

**AIVOJEN RYTMISEN TOIMINNAN EROT ONNISTUNEISSA JA EPÄONNISTUNEISSA
TYÖMUISTIPROSESSEISSA VISUAALISEN TYÖMUISTITEHTÄVÄN AIKANA**

Aino Aaltonen

Helena Hassel

Pro gradu -tutkielma

Psykologian laitos

Jyväskylän yliopisto

Huhtikuu 2021

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO

Psykologian laitos

AALTONEN, AINO JA HASSEL, HELENA: Aivojen rytmisen toiminnan erot onnistuneissa ja epäonnistuneissa työmuistiprosesseissa visuaalisen työmuistitehtävän aikana

Pro gradu -tutkielma, 23 s., 2 liitettä

Ohjaaja: Jan Kujala

Psykologia

Huhtikuu 2021

Työmuistin toiminta jaetaan tallennus-, ylläpito- ja mieleenpalautusvaiheeseen. Työmuistin vaiheita on tutkittu neuraalisella tasolla tarkastelemalla niihin kytkeytyviä oskillaatioita, mutta käsitys eri oskillaatioiden roolista työmuistiprosesseissa on vielä osin epäselvä. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli tarkastella työmuistin tallennus- ja ylläpitovaiheeseen sekä häiriöärsykkeen inhibointiin liittyviä oskillaatioita vertaamalla onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten aikaista aivotoimintaa visuaalisen työmuistitehtävän aikana. Tutkimus toteutettiin osana WM-Inhibition-MEG -projektia. Tutkimukseen osallistui 10 koehenkilöä, jotka olivat iältään 19–28-vuotiaita. Koeasetelmana käytettiin kasvokuvista muodostuvia sarjoja, jotka sisälsivät tallennuskuvan, häiriökuvan ja kohdekuvan. Koehenkilön tehtävänä oli verrata kohdekuvaa aiemmin esitettyyn tallennuskuvaan ja ilmoittaa nappia painamalla, olivatko kuvat samat. Mittaukset suoritettiin magnetoenkefalografialla, ja aineisto analysoitiin aika-taajuusanalyysimenetelmällä. Tutkimuksessa havaittiin eroavaisuuksia onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä. Theta-alfa-taajuuskaistalla havaittiin pienempää voimakkuutta onnistuneissa suorituksissa työmuistin ylläpitovaiheessa ennen häiriökuvan esittämistä vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alueella. Heti häiriökuvan esittämisen päättymisen jälkeen havaittiin todennäköisesti inhibitioon liittyvää suurempaa voimakkuutta onnistuneissa suorituksissa alfa-taajuuskaistalla vasemman otsalohkon alueella. Lisäksi ylläpidon loppuvaiheessa havaittiin pienempää voimakkuutta onnistuneissa suorituksissa beta-taajuuskaistalla oikean ohimo- ja takaraivolohkon alueella. Tulosten perusteella voidaan todeta, että onnistuneissa ja epäonnistuneissa suorituksissa on eroavaisuuksia, jotka ovat löydettävissä aivojen oskillaatorisesta toiminnasta. Jatkotutkimuksen myötä oskillaatioiden toistaiseksi epäselvistä rooleista työmuistin toiminnassa voidaan saada lisää tietoa.

Avainsanat: MEG, magnetoenkefalografia, työmuistin vaiheet, visuaalinen työmuisti, oskillaatiot

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ

Department of Psychology

AALTONEN, AINO JA HASSEL, HELENA: The differences in rhythmic brain activity between successful and unsuccessful working memory processes during a visual working memory task.

Master's thesis, 23 pp., 2 appendices

Supervisor: Jan Kujala

Psychology

April 2021

Working memory can be divided into three phases: encoding, maintenance, and retrieval. These phases have been studied on a neural level by observing the related oscillations. However, the roles of different oscillations in working memory processes remain partly unclear. The aim of this study was to examine oscillations related to encoding and maintenance and the inhibition of a distractor by comparing the brain activity during successful and unsuccessful trials during a visual working memory task. The study was conducted as a part of the WM-Inhibition-MEG project. Ten participants, aged 19-28, took part in the experiment. The experimental paradigm consisted of trials with facial images, and each trial consisted of three images: an encoder, a distractor, and a target image. The participants' task was to compare the target image to the previously shown encoder image and indicate with a button press whether the images were the same or different. The measurements were recorded using magnetoencephalography and the data was analysed using time-frequency analysis method. We observed differences between successful and unsuccessful trials. There was less power in theta-alpha frequency band within the left temporal and occipital lobes during successful trials during maintenance before distractor stimulus. Immediately after the distractor stimulus we observed greater alpha power in the left frontal lobe during successful trials. This was most likely related to inhibition. In addition, we observed less beta band power in the right temporal and occipital lobes during successful trials. The results indicate that there are differences between successful and unsuccessful trials which can be observed within the oscillatory functions of the brain. This research serves as a starting point for more extensive research on the role of neural oscillations in successful working memory functions.

Key words: MEG, magnetoencephalography, phases of working memory, visual working memory, oscillations

SISÄLLYSLUETTELO

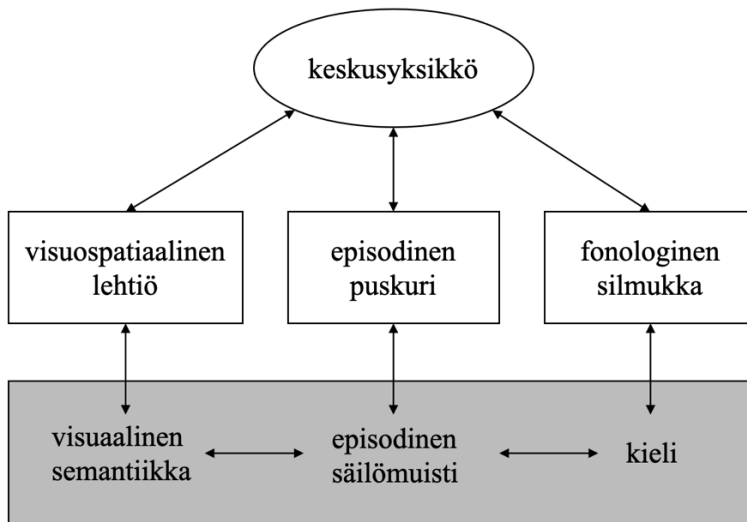
JOHDANTO	1
Työmuistiteoria	1
Oskillaatiot	3
Työmuistin vaiheet.....	4
Tallennus.....	5
Ylläpito	6
Mieleenpalautus	7
Tutkimuskysymykset ja tavoitteet	8
MENETELMÄT	9
Koeasetelma	9
Koeasetelman kehitys	10
Tutkittavat	11
MEG-datan keräys	11
Behavioraalisen aineiston analysointi	12
MEG-aineiston analysointi	12
MEG-aineiston tilastollinen analyysi.....	14
TULOKSET	14
Behavioraaliset tulokset	14
MEG-tulokset.....	14
Aikaikkuna A.....	15
Aikaikkuna B	17
POHDINTA	19
LÄHTEET	23
LIITTEET	28

JOHDANTO

Työmuisti on keskeinen osa ihmisen tiedonkäsittelytoimintoja, ja sitä hyödynnetään jatkuvasti arkielämässä. Säilömuistiin tallennukseen verrattuna työmuistiprosessit ovat lyhytkestoisia ja välittömiä. Työmuistin toiminnan ajatellaan riippuvan solujen toistuvasta laukeamisesta, ja työmuistia onkin tutkittu erityisesti oskillaatioiden kautta. Oskillaatioilla viitataan aivojen rytmisiin toimintoihin (Cole & Voytek, 2017). Työmuistin toiminta jaetaan aivotutkimuksissa usein kolmeen vaiheeseen: tallennus-, ylläpito- ja mieleenpalautusvaiheeseen. Ihmisillä solupopulaatioiden oskillaatioita tutkitaan tyypillisesti magnetoencefalografialla (MEG) tai elektroencefalografialla (EEG). Työmuistiin liittyviä oskillaatioita on tutkittu laajasti, mutta eri oskillaatioiden roolista työmuistiprosesseissa ei ole toistaiseksi yhtenäistä käsitystä. Erityisen vähälle huomiolle on jäänyt työmuistiprosessien onnistumisten ja epäonnistumisten välisten erojen tarkastelu. Tämän tutkimuksen tavoitteena on tarkastella aivojen rytmisen toiminnan eroja onnistuneissa ja epäonnistuneissa visuaalisissa työmuistisuorituksissa, ja siten lisätä tietoa toistaiseksi suhteellisen vähän tutkitusta aiheesta. Oskillatorisen toiminnan eroavaisuuksia pyritään tarkastelemaan työmuistin eri vaiheisiin kytkeytyen. Aineistonkeruu toteutetaan magnetoencefalografialla ja analyysit suoritetaan aika-taajusanalyysimenetelmällä.

Työmuistiteoria

Työmuistilla viitataan järjestelmään, joka ylläpitää väliaikaisesti tietoa mielessä ja muokkaa sitä (Baddeley, 2009). Työmuisti on käsitteenä kehittynyt lyhytkestoisen muistin käsitteestä, ja välillä käsitteitä käytetään kirjallisuudessa edelleen rinnakkain samasta ilmiöstä puhuttaessa. Baddeley (2012) kuitenkin korostaa työmuistiin liittyvää muistiaineksen työstämistä, joka erottaa sen käsitteenä lyhytkestoisesta muistista. Baddeleyn (2012) työmuistimalli koostuu neljästä komponentista: fonologisesta silmukasta, visuospatiaalisesta lehtiöstä, episodisesta puskurista ja keskusyksiköstä (kuva 1).



Kuva 1. *Baddeleyn työmuistimalli (2012)*

Fonologinen silmukka toimii väliaikaisena muistivarastona fonologiselle informaatiolle. Baddeleyn (2003) mukaan fonologinen silmukka käsittää varaston, jossa kielellinen tieto säilyy muutamien sekuntien ajan, sekä kertausjärjestelmän, jonka avulla tietoa ylläpidetään aktiivisesti (engl. subvocal rehearsal). Fonologisen silmukan kapasiteetti on hyvin rajallinen, ja siihen vaikuttaa erityisesti muistettavien sanojen pituus ja artikulatorinen kesto (Baddeley, 2012).

Visuospatiaalisen mielikuvan ylläpidossa ja manipuloinnissa hyödynnetään visuospatiaalista lehtiötä (Baddeley, 2012). Lehtiö jakautuu visuaaliseen ja spatiaaliseen komponenttiin (Baddeley, 2009). Logie (2011) erottelee visuaalisen varaston (engl. visual cache) ja sisäisen kirjurin (engl. inner scribe) erillisiksi visuospatiaalisen lehtiön toiminnoiksi. Visuaalisessa varastossa säilytetään visuaalista informaatiota joitakin sekunteja ja sen kapasiteettiin vaikuttaa visuaalisen ärsykkeen monimutkaisuus. Sisäinen kirjuritoiminto pitää mielessä avaruudellisia liikkeitä.

Episodinen puskuri sitoo useammasta eri lähteestä tulevaa tietoa yhdeksi kokonaisuudeksi (Baddeley, 2012). Se hyödyntää muita työmuistin komponentteja, havaintoja ja säilömuistia. Episodinen puskuri käsittelee moniulotteisia episodeja tai mieltämysyksiköitä (engl. chunk), ja sen kapasiteetti on noin neljä mieltämysyksikköä. Puskuri toimii rajapintana työmuistin ja episodisen säilömuistin välillä (Baddeley, 2012).

Keskusyksikkö (engl. central executive) on järjestelmä, joka ohjaa työmuistin toimintaa (Baddeley, 2012). Sen tehtäviin kuuluu erilaisia toiminnanohjauksen toimintoja, kuten tarkkaavuuden kiinnittäminen, tarkkaavuuden jakaminen oleellisten ärsykkeiden välillä sekä eri toimintojen välillä joustavasti vaihtaminen. Baddeleyn (2012) näkemys keskusyksiköstä on yhteneväinen Normanin ja Shallicen (1986) mallin kanssa, jonka mukaan toimintaa ohjataan kahdella eri tavalla. Helpot, vähän tietoista kontrollia vaativat tehtävät suoritetaan opittujen tapojen tai skeemojen avulla (Baddeley

2012). Vaativien tehtävien kohdalla otetaan käyttöön SAS-järjestelmä (engl. supervisory attentional system), toinen toiminnanohjauksen muoto, joka vaatii tietoisempaa kontrollia (Baddeley 2012).

Oskillaatiot

Oskillaatioilla viitataan aivojen rytmisiin toimintoihin (Cole & Voytek, 2017). EEG:llä ja MEG:llä mitattavat oskillaatiot syntyvät solupopulaatioiden synkronisesta aktiivisuudesta, ja niitä on eritaajuisia (Jensen ym., 2007). Eri oskillaatioiden syntymekanismit poikkeavat hieman toisistaan, mutta usein niihin kytkeytyvät inhibitoriset ja eksitatoriset postsynaptiset potentiaalit, ja monilla taajuuksilla myös gabaergisten ja glutamatergisten hermosolujen vuorovaikutus (Friston ym., 2015; Roux & Uhlhaas, 2014). Amplitudin kasvu mitattavassa EEG- ja MEG-signaalissa viittaa synkronian lisääntymiseen ja amplitudin pieneneminen desynkronoitumiseen (Başar & Güntekin, 2012). Oskillaatioiden on havaittu kytkeytyvän moniin kognitiivisiin toimintoihin (Nyhus & Curran, 2010). Erillisiä kognitiivisia prosesseja voi tapahtua samalla taajuudella, ja näitä on mahdollista erottaa toisistaan esimerkiksi aallon muotoa tarkastelemalla (Cole & Voytek, 2017). Työmuistin kannalta keskeisiä oskillaatioita ovat theta- (4–8 Hz), alfa- (8–12 Hz) ja gamma-oskillaatiot (30–90 Hz) (Roux & Uhlhaas, 2014). Useissa tutkimuksissa työmuistitoimintoihin on liitetty myös beta-oskillaatiot (13–30 Hz) (Spitzer & Haegens, 2017).

Theta-oskillaatiot ovat taajuuskaistalla 4–8 Hz esiintyviä oskillaatioita, ja niitä on havaittu aivoissa erityisesti hippokampuksessa ja neokorteksilla (Herweg ym., 2020). Theta-oskillaatioita voidaan havaita liikkeiden aikana sekä erilaisiin kognitiivisiin tehtäviin liittyen (Herweg ym., 2020). Ihmisillä theta-oskillaatiot liitetään yleisimmin muistiprosesseihin (Herrmann ym., 2016), mutta yksimielistä käsitystä theta-oskillaatioiden roolista ei toistaiseksi ole (Hasselmo & Stern, 2014).

Alfa-oskillaatiot määritellään usein taajuuskaistan 8–12 Hz oskillaatioiksi, tosin taajuuskaistassa on jonkin verran yksilöllistä vaihtelua (Bazanov & Vernon, 2014; Cole & Voytek, 2017). Alfa-aaltojen tunnettu ominaisuus on amplitudin pienentyminen reaktiona silmien avaamiseen tai kognitiivisen kuormituksen lisäämiseen (Bazanov & Vernon, 2014). Aluksi alfa-oskillaatioiden ajateltiin viittaavan lähinnä aivojen kortikaalisten osien lepotilaan (engl. idling), mutta sittemmin käsitys alfa-oskillaatioiden roolista on laajentunut, ja niiden on havaittu liittyvän laajasti monenlaisiin sensorisiin ja kognitiivisiin prosesseihin (Başar & Güntekin, 2012, Roux & Uhlhaas, 2014). Alfa-oskillaatioita löytyy useilta eri alueilta sekä aivokuorelta että subkortikaalisilta alueilta (Roux & Uhlhaas, 2014).

Beta-oskillaatiot tapahtuvat taajuuskaistalla 13–30 Hz (Engel & Fries, 2010). Niiden aktiivisuutta on havaittu erityisesti sensorimotoristen toimintojen yhteydessä, ja aktiivisuus on

suurimmillaan liikettä seuraavan tasaisen pitovaiheen aikana. Kognitiivisissa toiminnoissa beta-oskillaatioita on löydetty ylhäältä alaspäin -prosessoinnin (engl. top-down processing) aikana. Engel ja Fries (2010) ehdottavat beta-oskillaatioiden kytkeytyvän sensorimotorisen ja kognitiivisen tilan ylläpitoon.

Gamma-aallot ovat korkeataajuisia oskillaatioita, jotka sijoittuvat 30–90 Hz:n taajuuskaistalle (Buzsáki & Wang, 2012). Gamma-oskillaatioita on havaittu useilla eri alueilla sekä aivokuorella että subkortikaalisilla alueilla (Buzsáki & Wang, 2012). Tutkimusten mukaan gamma-oskillaatiot vaikuttaisivat liittyvän aivokuoren aktivoitumiseen ja mahdollisesti myös kohteiden havaitsemisen prosesseihin (Herrmann ym., 2016; Murray & Herrmann, 2013).

Työmuistin vaiheet

Työmuistin toiminta riippuu solujen toistuvasta laukeamisesta (Lisman, 2010). Tämä laukeaminen tapahtuu rytmisesti, joten työmuistin toimintaa voidaan tutkia oskillaatioiden avulla. Oskillaatiot mahdollistavat aistitiedon säilyttämisen työmuistissa väliaikaisesti sekä tiedon manipuloimisen ja hyödyntämisen päätöksenteossa (Düzel ym., 2010; Roux ym., 2012). Eri taajuuksilla on havaittu solupopulaation synkronian lisääntymisestä johtuvaa amplitudin kasvua työmuistitehtävän aikana (Roux & Uhlhaas, 2014). Lisäksi on havaittu pitkän välimatkan synkronoitumista (> 2 cm), jota voidaan tutkia oskillaatioiden vaiheiden avulla (Roux & Uhlhaas, 2014).

Aivojen alueet ovat vuorovaikutuksessa toistensa kanssa muodostaen laajoja verkostoja (Kim, 2019). FMRI- ja PET-tutkimukset työmuistiin kytkeytyvistä hermoverkostoista ovat nostaneet työmuistille keskeisiksi aivoalueiksi dorsolateraalisen etuaivokuoren, päälaenlohkon ja takaraivolohkon alueet sekä vasemman supramarginaalisen poimun (Heinrichs-Graham & Wilson, 2015). Kim (2019) esittelee fMRI-tutkimusten pohjalta teorian, jonka mukaan työmuistille ei ole omaa hermoverkostoa, vaan sen toiminta perustuu monien perushermostojen toimintaan. Nämä verkostot kontrolloivat esimerkiksi tarkkaavuutta ja havaitsemista. Työmuistille keskeisiä hermoverkostoja ovat dorsaalinen tarkkaavuusverkosto (engl. dorsal attention network) ja frontoparietaalinen verkosto (engl. frontoparietal control network). Dorsaalinen tarkkaavuusverkosto suuntaa tarkkaavuutta ulkoiseen ympäristöön ja frontoparietaalinen verkosto kytkeytyy toiminnanohjaukseen (Kim, 2019). Rouxin ja Uhlhaasin (2014) mukaan työmuistin sisältö vaikuttaa siihen, mitä hermoverkostoja aktivoituu. Eri hermoverkostoista on löydetty eritaajuisia oskillaatioita (Roux & Uhlhaas, 2014).

Työmuisti voidaan jakaa kolmeen vaiheeseen: tiedon tallennukseen, ylläpitoon ja mieleenpalautukseen (Proskovec ym., 2016). Tallennusvaiheessa informaatio otetaan talteen

muistiin, ylläpidon aikana sitä aktiivisesti kerrataan ja ylläpidetään, ja lopulta mieleenpalautusvaiheessa tieto palautetaan mieleen ja sitä voidaan hyödyntää kognitiivisissa toiminnoissa (Proskovec ym., 2016). Tiedon hyödyntämisen jälkeen sen annetaan hävitä mielestä (Heinrichs-Graham & Wilson, 2015). Käytännössä vaiheet eivät ole täysin erillisiä, ja myös tutkimuksissa eri vaiheiden erottaminen toisistaan on haastavaa.

Tallennus

Visuaalisen työmuistin kapasiteetin arvioidaan olevan 3–4 objektia, mutta näiden objektien piirteitä kyetään tallentamaan useampia (Curby & Gauthier, 2007). Monimutkaisemmat ärsykkeet kasvattavat muistikuormaa, mikä pienentää työmuistin kapasiteettia erityisesti silloin, kun ärsykkeen tallennusaika on rajallinen (Curby & Gauthier, 2007). Visuaalisen työmuistin kapasiteettiin saattaa vaikuttaa myös informaation käsittelystrategia. Tiedetään esimerkiksi, että oikein päin olevia kasvoja prosessoidaan kokonaisvaltaisemmin kuin esineitä tai väärin päin olevia kasvoja, mikä voi parantaa visuaalisen työmuistin kapasiteettia (Curby & Gauthier, 2007).

Eräässä visuaalisessa työmuistitutkimuksessa havaittiin ensimmäisten 200 ms aikana ärsykkeen esittämisestä nopeasti leviävää aktivaatioita takaraivolohkosta ohimo- ja päälaenlohkoihin (Palva ym., 2011). Näiden alueiden tiedetään olevan merkityksellisiä, kun muodostetaan edustuksia visuaalisista kohteista. Tutkimuksen tulokset viittaavat myös siihen, että visuaalisen ärsykkeen tallennusvaihe kestää kokonaisuudessaan alle 400 ms (Palva ym., 2011). Ärsykkeiden tyyppi saattaa vaikuttaa tallennusvaiheen keston siten, että saman kategorian ärsykkeet tarvitsevat pidemmän tallennusajan verrattuna ärsykkeisiin, jotka ovat eri kategorioista (Curby & Gauthier, 2007).

FMRI-meta-analyysissä ärsykkeen tallennusvaiheessa löydettiin aktivaatiota dorsaalisen tarkkaavuusverkoston IFJ-alueelta (inferior frontal junction) ja ylemmästä intraparietaaliuurteesta (Kim, 2019). Lisäksi aktivoitumista havaittiin täydentävällä motorisella alueella ja vasemmassa aivojuoviossa. Kasvo- ja väriärsykeitä käyttäneessä tutkimuksessa IFJ:n havaittiin liittyvän työmuistin tallennusvaiheeseen siten, ettei sen roolia voitu selittää muilla samanaikaisesti tapahtuvilla aivoprosesseilla (Todd ym., 2011). Monimutkaisia ärsykeitä käyttäneissä tutkimuksissa tallennusvaiheessa on havaittu myös ventraalisen ohimolohkon aktivaatiota (Kim, 2019).

Oskillaatiot kytkeytyvät kiinteästi visuaalisen aineksen tallennukseen. Heinrichs-Graham ja Wilson (2015) tutkivat työmuistia visuaalisella tehtävällä ja havaitsivat tallennusvaiheessa useilla eri aivoalueilla 9–16 Hz:n taajuuskaistan desynkronoitumista, joka temporaalisilla ja frontaalilla alueilla voimistui tallennusvaiheen kuluessa. Taajuuskaistalla 6–13 Hz on puolestaan havaittu aallon vaiheen resetoitumista heti tallennettavan kuvan esityksen jälkeen (Rizzuto ym., 2006).

Ylläpito

Tutkimustulokset näyttäisivät johdonmukaisesti viittaavaan siihen, että theta-, alfa- ja gamma-taajuuksien oskillaatiot ovat merkittävässä roolissa työmuistin ylläpitovaiheessa (Roux & Uhlhaas, 2014). Lisäksi beta-oskillaatioiden on havaittu osallistuvan ylläpitoon (Spitzer & Haegens, 2017).

Gamma-oskillaatioiden on havaittu olevan yhteydessä muistiaineksen ylläpitoon monenlaisissa eri aistikanavia kuormittavissa työmuistitehtävissä (Roux & Uhlhaas, 2014). Niiden voimakkuuden on havaittu korreloivan mielessä pidettävien asioiden määrän kanssa frontaalilla, parietaalisilla, hippokampaalisilla ja okkipitaalisilla alueilla (Gu ym., 2015). Visuospatiaalisessa työmuistitutkimuksessa havaittiin gamma-aktiivisuuden kasvua ylläpitovaiheessa sekä muistikuorman lisääntyessä (Roux ym., 2012). Gamma-oskillaatioiden voimakkuuden onkin havaittu korreloivan selvästi muistikuorman kanssa (Gu ym., 2015).

Theta-oskillaatioiden voimakkuuden ja muistikuorman välinen yhteys ei sen sijaan ole ollut tutkimuksissa yhtä johdonmukainen (Gu ym., 2015). Jonkinlainen yhteys theta-aktiivisuuden ja työmuistin kapasiteetin välillä on havaittu hippokampaalisilla, frontaalilla ja parietaalisilla alueilla (Moran ym., 2010). Rouxin ja Uhlhaasin (2014) mukaan työmuistitehtävän luonne voi vaikuttaa siihen, millaisia yhteyksiä tutkimuksissa on löydettävissä eri oskillaatioiden ja työmuistivaiheiden välillä. Theta-oskillaatioiden on havaittu liittyvän erityisesti sellaisiin tehtäviin, jotka sisältävät sarjallisten ärsykkeiden ylläpitoa (Roux & Uhlhaas, 2014). Alfa-oskillaatioiden taas on havaittu liittyvän enemmän tehtäviin, jotka edellyttävät samanaikaisesti esitetyn visuaaliseen tai spatiaaliseen tiedon ylläpitoa (Roux & Uhlhaas, 2014). Tämä voisi viitata siihen, että theta-oskillaatiot liittyvät työmuistin fonologiseen silmukkaan ja alfa-oskillaatiot taas visuospatiaaliseen lehtiöön (Roux & Uhlhaas, 2014).

Beta-oskillaatiot on yhdistetty muistiaineksen sisältöä koodaaviin prosesseihin (Spitzer & Haegens, 2017). Sisältöön kytkeytyviä muutoksia beta-aktiivisuudessa on havaittu sekä paikallisissa solupopulaatioissa että laajemmissa aivokuoren hermoverkostoissa. Myös työmuistikuorman on havaittu vaikuttavan beta-oskillaatioiden voimakkuuteen (Spitzer & Haegens, 2017). Deiberin ja kollegoiden (2007) kielellisessä sarjallisessa työmuistitehtävässä havaittiin yhteys theta- ja beta-oskillaatioiden ja muistiaineksen aktiivisen ylläpidon välillä. Tutkimuksessa muistikuorma moduloi molempia oskillaatioita siten, että niiden voimakkuus oli suurempaa vaativamman työmuistitehtävän aikana (Deiber ym., 2007).

Oskillaatiot eivät kuitenkaan toimi erillään toisistaan, vaan eri taajuuskaistat liittyvät toisiinsa hierarkkisesti muodostaen sisäkkäisiä kokonaisuuksia (Gu ym., 2015). Vaiheamplitudikytkeytyvyydessä (engl. phase-amplitude coupling) hitaamman oskillaation vaihe vaikuttaa

nopeamman oskillaation amplitudiin, ja tämä kytkeytyvyys on yksi mekanismi työmuistin ylläpidossa (Axmacher ym., 2010; Gu ym., 2015). Esimerkiksi theta- ja gamma-oskillaatioiden kytkeytyvyys saattaa mahdollistaa sarjallisen tiedon ylläpidon siten, että hitaamman theta-aallon sisälle ajoittuvat gamma-oskillaatiot koodaavat informaation järjestystä työmuistissa (Roux & Uhlhaas, 2014; Roux ym., 2012). Alfa- ja gamma-oskillaatioiden kytkeytyvyys saattaa sen sijaan liittyä erillisen visuaalisen tai spatiaalisen muistiaineksen ylläpitoon (Roux & Uhlhaas, 2014).

FMRI-tutkimuksille tehdyssä meta-analyysissä havaittiin sekä dorsaalisten tarkkaavuusverkoston että frontoparietaalisen verkoston aktivoituvan työmuistin ylläpitovaiheessa (Kim, 2019). Roux ja Uhlhaas (2014) esittävät, että työmuistiin liittyviä verkostoja saatetaan ottaa valikoiden käyttöön työmuistitehtävän sisällöstä riippuen. Tukea tälle teorialle erillisistä toiminnallisista verkostoista on saatu tutkimuksista, joissa theta- ja gamma-oskillaatioiden kytkeytyvyys on yhdistetty fronto-hippokampaalisiin verkostoihin, kun taas alfa- ja gamma-oskillaatioiden sekä talamo-kortikaalisten alueiden välillä on havaittu yhteys (Roux & Uhlhaas, 2014).

Työmuistin toiminta edellyttää myös epäoleellisen informaation inhibointia (Zanto & Gazzaley, 2009). Alfa-aallot liittyvät todennäköisesti ylläpitovaiheessa keskeisesti inhibitioon (Roux & Uhlhaas, 2014). Tähän viittaa se, että työmuistitehtävän aikana alfa-oskillaatioita on löytenyt useissa tutkimuksissa tehtävän kannalta epäoleellisilta aivoalueilta (Noonan ym., 2018; Roux & Uhlhaas, 2014). Lisäksi tehtävää häiritsevän aineksen määrän on havaittu vaikuttavan alfa-oskillaatioiden voimakkuuteen, sen sijaan siihen ei vaikuta muistettavan aineksen määrä (Roux & Uhlhaas, 2014). Roux ja muut (2012) esittävät alfa-oskillaatioiden voimistumisen liittyvän niiden alueiden inhibointiin, jotka valmistavat tai suorittavat motorisia toimintoja. Bonnefond ja Jensen (2012) tutkivat alfa-oskillaatioiden roolia häiriötekijöiden inhiboinnissa tehtävällä, jossa koehenkilöt pystyivät ennustamaan häiriötekijän ilmaantumishetken. Tutkimuksessa havaittiin, että takaraivolohkon ja ohimolohkon alueiden alfa-oskillaatioiden voimakkuus kasvoi ja vaihe mukautui ennen häiriötekijän ilmaantumista. Tulokset viittaavat alfa-oskillaatioiden rooliin sensoristen alueiden inhiboinnissa (Bonnefond & Jensen, 2012). Tähän viittaavat myös Heinrichs-Grahamin ja Wilsonin (2015) tutkimuksen tulokset alfa-oskillaatioiden voimistumisesta pääläenlohkon ja takaraivolohkon alueella.

Mieleenpalautus

Työmuistin viimeinen vaihe on mieleenpalautus. Mieleenpalautus voi olla aktiivista ja tarkkaavuuteen pohjautuvaa, tai se voi tapahtua muistivihjeen avulla (Zhang ym., 2018). Erillistä

mieleenpalautusta ei välttämättä tarvita, mikäli muistiaines on hyvin tuoretta ja on edelleen tarkkaavuuden keskiössä (Öztekin ym., 2009).

Visuaalisten työmuistitehtävien mieleenpalautusvaihe edellyttää kontrollia vaativia toimintoja, kuten muistihakua, kohde- ja tallennuskuvan vertausta sekä päätöksentekoa (Kim, 2019). FMRI-meta-analyyseissä havaittiin erityisesti kontrolliin kytkeytyvän frontoparietaalisen verkoston alueiden aktivoitumista (Kim, 2019). FMRI-tutkimusten avulla on myös havaittu, että mieleenpalautusvaihetta tukevat etuotsalohko ja mediaalinen temporaalilohko (Zhang ym., 2018; Öztekin ym., 2009). Sternbergin työmuistitehtävää hyödyntäneessä tutkimuksessa havaittiin suurempaa aktiivisuutta otsalohkon alueilla, kun kohdekuva kuului aiemmin esitettyyn listaan (Zhang ym., 2018). Tutkimuksessa havaittiin myös, että etuotsalohko ja mediaalinen temporaalilohko ovat keskeisiä päätöksentekovaiheessa mieleenpalautuksen jälkeen.

Sternbergin työmuistitehtävän avulla mieleenpalautusta tarkastelleessa tutkimuksessa havaittiin yhteys theta-oskillaatioiden ja mieleenpalautusvaiheen välillä (Jacobs ym., 2006). Theta-oskillaatioiden voimakkuus oli suurempaa, kun kohdekuvassa oleva kirjain oli esiintynyt aiemmin esitetyllä listalla (Jacobs ym., 2006). Lisäksi theta-aaltojen voimakkuus oli suurempaa silloin, kun koehenkilön vastausnopeus oli hidaskin sekä silloin, kun muistettavien kirjainten lista oli lyhyt. Oskillaatioiden vaiheita visuaalisella työmuistitehtävällä tutkineet Rizzuto ja kollegat (2006) havaitsivat 6–13 Hz:n oskillaatioiden vaiheiden resetoitumista heti kohdekuvan esityksen jälkeen. Huomionarvoista on, että oskillaatiot resetoituivat eri vaihekulmaan, kun mihin ne resetoituivat mieleen painettavan kuvan jälkeen (Rizzuto ym., 2006).

Spitzerin ja Haegensin (2017) mukaan sisältöön kytkeytyviä beta-oskillaatioita esiintyy ylläpitovaiheessa. Ne tapahtuvat kuitenkin tyypillisesti myöhäisessä vaiheessa ylläpitoa, kun työmuistiaine palautetaan aktiiviseksi mieleen. Beta-oskillaatiot voivat näin viitata tiedon uudelleenaktivoitumiseen (Spitzer & Haegens, 2017), ja siten liittyä varsinaisen ylläpidon sijasta mieleenpalautusvaiheeseen.

Tutkimuskysymykset ja tavoitteet

Tämän tutkielman tavoitteena on tarkastella aivojen rytmistä toimintaa työmuistin eri vaiheissa visuaalisessa työmuistitehtävässä. Aiemman tutkimuksen perusteella tiedetään, että theta-, alfa-, beta- ja gamma-oskillaatiot liittyvät työmuistin toimintaan. Oskillaatioiden toiminnallinen rooli ja kytkeytyminen työmuistin vaiheisiin on kuitenkin edelleen epäselvä (Roux & Uhlhaas, 2014). Erityisesti työmuistitehtävässä onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten vertaaminen on jäänyt vähemmälle huomiolle neuraalisissa tutkimuksissa.

Tässä tutkielmassa tarkastellaan theta-, alfa-, beta- ja gamma-oskillaatioiden toimintaa työmuistin tallennus- ja ylläpitovaiheessa, ja tavoitteena on kerätä lisää tietoa näiden vaiheiden merkityksestä työmuistitehtävissä onnistumiseen. Tutkielman tutkimuskysymykset ovat seuraavat:

1. Löytyykö aivojen rytmisestä toiminnasta eroja onnistuneen ja epäonnistuneen työmuistitehtävän välillä työmuistin tallennukseen, ylläpitoon tai häiriötekijän inhibointiin liittyen?
2. Millä aivoalueilla, ajanjaksoilla ja taajuuksilla mahdollisia eroja on löydettävissä?

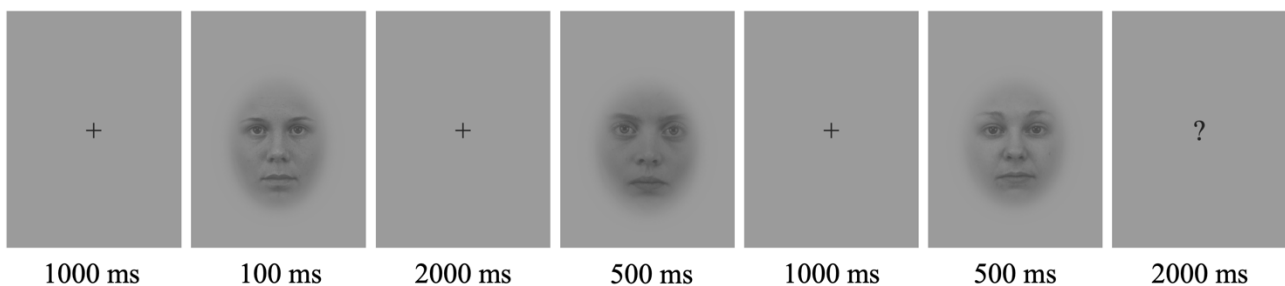
MENETELMÄT

Tämän pro gradu -tutkielman aineisto kerättiin osana WM-Inhibition-MEG -projektin aineistonkeruuta. Aineisto kerättiin keväällä 2021. Projekti on jatkoa Jyväskylän yliopiston psykologian laitoksen, monitieteisen aivotutkimuskeskuksen ja liikuntatieteellisen tiedekunnan gerontologian tutkimuskeskuksen vuosina 2018–2019 toteuttamalle PASSWORD-tutkimusprojektille, jossa tutkittiin fyysisen ja kognitiivisen harjoittelun vaikutuksia aivotoimintaan ikääntyneessä väestössä. WM-Inhibition-MEG -projektissa hyödynnettiin PASSWORD-projektin koeasetelmaa, mutta tutkimuksen kohteena olivat nuoret aikuiset, ja painopiste oli yleisemmällä tasolla työmuistin neuraalisten mekanismien selvittämisessä. Jotta koe olisi kognitiivisesti riittävän haastava nuorille aikuisille, oli koeasetelmaa tarpeen muuttaa ja testata behavioraalisesti ennen MEG-mittauksia.

Koeasetelma

Tutkimuksessa pyrittiin aktivoimaan koehenkilöiden työmuistitoimintoja hyödyntäen Karolinska Directed Emotional Faces -sarjan neutraaleja kasvokuvia (Lundqvist ym., 1998). Kuvia oli 60 ja ne olivat miesten ja naisten kasvojen kuvia. Kuvat oli muokattu PASSWORD-projektissa tehtävän vaikeuttamiseksi ovaalin muotoisiksi ja niistä oli poistettu tunnistusta helpottavia yksityiskohtia (Alexandrou ym., valmistelussa). Tässä tutkimuksessa hyödynnettiin näitä muokattuja kuvia. Koeasetelma oli suunniteltu niin, että se kytkeytyy vaiheittain eri työmuistitoimintoihin. Kullekin koehenkilölle esitettiin kolmen kuvan sarjoja: tallennuskuva, häiriökuva ja kohdekuva. Jokainen kuvasarja sisälsi vain yhden sukupuolen kasvokuvia. Häiriökuva oli joko tallennuskuvasta poikkeava kasvokuva (vaikea häiriötekijä) tai harmaa ovaali (helppo häiriötekijä). Kohdekuvan jälkeen koehenkilön tehtävänä oli vastata nappia painamalla, olivatko tallennuskuva ja kohdekuva sama vai eri kuva.

Kuvasarjan (kuva 2) alussa koehenkilölle näytettiin fiksaatiopistettä 900–1100 ms. Tämän jälkeen tallennuskuvaa näytettiin 100 ms, jonka jälkeen fiksaatiopistettä näytettiin 1900–2100 ms. Seuraavaksi näytettiin häiriökuvaa 500 ms, jonka jälkeen fiksaatiopistettä näytettiin 900–1100 ms. Tämän jälkeen kohdekuvaa näytettiin 500 ms, jonka jälkeen ruudulle ilmestyi kysymysmerkki. Kysymysmerkin ollessa näytöllä koehenkilö ilmoitti vastauksensa napinpainalluksella, jonka jälkeen seuraava kuvasarja alkoi välittömästi. Mikäli koehenkilö ei ilmoittanut vastaustaan 2000 millisekunnin aikana, koe jatkui seuraavaan kuvasarjaan. Kaikissa analyyseissa huomioitiin vain kuvasarjat, joihin koehenkilö antoi vastauksen. Fiksaatiopisteiden kesto satunnaistettiin tottumisvaikutuksen välttämiseksi.



Kuva 2. Koeasetelma keskimääräisillä fiksaatiopisteiden kestoilla

Koehenkilölle näytettiin yhteensä 360 kuvasarjaa. Koe koostui viidestä osiosta, joista kussakin oli 72 kuvasarjaa. Osioiden välillä oli lyhyt tauko. Naisten ja miesten kasvoja esiintyi yhtä paljon. Kohdekuvista 50 % oli samoja, kuin tallennuskuva. Häiriökuvista 67 % oli kasvokuvia ja loput 33 % ovaaleja.

Koeasetelman kehitys

Kehittämävaiheen tavoitteena oli muokata PASSWORD-projektin koeasetelma (ks. Alexandrou ym., valmistelussa) sellaiseksi, että sekä onnistuneita että epäonnistuneita suorituksia saataisiin riittävän paljon suoritusten vertailuun varsinaisessa MEG-aineistossa. Koeasetelman kehittämiseen rekrytoitiin 20 koehenkilöä. Kriteereinä olivat 18–40 vuoden ikä ja normaali tai normaaliksi korjattu näkö. Koronavirustilanteen vuoksi edellytettiin myös, ettei koehenkilö kuulu COVID-19 riskiryhmiin. Kehittämävaiheen aineisto kerättiin syksyllä 2020. Koeasetelman kehittämisessä käytettiin Presentation-ohjelmistoa ja aineisto analysoitiin IBM SPSS Statistic 27 -ohjelmistolla.

Aluksi PASSWORD-projektin koeasetelmaa testattiin sellaisenaan kymmenellä 19–30-vuotiaalla koehenkilöllä. Tallennuskuvaa, häiriökuvaa ja kohdekuvaa näytettiin kutakin 500 ms, ja

kokeessa oli 240 kuvasarjaa, jotka oli jaettu neljään 60 kuvasarjan osioon. Koehenkilöistä 9 oli naisia ja 1 mies. Yhden koehenkilön koe keskeytyi teknisen ongelman vuoksi 120 kuvasarjan jälkeen, ja hänen onnistumisprosenttinsa ja vastaamatta jättämisten kokonaismäärä laskettiin siihen asti suoritetusta tehtävästä. Keskimääräinen onnistumisprosentti oli 90,75 keskihajonnan ollessa 5,21 (vaihteluväli 81,47–97,88). Koehenkilöt jättivät vastaamatta keskimäärin 2,10 kuvasarjaan.

Epäonnistumisia tuli huomattavan vähän, joten koeasetelmaa lähdettiin kehittämään haastavammaksi. Tavoitteena oli saada väärin vastausten absoluuttinen määrä korkeammaksi. Tämän vuoksi koeasetelman ajoituksia muutettiin siten, että tallennuskuvaa näytettiin 200 ms, häiriökuvaa 1000 ms ja kohdekuvaa 500 ms, ja tätä asetelmaa testattiin kymmenellä 19–27-vuotiaalla koehenkilöllä. Koehenkilöistä 9 oli naisia ja 1 mies. Keskimääräinen onnistumisprosentti oli 89,73 keskihajonnan ollessa 5,15 (vaihteluväli 82,98–98,33). Koehenkilöt jättivät vastaamatta keskimäärin 2,10 kuvasarjaan.

Koska epäonnistuneiden suoritusten kokonaismäärä oli edelleen pieni, lyhennettiin lopulliseen koeasetelmaan tallennuskuvan näyttöaikaa 100 millisekuntiin ja kuvasarjojen määrä nostettiin 360 kuvasarjaan. Jotta kokeen kesto ei olisi noussut kohtuuttoman pitkäksi, lyhennettiin häiriökuvan kesto takaisin alkuperäiseen 500 millisekuntiin. Lopullinen koeasetelma on esitetty kuvassa 2.

Tutkittavat

WM-Inhibition-MEG -projektin aineistonkeruuta varten rekrytoitiin Jyväskylän seudulta 20 koehenkilöä, joista 10 ehdittiin kutsua mittauksiin tutkielman teon aikana. Kriteerinä tutkimukseen osallistumiseen oli 18–40 vuoden ikä ja normaali tai normaaliksi korjattu näkö. Koronavirustilanteen vuoksi edellytettiin myös, ettei koehenkilö kuulu COVID-19 riskiryhmiin. Poissulkukriteereinä olivat raskaus, metalliset implantit pään alueella, pysyvä aivovamma, epilepsia, toistuvat migreenikohtaukset, masennus, ahdistuneisuushäiriö, skitsofrenia ja sydämentahdistin. Lisäksi edellytettiin, että tutkittava ei ole aiemmin osallistunut samankaltaisia ärsykesarjoja hyödyntäneisiin tutkimuksiin. Yhden koehenkilön mittausta ei suoritettu, sillä alkuvalmisteluiden aikana yhden poissulkukriteerin havaittiin täyttyvän. Jäljelle jääneistä 9 koehenkilöstä 7 oli naisia ja 2 miehiä. Tutkittavat olivat iältään 19–28-vuotiaita. Kaikki koehenkilöt olivat oikeakätisiä.

MEG-datan keräys

Aineisto kerättiin Jyväskylän monitieteisessä aivotutkimuskeskuksessa. Ennen MEG-mittausta koehenkilöt saivat kokeilla kokeen suorittamista kannettavalla tietokoneella tekemällä 10 kuvasarjan

harjoitustehtävän. Kuvantamiseen käytettiin 306-kanavaista Elekta Neuromag -järjestelmää (Elekta Oy, Helsinki, Suomi) magneettisesti suojatussa huoneessa (VacuumSchmelze GmbH, Hanau, Saksa). Jokaisen koehenkilön pään muoto digitoitiin Polhemus Fastrak 3D Digitizer and Quad Sensor Motion Tracker -laitteella (Polhemus, Vermont, USA). Pään asentoa seurattiin mittauksen aikana viiden kelan (engl. coil) avulla ja silmänliikkeitä mitattiin elektro-okulografian avulla. Koe esitettiin Presentation-ohjelmiston avulla. Ärsykkeet heijastettiin näytölle, joka asetettiin noin metrin etäisyydelle koehenkilöstä. Aineistoa kerättiin 1000 Hz:n näytteenottotaajudella ja suodatettiin 0,1–330 Hz:n kaistapäästösuodattimella.

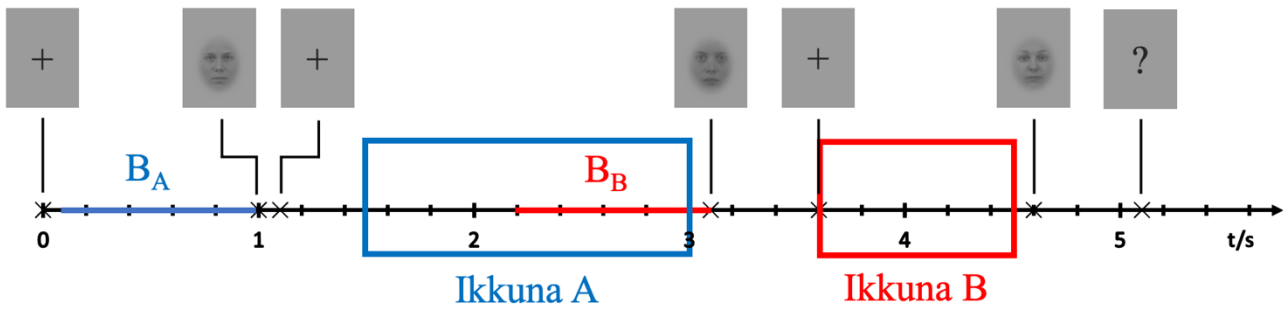
Behavioraalisen aineiston analysointi

Behavioraalinen aineisto analysoitiin IBM SPSS Statistics 27 -ohjelmistolla. Oikeiden vastausten osuus laskettiin niistä kuvasarjoista, joissa koehenkilö antoi vastauksen kysymysmerkin esityksen aikana. Analyysiin sisällytettiin myös kuvasarjat, joissa oli annetun vastauksen lisäksi liian aikaisia napinpainalluksia.

MEG-aineiston analysointi

Aineisto esikäsiteltiin MNE-työkaluilla Python-ohjelmointiympäristössä (Gramfort ym., 2013). Kanavien sisäsyntyinen kohina poistettiin OTP-menetelmällä (oversampled temporal projection) käyttäen 10 sekunnin aikaikkunaa (Larson & Taulu, 2017). Ulkoiset häiriösignaalit poistettiin TSSS-menetelmällä (spatiotemporal signal space separation) käyttäen 10 sekunnin aikaikkunaa ja 0,98 korrelaatiokynnystä (Taulu & Simola, 2006). Tässä vaiheessa kontrolloitiin myös pään asentojen aiheuttamat eroavaisuudet sensoridatassa. Sydämen ja silmänliikkeiden aiheuttamien häiriöiden minimoimiseksi käytettiin ICA-menetelmää (independent component analysis).

Jatkoanalyysit suoritettiin Matlab-ohjelmointiympäristössä. Aineistosta laskettiin oskillaatioiden voimakkuuden muutoksia tallennus- ja häiriökuvan välisestä aikaikkunasta (A) sekä häiriökuvan ja kohdekuvan välisestä aikaikkunasta (B) (kuva 3). Oskillaatioiden muutokset laskettiin molemmissa aikaikkunoissa erikseen niihin kuvasarjoihin, joissa koehenkilö vastasi oikein, sekä niihin, joissa koehenkilö vastasi väärin.



Kuva 3. Aikaikkunat A ja B sekä vertailuajat B_A ja B_B

Analyyseihin otettiin mukaan vain ne kuvasarjat, joissa koehenkilö oli vastannut kysymysmerkin esittämisen aikana, eikä mukana ollut liian aikaisia napinpainalluksia. Lisäksi analyyseistä jätettiin pois ne kuvasarjat, joissa häiriökuva oli helppo (ovaali), eli analyysejä tehtiin ainoastaan vaikean häiriökuvan (kasvokuva) kuvasarjoille. Jokaisella koehenkilöllä oli enemmän onnistumisia kuin epäonnistumisia. Keskimäärin epäonnistuneita suorituksia oli 31,00 (vaihteluväli 10–56). Jotta analyyseihin saatiin sama määrä onnistumisia ja epäonnistumisia, poimittiin jokaiselta koehenkilöltä satunnaisesti epäonnistumisten määrää vastaava määrä onnistuneita suorituksia analyyseihin.

Aikaikkunaa A tarkasteltiin työmuistin tallennus- ja ylläpitovaiheeseen kytkeytyvien muutosten havaitsemiseksi theta-, alfa- ja gamma-oskillaatioiden taajuuskaistoilla. Aikaikkuna A määritettiin alkamaan 400 ms tallennuskuvan esittämisen jälkeen ja sen kestoksi asetettiin 1500 ms. Vertailukohtana (engl. baseline) käytettiin 900 ms ajanjaksoa ennen tallennuskuvan esittämistä, ja aineisto normalisoitiin oikeiden vastausten aikaikkunan A maksimiarvolla. Aikaikkunaa B tarkasteltiin häiriöärsykkeeseen kytkeytyvien muutosten havaitsemiseksi inhibition ja ylläpidon osalta theta-, alfa- ja beta-oskillaatioiden taajuusalueilla. Ylläpitovaiheen osalta eivät tässä tarkastelussa tule esiin yleiset ylläpitomekanismit, jotka näkyvät ikkunassa A, vaan tarkastelun kohteena ovat ylläpidon mekanismit häiriöärsykkeeseen liittyen. Aikaikkuna B määritettiin alkamaan heti häiriökuvaa seuraavan fiksaatiopisteen ilmestyessä ja sen kestoksi asetettiin 900 ms. Vertailukohtana käytettiin 900 ms ajanjaksoa ennen häiriökuvan esittämistä, ja aineisto normalisoitiin oikeiden vastausten aikaikkunan B maksimiarvolla.

Tehtävään liittyvät muutokset oskillaatioiden voimakkuudessa laskettiin aika-taajuusanalyysimenetelmällä (engl. time-frequency analysis) käyttäen 7 syklin levyisiä Morlet-aallokkeita. Aikaikkunassa A aika-taajuusesitykset laskettiin 2–14 Hz:n taajuuskaistalla (taajuusresoluutio 0,5 Hz) sekä 34–90 Hz:n taajuuskaistalla (taajuusresoluutio 2 Hz). Aikaikkunassa B aika-taajuusesitykset laskettiin 1–25 Hz:n taajuuskaistalla (taajuusresoluutio 1 Hz). Aika-taajuusesitykset alasnäytteistettiin kertoimella 10, jolloin niiden aikaresoluutioksi tuli 10 ms.

Seuraavassa vaiheessa aika-taajuusesityksiä keskiarvoistettiin. Ajan suhteen keskiarvoistus tehtiin 200 ms pituisiin aikaikkunoihin, jotka sijoitettiin 100 ms välein. Taajuuden suhteen keskiarvoistus tehtiin alkuperäisestä näytteenottotaajuudesta riippuen 2, 4 tai 8 Hz:n ikkunoihin, jotka sijoitettiin vastaavasti 1, 2 tai 4 Hz:n välein. Näin ollen analysoitavien aika-taajuusikkunoiden kooksi tuli 200 ms x 2/4/8 Hz, ja niitä siirrettiin sekä ajassa että taajuudessa eteenpäin puolen ikkunan koon verran. MEG-kanavista laskettiin 12 eri aluekeskiarvoa, jotka mukailivat aivokuoren lohkojen sijainteja (liite 1). Analyysissä huomioitiin vain gradiometrit (204 kanavaa). Jokaisen alueen keskiarvo laskettiin 6–10 gradiometriparista (12–20 kanavaa).

MEG-aineiston tilastollinen analyysi

Tallennukseen ja ylläpitoon liittyvää oskillatorista toimintaa tutkittiin tilastollisesti vertaamalla onnistuneiden ja epäonnistuneiden kokeiden aika-taajuusesitysten voimakkuuksia aikaikkunassa A. Häiriöärsykkeeseen kytkeytyvää ylläpitoon ja inhibitioon liittyvää oskillatorista toimintaa tutkittiin tilastollisesti vertaamalla onnistuneiden ja epäonnistuneiden kokeiden aika-taajuusesitysten voimakkuuksia aikaikkunassa B.

Tilastolliset analyysit tehtiin Wilcoxonin testillä. Tilastollisen merkitsevyyden ehdoksi asetettiin $p < 0,05$ (korjaamaton). Tulokset rajattiin käsittämään vain vähintään 8 yhtenevän aika-taajuusikkunan kokoiset klusterit. MEG-aineiston tilastolliset analyysit tehtiin Matlab-ohjelmistolla.

TULOKSET

Behavioraaliset tulokset

Koehenkilöiden keskimääräinen onnistumisprosentti oli 87,64 keskihajonnan ollessa 7,16 (vaihteluväli 75,77–97,22). Koehenkilöt jättivät vastaamatta keskimäärin 2,56 kuvasarjaan.

MEG-tulokset

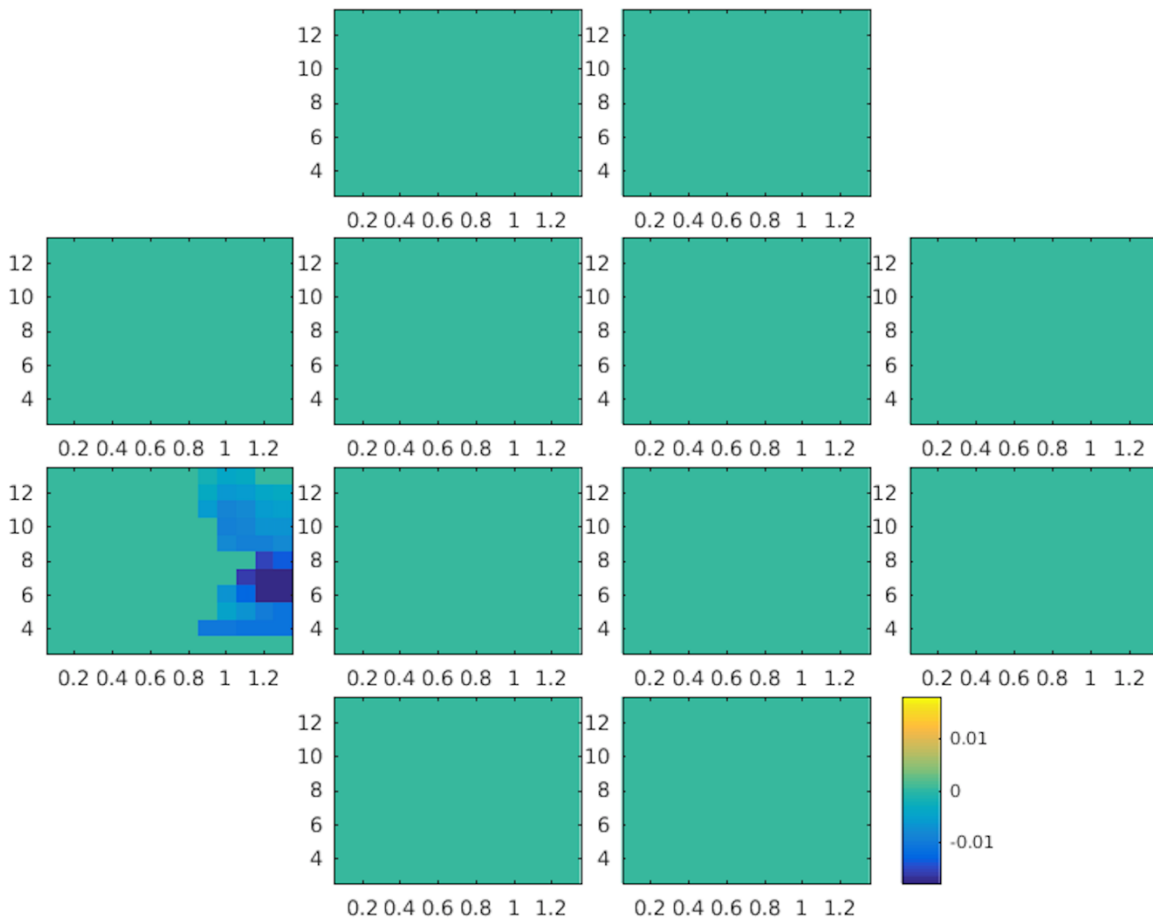
Aika-taajuusanalyysin tuloksena löytyi tilastollisesti merkitseviä eroja onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä sekä tallennus- ja ylläpitovaiheen aikana (aikaikkuna A) että ylläpitovaiheen ja inhibition aikana (aikaikkuna B). Aikaikkunaa A tarkasteltiin theta-, alfa- ja gamma-taajuuksien osalta, ja näistä eroavaisuuksia oli havaittavissa theta-alfa-taajuuskaistalla.

Gamma-taajuuksilla ei löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroja. Aikaikkunaa B tarkasteltiin theta-, alfa- ja beta-taajuuksien osalta, ja näistä eroavaisuuksia löytyi alfa- ja beta-taajuuskaistoilta. Theta-taajuuksilla ei tässä aikaikkunassa löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroja.

Molemmissa aikaikkunoissa esitettyihin kuvaajiin ajanhetkeksi $t = 0$ on asetettu analysoitavan aikaikkunan alkuhetki. Valittujen analyysimenetelmien vuoksi aika-taajuusesitys alkaa 0,1 sekuntia analysoitavan aikaikkunan alkamisen jälkeen, ja loppuu 0,1 sekuntia ennen aikaikkunan loppumista. Aika-taajuusesitykset muodostuvat aika-taajuusikkunoista, ja ikkunoihin viitataan niiden keskiarvoilla.

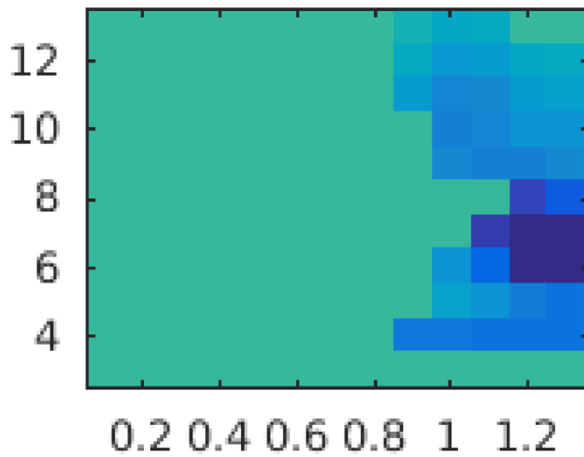
Aikaikkuna A

Tallennukseen ja ylläpitoon liittyviä tilastollisesti merkitseviä eroavaisuuksia onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten vertailussa löytyi theta-alfa-taajuuskaistalta (4–13 Hz) vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alueelta ($p \in [0,004, 0,039]$). Muilta alueilta tai taajuuskaistoilta ei tässä aikaikkunassa löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroavaisuuksia onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä. Aikaikkunan A tulokset lasketuilta 12 alueelta on esitetty kuvassa 4. Aluekeskiarvojen aluemäärittelyt ovat liitteessä 2.



Kuva 4. Aikaikkunan A taajuuskaistan 2–14 Hz tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä. Kuvan väriskaala esittää koehenkilöiden yli keskiarvoistettujen eroavaisuuksien suuruuden. Arvot asetettiin nolnaan aika-taajuusikkunoissa, joissa ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroavaisuuksia.

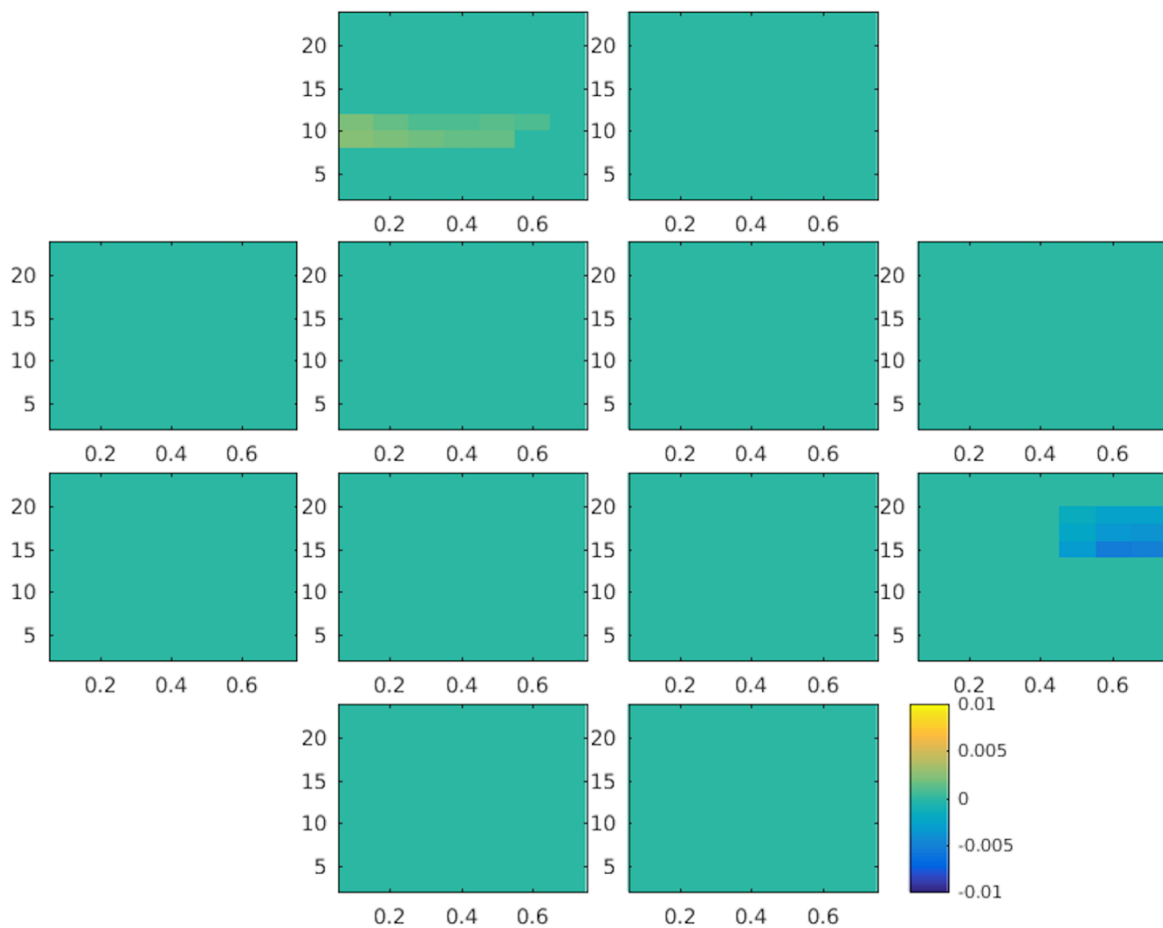
Havaitut eroavaisuudet vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alueella sijoittuivat aikaikkunassa A 0,9–1,3 sekunnin kohdalle. Eroavaisuuksien alkaessa tallennuskuvan esityksen päättymisestä oli 1,3 sekuntia. Onnistuneissa suorituksissa theta-alfa-taajuuskaistan oskillaatioiden voimakkuus oli epäonnistuneiden suoritusten voimakkuutta pienempää. Vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alueen tulokset on esitetty vielä kuvassa 5.



Kuva 5. Aikaikkuna A, vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alue

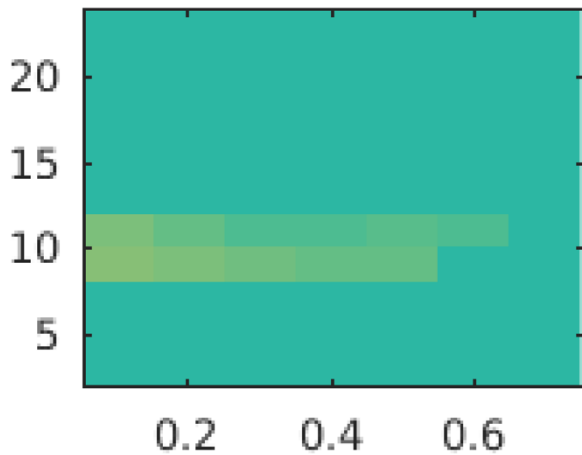
Aikaikkuna B

Ylläpitoon ja inhibitioon liittyviä tilastollisesti merkitseviä eroavaisuuksia onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten väliltä löytyi alfa-taajuuskaistalta (9–11 Hz) vasemman otsalohkon alueelta ($p \in [0,004, 0,027]$) sekä beta-taajuuskaistalta (15–19 Hz) oikean ohimo- ja takaraivolohkon alueelta ($p \in [0,004, 0,039]$). Muilta alueilta tai taajuuskaistoilta ei tässä aikaikkunassa löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroavaisuuksia onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä. Aikaikkunan B tulokset lasketuilta 12 alueelta on esitetty kuvassa 6.



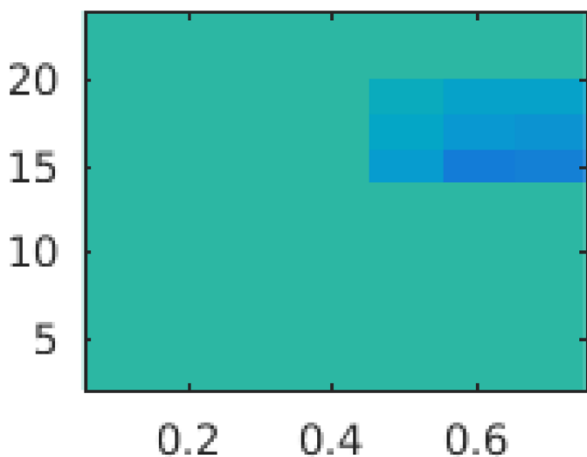
Kuva 6. Aikaikkunan B taajuuskaistan 1–25 Hz tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä. Kuvan väriskaala esittää koehenkilöiden yli keskiarvoistettujen eroavaisuuksien suuruuden. Arvot asetettiin nollaan aika-taajuusikkunoissa, joissa ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroavaisuuksia.

Löydetyt eroavaisuudet alfa-taajuuskaistalla (9–11 Hz) vasemman otsalohkon alueella sijoittuivat aikaikkunassa B 0,1–0,6 sekunnin kohdalle. Eroavaisuudet ovat havaittavissa heti aikaikkunan B alussa, välittömästi häiriökuvan esittämisen päätyttyä. Onnistuneissa suorituksissa alfa-taajuuskaistan oskillaatioiden voimakkuus oli epäonnistuneiden suoritusten voimakkuutta suurempaa. Vasemman otsalohkon alueen tulokset on esitetty kuvassa 7.



Kuva 7. Aikaikkuna B, vasemman otsalohkon alue

Havaitut eroavaisuudet beta-taajuuskaistalla (15–19 Hz) oikean ohimo- ja takaraivolohkon alueella sijoittuivat aikaikkunassa B 0,5–0,7 sekunnin kohdalle. Eroavaisuudet voidaan havaita aikaikkunan loppuvaiheessa. Onnistuneissa suorituksissa beta-taajuuskaistan oskillaatioiden voimakkuus oli epäonnistuneiden suoritusten voimakkuutta pienempää. Oikean ohimo- ja takaraivolohkon alueen tulokset on esitetty kuvassa 8.



Kuva 8. Aikaikkuna B, oikean ohimo- ja takaraivolohkon alue

POHDINTA

Tässä tutkielmassa tarkasteltiin aivojen rytmistä toimintaa työmuistin tallennus- ja ylläpitovaiheessa visuaalisessa työmuistitehtävässä. Lisäksi tutkittiin häiriöärsyksen inhibointia. Tutkimuksen ensimmäisenä tavoitteena oli selvittää, löytyykö oskillaatorisessa toiminnassa eroja onnistuneen ja

epäonnistuneen työmuistitehtävän välillä työmuistin tallennukseen, ylläpitoon tai häiriötekijän inhibointiin liittyen. Aiemmissä tutkimuksissa näitä kysymyksiä ei ole juurikaan tarkasteltu, vaan tutkimukset ovat keskittyneet muistettavan sisällön tai tehtävän vaativuuden tutkimiseen. Tässä tutkimuksessa oskillaatorisessa toiminnassa havaittiin eroavaisuuksia onnistuneiden ja epäonnistuneiden suoritusten välillä molemmissa tarkastelluissa aikaikkunoissa. Tutkimus antaa viitteitä siitä, että tällaisella vertailulla on mahdollista tuottaa lisää tietoa työmuistiin kytkeytyvistä oskillaatioista, joiden rooli on toistaiseksi vielä osin epäselvä.

Tutkimuksen toisena tavoitteena oli selvittää, millä aivoalueilla, ajanjaksoilla ja taajuuksilla mahdollisia eroja on löydettävissä. Eroavaisuuksia löydettiin kolmelta eri aivoalueelta tehtävän eri vaiheissa. Ensimmäisessä aikaikkunassa eroavaisuuksia havaittiin theta-alfa-taajuuskaistalla, ja toisessa aikaikkunassa niitä havaittiin sekä alfa- että beta-taajuuskaistoilla.

Ensimmäisessä aikaikkunassa (tallennus ja ylläpito) löydettyt eroavaisuudet sijoittuivat vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alueelle. Alueella havaittiin pienempää aktiivisuutta theta-alfa-taajuuskaistalla (4–13 Hz) onnistuneissa suorituksissa epäonnistuneisiin verrattuna. Eroavaisuudet alkoivat 1,3 sekuntia tallennuskuvan esityksen päättymisestä ja kestivät tarkasteluvälin loppuun. Palvan ja muiden (2011) mukaan visuaalisten ärsykkeiden tallennusvaihe kestää enintään 400 ms, minkä perusteella tallennusvaihe on havaittujen eroavaisuuksien alkaessa jo päättynyt. Siten on luultavaa, että löytyneet erot liittyvät työmuistin ylläpitovaiheeseen. Sekä theta- että alfa-oskillaatioita on havaittu työmuistin ylläpitoon liittyen (Roux & Uhlhaas, 2014). Muistikuorman on havaittu moduloivan oskillaatioiden voimakkuutta theta-alfa-taajuuskaistalla (Meltzer ym., 2008). Voimakkuudessa on havaittu muistikuorman kasvaessa sekä voimistumista että heikentymistä aivoalueesta riippuen (Meltzer ym., 2008). Tässä tutkimuksessa muistikuorman määrä ei kuitenkaan vaihdellut. Theta- ja alfa-oskillaatiot liittyvät myös osin toisistaan poikkeaviin toimintoihin. Theta-oskillaatiot on kytketty työmuistin kapasiteettiin ja sarjallisten ärsykkeiden ylläpitoon, kun taas alfa-oskillaatiot on liitetty inhibitioon (Moran ym., 2010; Roux & Uhlhaas, 2014). Tässä tutkimuksessa havaitut eroavaisuudet sijoittuivat yhtenäisesti 4–13 Hz:n välille, eikä niitä voida jakaa erillisille alfa- ja theta-taajuuskaistoille. Tämän perusteella ne vaikuttavat yhtenäiseltä havainnolta, ja jatkossa olisi syytä tutkia, onko kyse samasta ilmiöstä, joka on aiemmin havaittu muistikuorman vaihtelevuuteen liittyen (ks. Meltzer ym., 2008). On kuitenkin huomioitava, että tulos on saatu laajan alueen keskiarvona, eikä sen vuoksi voida poissulkea mahdollisuutta, että kyseessä olisi kaksi eri ilmiötä, jotka sijoittuvat samalle ajanjaksolle.

Toisessa aikaikkunassa (ylläpito ja inhibitio) löydettiin vasemman otsalohkon alueelta häiriökuvan esittämisen jälkeen suurempaa alfa-taajuuskaistan (9–11 Hz) aktiivisuutta onnistuneissa suorituksissa epäonnistuneisiin suorituksiin verrattuna. Eroavaisuudet aktiivisuudessa olivat

havaittavissa välittömästi häiriötekijän esityksen jälkeen. Useissa työmuistitutkimuksissa on havaittu alfa-oskillaatioiden voimistumista häiriötekijän inhibointiin liittyen (Roux & Uhlhaas, 2014). Tämän perusteella vaikuttaa siltä, että havaittu eroavaisuus alfa-oskillaatioiden voimakkuudessa liittyy häiriötekijän inhibointiin. Inhibitioon kytkeytyvää alfa-oskillaatioiden voimistumista työmuistitehtävissä on kuitenkin tyypillisesti löydetty työmuistin kannalta epäoleellisilta alueilta (Noonan ym., 2018), kuten ohimo- temporaali- ja takaraivolohkosta (ks. esim. Bonnefond & Jensen, 2012; Heinrichs-Graham & Wilsonin, 2015). Tässä tutkimuksessa havaittu alfa-taajuuskaistan tulos sijoittui vasempaan otsalohkoon, joka on kuitenkin työmuistille keskeinen alue. Tässä suhteessa tutkimuksen tulokset poikkeavat aiemmasta kirjallisuudesta.

Toisessa aikaikkunassa löydettiin myös oikean ohimo- ja takaraivolohkon alueelta pienempää aktiivisuutta beta-taajuuskaistalla (15–19 Hz) onnistuneissa suorituksissa epäonnistuneisiin suorituksiin verrattuna. Eroavaisuudet olivat havaittavissa 0,5 sekuntia häiriökuvan esittämisen päätyttyä, ja kestivät ylläpitoon ja inhibitioon liittyvän tarkasteluajan loppuun saakka. Spitzerin ja Haegensin (2017) mukaan beta-oskillaatioita tapahtuu myöhään ylläpitovaiheessa, kun mieleen painettu aines palautetaan aktiiviseksi mieleen. Myös tässä tutkimuksessa erot beta-oskillaatioiden aktiivisuudessa havaittiin myöhäisessä vaiheessa. Deiber ja muut (2007) havaitsivat tutkimuksessaan beta-oskillaatioiden liittyvän muistiaineksen aktiiviseen ylläpitoon. Oskillaatioiden voimakkuus oli vaatavamman työmuistitehtävän aikana suurempaa (Deiber ym., 2007). On mahdollista, että tutkimuksessamme epäonnistuneiden suoritusten kuvasarjat ovat olleet koehenkilöille haastavampia, ja suurempi beta-oskillaatioiden voimakkuus voisi siten mahdollisesti heijastella Deiberin ja kollegoiden havaitsemaa ilmiötä.

Tutkimuksen koeasetelmassa käytettiin kasvokuvia visuaalisina ärsykkeinä. Kasvojen havaitsemiselle keskeinen aivojen osa on FFA-alue, joka sijaitsee ohimolohkon alaosan fusiform-poimussa (Druzgal & D'Esposito, 2001). FFA:n on havaittu osallistuvan myös kasvojen ylläpitoon työmuistissa (Druzgal & D'Esposito, 2001). Aikaikkunassa A havaittu theta-alfa-taajuuskaistan tulos löydettiin vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alueelta, ja aikaikkunassa B havaittu beta-taajuuskaistan tulos löydettiin oikean ohimo- ja takaraivolohkon alueelta. Yksi mahdollinen syntylähde havaituille tuloksille on FFA-alue. Tutkimuksessa tarkasteltiin kuitenkin eroavaisuuksia hyvin laajojen alueiden osalta, eikä niitä paikannettu täsmällisille aivoalueille. FFA:n roolia visuaalisissa työmuistitehtävissä suoriutumisen kannalta olisi hyvä tutkia lisää menetelmin, jotka mahdollistavat havaintojen tarkemman paikantamisen.

Tutkimuksessa ei löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroja gamma-taajuuksilla (30–90 Hz) epäonnistuneiden ja onnistuneiden suoritusten välillä. Gamma-oskillaatioiden aktiivisuuden on havaittu kytkeytyvän erityisesti muistikuormaan (Gu ym., 2015). Tässä tutkimuksessa muistikuorman

määrä ei vaihdellut, mikä voi olla yksi selittävä tekijä sille, että eroavaisuuksia ei gamma-taajuuksilta löytenyt. Olisi kuitenkin tarpeellista toistaa tutkimus suuremmalla aineistolla, jotta mahdolliset pienet eroavaisuudet gamma-oskillaatioiden voimakkuudessa nousisivat esiin.

Tutkimuksen luotettavuutta rajoittavat useammat tekijät. Keskeisin rajoittava tekijä oli pieni otoskoko ($n = 10$), joka johtui MEG-mittausten aikaan voimassa olleista koronavirusepidemiaan liittyvistä rajoituksista. Koehenkilöiden pienestä määrästä johtuen tilastollisessa testauksessa ei voitu tehdä monivertailukorjausta, mikä heikentää tulosten luotettavuutta. Myös koeasetelmaan liittyi muutamia rajoittavia tekijöitä. Tehdyistä muutoksista huolimatta koeasetelma oli koehenkilöille helppo, eikä väärin vastausten määrää saatu tavoitellulle tasolle. Tutkimuksessa käytettiin visuaalisia ärsykeitä tarkoituksena kuormittaa työmuistin visuaalisia komponentteja. Kokeessa ei kuitenkaan kontrolloitu tai rajoitettu kielellisten strategioiden käyttöä. Tästä johtuen koehenkilöiden oli mahdollista hyödyntää myös työmuistin fonologisia osia, mikä vaikeuttaa tulosten tulkintaa. Lisäksi jokainen kasvokuva toistui kokeen aikana 12–21 kertaa, ja on mahdollista, että koehenkilöt oppivat tunnistamaan kasvot tutkimuksen kuluessa. Kasvoja myös prosessoidaan kokonaisvaltaisesti, ja ihmiset ovat siinä harjaantuneita (Curby & Gauthier, 2007). Tämän vuoksi kasvokuvista koostuvaa luonnollista työmuistitehtävää ei ole suoraviivaista vaikeuttaa ilman keinotekoisia asetelman manipulointeja. Tutkimuksessa ei otettu anatomisia magneettikuvia koehenkilöiden aivoista, joten täsmällistä lähdeanalyysiä ei voitu tehdä (engl. source localization). Tutkimuksessa havaitut eroavaisuudet kytkeytyvät määritelyihin 12 alueeseen, eikä tällä menetelmällä voida siten tehdä tarkempaa alueellista paikannusta.

Myös tulosten tulkintaan liittyy rajoituksia. Useissa työmuistitutkimuksissa ongelmana on ollut, että tallennus- ja ylläpitovaihetta ei ole pystytty erottamaan toisistaan (Proskovec ym., 2016). Tämänkään tutkimuksen koeasetelmalla näitä vaiheita ei pystytty erottamaan täysin toisistaan. Tässä tutkimuksessa ei myöskään tavoitettu mieleenpalautusvaihetta. Tulosten tulkinnassa tulee huomioida, että monenlainen aivotoiminta voi synnyttää havaitut eroavaisuudet. Tutkimuksessa käytetyllä koeasetelmalla ja analyysimenetelmillä ei voida erottaa, heijastelevatko havaitut eroavaisuudet onnistuneisiin vai epäonnistuneisiin suorituksiin liittyviä muutoksia oskillaatorisessa toiminnassa. Jatkossa olisi syytä tarkastella eroavaisuuksien syntyä lähdettä täsmällisemmin. Lisäksi on huomioitava, että tutkimuksen tulokset rajoittuvat kasvoihin liittyvään visuaaliseen työmuistiin. Jotta saataisiin laajemmin tietoa työmuistin mekanismeista, olisi jatkotutkimuksia syytä tehdä käyttäen myös muunlaisia ärsykeitä.

Työmuistiprosessien onnistumiseen liittyviä neuraalisia mekanismeja on vielä toistaiseksi tutkittu hyvin vähän. Tämä tutkimus on tuonut uutta tietoa siitä, miten aivojen rytmisen toiminta poikkeaa onnistuneissa ja epäonnistuneissa työmuistiprosesseissa. Onnistuneiden ja

epäonnistuneiden suoritusten vertailu vaikuttaa tutkimuksen perusteella lupaavalta, ja jatkotutkimuksen myötä voitaisiin saada lisää tietoa työmuistiin liittyvistä aivoprosesseista ja oskillaatioiden roolista työmuistisuoritusten onnistumisen kannalta.

LÄHTEET

- Alexandrou, A. M., Parviainen T., & Kujala, J. (valmistelussa). *Linking brain and behavior: evidence from working memory and inhibitory control processing in the elderly* [Julkaisematon käsikirjoitus]. Monitieteinen aivotutkimuskeskus, Kasvatustieteiden ja psykologian tiedekunta, Jyväskylän yliopisto.
- Axmacher, N., Henseler, M. M., Jensen, O., Weinreich, I., Elger, C. E., & Fell, J. (2010). Cross-frequency coupling supports multi-item working memory in the human hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(7), 3228-3233. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911531107>
- Baddeley, A. (2003). Working memory: looking back and looking forward. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(10), 829-839. <https://doi.org/10.1126/science.1736359>
- Baddeley, A. (2009). Working Memory. Teoksessa Baddeley, A., Eysenck, M. W., & Anderson, M. C. (toim.), *Memory*.
- Baddeley, A. (2012). Working memory: theories, models, and controversies. *Annual review of psychology*, 63, 1-29. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120710-100422>
- Başar, E., & Güntekin, B. (2012). A short review of alpha activity in cognitive processes and in cognitive impairment. *International Journal of Psychophysiology*, 86(1), 25-38. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.07.001>
- Bazanava, O. M., & Vernon, D. (2014). Interpreting EEG alpha activity. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 44, 94-110. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.05.007>
- Bonnefond, M., & Jensen, O. (2012). Alpha oscillations serve to protect working memory maintenance against anticipated distracters. *Current biology*, 22(20), 1969-1974. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.029>
- Buzsáki, G., & Wang, X. J. (2012). Mechanisms of gamma oscillations. *Annual review of neuroscience*, 35, 203-225. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150444>
- Cole, S. R., & Voytek, B. (2017). Brain oscillations and the importance of waveform shape. *Trends in cognitive sciences*, 21(2), 137-149. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.12.008>
- Curby, K. M., & Gauthier, I. (2007). A visual short-term memory advantage for faces. *Psychonomic bulletin & review*, 14(4), 620-628. <https://doi.org/10.3758/BF03196811>

- Deiber, M. P., Missonnier, P., Bertrand, O., Gold, G., Fazio-Costa, L., Ibanez, V., & Giannakopoulos, P. (2007). Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: a study of phase-locked and induced oscillatory brain dynamics. *Journal of cognitive neuroscience*, *19*(1), 158-172. <https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.1.158>
- Druzgal, T. J., & D'Esposito, M. (2001). Activity in fusiform face area modulated as a function of working memory load. *Cognitive Brain Research*, *10*(3), 355-364. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(00\)00056-2](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(00)00056-2)
- Düzel, E., Penny, W. D., & Burgess, N. (2010). Brain oscillations and memory. *Current opinion in neurobiology*, *20*(2), 143-149. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.01.004>
- Engel, A. K., & Fries, P. (2010). Beta-band oscillations—signalling the status quo?. *Current opinion in neurobiology*, *20*(2), 156-165. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.015>
- Friston, K. J., Bastos, A. M., Pinotsis, D., & Litvak, V. (2015). LFP and oscillations—what do they tell us? *Current opinion in neurobiology*, *31*, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.05.004>
- Gramfort, A., Luessi, M., Larson, E., Engemann, D. A., Strohmeier, D., Brodbeck, C., Goj, R., Jas M., Brooks T., Parkkonen L., & Hämäläinen, M. (2013). MEG and EEG data analysis with MNE-Python. *Frontiers in neuroscience*, *7*, 267. <https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00267>
- Gu, B. M., van Rijn, H., & Meck, W. H. (2015). Oscillatory multiplexing of neural population codes for interval timing and working memory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *48*, 160-185. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.10.008>
- Hasselmo, M. E., & Stern, C. E. (2014). Theta rhythm and the encoding and retrieval of space and time. *Neuroimage*, *85*, 656-666. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.06.022>
- Heinrichs-Graham, E., & Wilson, T. W. (2015). Spatiotemporal oscillatory dynamics during the encoding and maintenance phases of a visual working memory task. *Cortex*, *69*, 121-130. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.04.022>
- Herrmann, C. S., Strüber, D., Helfrich, R. F., & Engel, A. K. (2016). EEG oscillations: from correlation to causality. *International Journal of Psychophysiology*, *103*, 12-21. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2015.02.003>
- Herweg, N. A., Solomon, E. A., & Kahana, M. J. (2020). Theta oscillations in human memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *24*(3), 208-227. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.12.006>
- Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends in neurosciences*, *30*(7), 317-324. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.05.001>

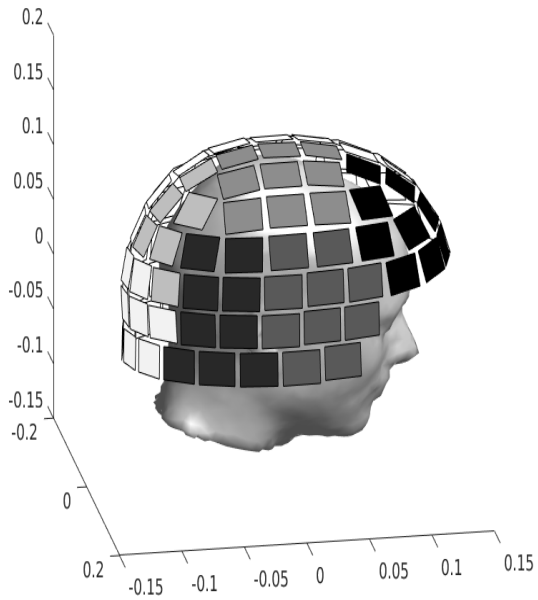
- Jacobs, J., Hwang, G., Curran, T., & Kahana, M. J. (2006). EEG oscillations and recognition memory: theta correlates of memory retrieval and decision making. *Neuroimage*, 32(2), 978-987. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.018>
- Kim, H. (2019). Neural activity during working memory encoding, maintenance, and retrieval: A network-based model and meta-analysis. *Human brain mapping*, 40(17), 4912-4933. <https://doi.org/10.1002/hbm.24747>
- Larson, E., & Taulu, S. (2017). Reducing sensor noise in MEG and EEG recordings using oversampled temporal projection. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 65(5), 1002-1013. <https://doi.org/10.1109/TBME.2017.2734641>
- Lisman, J. (2010). Working memory: The importance of theta and gamma oscillations. *Current Biology*, 20(11), R490-R492. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.04.011>
- Logie, R. H. (2011). The functional organization and capacity limits of working memory. *Current directions in Psychological science*, 20(4), 240-245. <https://doi.org/10.1177/0963721411415340>
- Lundqvist, D., Flykt, A., & Öhman, A. (1998). The Karolinska Directed Emotional Faces – KDEF, CD ROM from Department of Clinical Neuroscience, Psychology section, Karolinska Institutet, ISBN 91-630-7164-9.
- Meltzer, J. A., Zaveri, H. P., Goncharova, I. I., Distasio, M. M., Papademetris, X., Spencer, S. S., Spencer, D. D., & Constable, R. T. (2008). Effects of working memory load on oscillatory power in human intracranial EEG. *Cerebral Cortex*, 18(8), 1843-1855. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhm213>
- Moran, R. J., Campo, P., Maestu, F., Reilly, R. B., Dolan, R. J., & Strange, B. A. (2010). Peak frequency in the theta and alpha bands correlates with human working memory capacity. *Frontiers in human neuroscience*, 4, 200. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00200>
- Murray, M. M., & Herrmann, C. S. (2013). Illusory contours: a window onto the neurophysiology of constructing perception. *Trends in cognitive sciences*, 17(9), 471-481. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.07.004>
- Noonan, M. P., Crittenden, B. M., Jensen, O., & Stokes, M. G. (2018). Selective inhibition of distracting input. *Behavioural brain research*, 355, 36-47. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2017.10.010>
- Norman D. A., & Shallice T. (1986) Attention to Action. Teoksessa Davidson R.J., Schwartz G.E., Shapiro D. (toim.), *Consciousness and Self-Regulation*. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0629-1_1

- Nyhus, E., & Curran, T. (2010). Functional role of gamma and theta oscillations in episodic memory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(7), 1023-1035. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.12.014>
- Palva, S., Kulashekhar, S., Hämäläinen, M., & Palva, J. M. (2011). Localization of cortical phase and amplitude dynamics during visual working memory encoding and retention. *Journal of Neuroscience*, 31(13), 5013-5025. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5592-10.2011>
- Proskovec, A. L., Heinrichs-Graham, E., & Wilson, T. W. (2016). Aging modulates the oscillatory dynamics underlying successful working memory encoding and maintenance. *Human brain mapping*, 37(6), 2348-2361. <https://doi.org/10.1002/hbm.23178>
- Rizzuto, D. S., Madsen, J. R., Bromfield, E. B., Schulze-Bonhage, A., & Kahana, M. J. (2006). Human neocortical oscillations exhibit theta phase differences between encoding and retrieval. *Neuroimage*, 31(3), 1352-1358. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.01.009>
- Roux, F., & Uhlhaas, P. J. (2014). Working memory and neural oscillations: alpha-gamma versus theta-gamma codes for distinct WM information?. *Trends in cognitive sciences*, 18(1), 16-25. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.10.010>
- Roux, F., Wibral, M., Mohr, H., Singer, W., & Uhlhaas, P. (2012). Gamma-band activity in human prefrontal cortex codes for the number of relevant items maintained in working memory. *Journal Of Neuroscience*, 32(36), 12411-12420. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0421-12.2012>
- Spitzer, B., & Haegens, S. (2017). Beyond the status quo: a role for beta oscillations in endogenous content (re) activation. *eneuro*, 4(4). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0170-17.2017>
- Taulu, S., & Simola, J. (2006). Spatiotemporal signal space separation method for rejecting nearby interference in MEG measurements. *Physics in Medicine & Biology*, 51(7), 1759. <https://doi.org/10.1088/0031-9155/51/7/008>
- Todd, J. J., Han, S. W., Harrison, S., & Marois, R. (2011). The neural correlates of visual working memory encoding: a time-resolved fMRI study. *Neuropsychologia*, 49(6), 1527-1536. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.01.040>
- Zanto, T. P., & Gazzaley, A. (2009). Neural suppression of irrelevant information underlies optimal working memory performance. *Journal of Neuroscience*, 29(10), 3059-3066. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4621-08.2009>
- Zhang, Q., van Vugt, M., Borst, J. P., & Anderson, J. R. (2018). Mapping working memory retrieval in space and in time: A combined electroencephalography and electrocorticography approach. *NeuroImage*, 174, 472-484. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.03.039>

Öztekin, I., McElree, B., Staresina, B. P., & Davachi, L. (2009). Working memory retrieval: contributions of the left prefrontal cortex, the left posterior parietal cortex, and the hippocampus. *Journal of cognitive neuroscience*, *21*(3), 581-593.
<https://doi.org/10.1162/jocn.2008.21016>

LIITTEET

Liite 1. MEG-kanavaparien jaottelu alueisiin oikealta puolelta



Liite 2. Aika-taajuusesityksissä esitettyjen aluekeskiarvojen aluemäärittelyt

	vasemman otsalohkon alue	oikean otsalohkon alue	
vasemman otsa- ja ohimolohkon alue	vasen keskusalue	oikea keskusalue	oikean otsa- ja ohimolohkon alue
vasemman ohimo- ja takaraivolohkon alue	vasemman päälaenlohkon alue	oikean päälaenlohkon alue	oikean ohimo- ja takaraivolohkon alue
	vasemman takaraivolohkon alue	oikean takaraivolohkon alue	