmasta aktiviteetista, jolla paluu-inhibitiota selitetään?

Myös kilpailevien ärsykkeiden malleja muistuttavia malleja löytyy ylempien kognitiivisten toimintojen puolelta. Esimerkiksi Nairnen työmuistin piirremallin (*Feature model*, 1988, 1990) mukaan primaarimuistissa (vastaa muiden muistimallien lyhytkestoista muistia) olevan ärsyksen piirrevihjeitä verrataan sekundäärisessä muistissa (eli säilömuistissa) oleviin piirteisiin. Se ärsyke, jonka piirteet sopivat parhaiten säilömuistissa oleviin piirteisiin, tulee tunnistetuksi. Tämän laskennallisen mallin avulla pystytään selittämään monia muistikokeissa saatuja ristiriitaisiakin tuloksia. Mallissa ei ole otettu huomioon tarkkaavaisuuden vaikutusta eikä siinä sinänsä oleteta myöskään minkäänlaista hermojen aktivaatiota tai inhibitiota. Periaatteellisesti malli näyttäisi kuitenkin toteuttavan voittaja-saa-kaiken-hypoteesia.

Vaikka näissä toiminnallisissa kognitiivisissa malleissa ei ole otettu huomioon neuraalitason toimintoja, niin visuaalisten havaintojen puolella yksittäissolumittaukset ovat tuoneet sitäkin tarkempaa tietoa. Esimerkiksi makakien näköaivokuoren alueilla V2 ja V4 (ventraalinen mitä-rata) tehdyt mittaukset näyttävät todistavan tarkkaavaisuuden aiheuttamasta painotuksesta näköärsyksen seurauksena syntyneessä yksittäisten solujen aktivaatiossa (esim. Reynolds ym. 1999). Kyse on kahden läheisen hermosolun aktivaation yhteisvaikutuksesta, jolloin tarkkaavaisuuden kohdistuminen toisen solun näkökentässä olevaan kohteeseen kasvattaa sitä solujen keskinäistä yhteisvaikutusta entisestään, jonka kahden kohteen yhtäaikainen läsnäolo tuo. Vastaavanlaista painotettua solupopulaatioiden välistä kilpailua (*biased competition*) on löydetty myös dorsaaliradan alueella (ns. kuinka-rata) liikeaivokuorella.

Tällaisesta ärsykkeiden aiheuttamasta neuraalisten representaatioiden välisestä kilpailusta on todettu olevan kolme erilaista toiminnallista seuraamusta ja Moldakarimov työryhmineen (2005) on kehittänyt hermoverkkomallin, joka selittäisi nämä seuraamukset inhibitoristen mekanismien voimakkuuden mukaan. Mallin mukaan heikon inhibition aikana useita neuroniryhmiä on aktiivisena samanaikaisesti kahdella eri puolella. Tällöin kaksi samanaikaisesti esitettyä kuvaa aiheuttaa aktivaation, joka jää puoleen siitä, mitä kummankin soluryhmän aktivaatio olisi yksinään. Kohtalaisen voimakkaan inhibition aikana taas havaitaan heilumista (oskillaatiota) kahden soluryhmän aktivaation välillä. Tällaista oskillaatiota ilmenee muun muassa silloin, kun eri silmiin tulee eri ärsykkeet tai molempiin silmiin tulevat ärsykkeet ovat keskenään ristiriitaisia. Voimakkaan inhibition ollessa kyseessä ”voittaja saa kaiken”, eli voittanut neuronipopulaatio inhiboi muiden soluryhmien toiminnan kokonaan.

Neuraalitasoon lateraaliseen inhibitioon verrattavia hypoteeseja ja malleja on kehitelty myös ylempiä, kognitiivisia toimintoja varten. Esimerkiksi Anderson ja Spellman (1995) ovat sitä mieltä, että interferenssiteoriat eivät riitä selittämään unohtamista pitkäkestoisen episodisen muistin puolella, vaan tarvitaan myös inhibitiota. Heidän mukaansa inhibitiota tarvitaan niiden laskennallisten ongelmien ratkaisemiseen, joita syntyy, kun muistista palautettaessa on tehtävä valintoja palautettavien asioiden välillä.

Vaikka inhibitio pitkäkestoisen muistin alueella näyttäisi ensi silmäyksellä olevan keuhkostaan aivan eri luokkaa kuin havaintotoimintojen puolella, näiden välillä ei Andersonin ja Spellmanin mukaan tarvitse kuitenkaan olla mitään ristiriitaa. Havaintotoimintoja testataan usein hyvin opituilla ja monta kertaa toistetuilla ärsykkeillä, kun taas pitkäkestoisessa muistissa on kyse usein ainutkertaisista tapahtumista, episodeista. Ei siis ole ihme, jos tilanteessa, jossa ensimmäinen mieleentuleva vastaus pitää ehkäistä (ns. negatiivisen primingin testit), ehkäisy kestää vain muutamia satoja millisekunteja, mutta jonkin asian pysyminen poissa mielestä pitkäkestoisen muistin kokeissa voi kestää useita kymmeniä minutteja. Usein toistuvien ärsykkeiden ollessa kyseessä inhibitio kohdistuu vain yhteen harhauttavaan ärsykkeeseen, kun taas yhden avaruudellisen ja ajallisen piirteen inhibiointi voi säilömuistin puolella vaikuttaa koko ainutkertaisen episodin palautuksen häiriintymiseen. Tutkijoiden mukaan edellä kuvattu pitkäkestoisen unohtaminen voi johtua juuri niistä samoista mekanismeista, joiden ansiosta on mahdollista valita, kumpaan kohdistaa huomionsa, ulkoiseen maailmaan vai sisäisiin representatioihin. Valinnasta riippuen inhibitio voi kohdistua valitsematta jääneeseen vaihtoehtoon ja heikentää siten koko episodin muistamista.

Myös kielen kärjellä -ilmiötä (*tip-of-the-tongue*) on juuri Andersonin, Spellmanin ja muiden tutkijoiden malleihin perustuen selitetty sillä, että nimi tai sana inhiboituu juuri sillä hetkellä, kun se pitäisi sanoa (Brown, 2000). Kiinnostavaa näissä säilömuistiin liittyvissä hypoteeseissa on se, että nuorten tornipöllöjen kyky oppia uusia spatiaalisia toimintoja prismojen pidon seurauksena inhiboimalla normaalia, synnynnäistä toimintaa, säilyy koko pöllön eliniän eli kohdistuu nimenomaan säilömuistiin. Tältä pohjalta Knudsenin oletus, että herkkyykskauden oppiminen esimerkiksi kielen tasolla perustuisi vastaaviin mekanismeihin kuin tornipöllöllä, ei enää vaikutakaan aivan niin kaukaa haetulta.

Sitä, perustuuko kognitiivisten toimintojen puolella havaittu inhibitio neuraalitasolla inhibitioon vai kilpailevaan aktivaatioon vai ehkä niiden yhdistelmään (vrt. Moldakarimovin malli), ei vielä tiedetä. Visuaalisen havainnon tasolta näyttää olevan pitkä hyppäys kognitiivisen tason mekanismeiden selittämiseen. Jännittävää on kuitenkin seurata, olisiko kilpailevan aktivaation mekanismeilla selitettävissä jopa Dennettin esittämä tietoisuuden monivedosmalli (*multiple drafts model*), jonka mukaan eri kilpailevat prosessit ovat rinnakkaisia ja vain yksi pääsee tietoisuuteen. Houkuttelevinta olisi ajatella, että samantyyppinen neuraalinen inhibitiomekanismi ilmeni kaikilla tasoilla: havaintojen, tarkkaavaisuuden, muistitoimintojen ja jopa tietoisuuden tasolla. Ehkä totuus ei kuitenkaan ole aivan näin yksinkertainen...

Kiitokset

Lämmin kiitos Mari Laineelle ja Miika Pihlajalle terävistä kommentteista ja hyvin tarpeelliseksi osoittautuneista lähdeviitteistä.

Lähteet

- Anderson M. C., Spellman B. A., 1995: On the status of inhibitory mechanisms in cognition: Memory retrieval as a model case, *Psychological Review*, 102, 1, Jan: 68-100
- Brown S.R., 2000: Tip-of-the-Tongue Phenomena: An Introductory Phenomenological Analysis, *Consciousness and Cognition*, 9, 4, Dec: 516-537
- Engle R.W., 1996: Working Memory and Retrieval: an Inhibition-Resource Approach, Teoksessa Richardson J.T.E (toim), *Working Memory and Human Cognition*, 89-119
- Engle R., Kane M., Tuholski S., 1999: Individual Differences In Working Memory Capacity And What They Tell Us About Controlled Attention, General Fluid Intelligence, And Functions Of The Prefrontal Cortex, Teoksessa A.Miyake ja P.Shah (toim.), *Models of Working Memory. Mechanisms of Active Maintenance and Executive Control*, Cambridge: University Press, 103-134
- Dennett D.C., 1999: Tietoisuuden selitys, Helsinki: Art House
- Gross J., Schmitz F., Schnitzler I., Kessler K., Shapiro K., Hommel B., Schnitzler A., 2004: Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans, *PNAS*, August 31, 101, 35: 13050-13055
- Knudsen E., 2002: Instructed learning in the auditory localization pathway of the barn owl, *Nature*, 417:322-328
- Konishi M., 2003: Coding of Auditory Space, *Annual Review of Neuroscience*, 26:21-55
- Moldakarimov S., Rollenhagen J.E., Olson C.R., Chow C.C., 2005: Competitive Dynamics in Cortical Responses to Visual Stimuli, *Journal of Neurophysiology*, 94: 3388-3396
- Nairne J. S., 1988: A framework for interpreting recency effects in immediate serial recall, *Memory & Cognition*, 16, 343-352
- Nairne J.S., 1990: A feature model of immediate memory, *Memory & Cognition*, 18, 251-269
- Purves ym., 2004: Neuroscience, Third edition, Massachusetts: Sinauer Ass., 462-463
- Shipp S., 2004: The brain circuitry of attention, *Trends in Cognitive Sciences*, 8:5,
- Reynolds J.H., Chelazzi L. ja Desimone R., 1999: Competitive Mechanisms Subserve Attention in Macaque Areas V2 and V4, *The Journal of Neuroscience*, March 1, 19, 5: 1736-1753