

KUULOTIEDON KÄSITTELYN KEHITYS

– Inhibitorisen prosessoinnin erot aivojen rytmisessä toiminnassa lapsilla ja aikuisilla

Elena Finnilä ja Katariina Sarajärvi

Pro gradu -tutkielma

Psykologian laitos

Jyväskylän yliopisto

Kesäkuu 2022

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO

Psykologian laitos

FINNILÄ, ELENA & SARAJÄRVI, KATARIINA: Kuulotiedon käsittelyn kehitys – Inhibitorisen prosessoinnin erot aivojen rytmisessä toiminnassa lapsilla ja aikuisilla

Pro gradu -tutkielma, 35 s., 2 liitettä.

Ohjaaja: Tiina Parviainen

Psykologia

Kesäkuu 2022

TIIVISTELMÄ

Kuuloaivokuoren kehityksellä on merkittävä rooli kognitiivisten kykyjen kehityksessä, mutta kuuloaivokuoren kehityksen tarkempaa neuraalista perustaa ei täysin tunneta. Kyky inhibitioon, eli epäolennaisten ärsykkeiden huomiotta jättämiseen, on yksi kognitiivisista kyvyistämme ja olennainen osa ihmisten sopeutumiskykyä. Tutkimuksemme tavoitteena oli ymmärtää paremmin inhibitorisen prosessoinnin eroja aikuisilla ja lapsilla aivojen rytmistä toimintaa tarkastelemalla, ja näin saada tärkeää tietoa aivojen kehityksen markkereista.

Tutkimuksemme MEG-aineistossa koehenkilöitä oli 74, joista 58 oli lapsia (iät 6–14) ja 16 aikuisia. Tarkastelimme, missä aikaikkunassa kuulotiedon inhibitorinen prosessointi näkyy lapsilla ja aikuisilla aivojen rytmisessä toiminnassa, sekä näkykö aivojen rytmisessä toiminnassa eroa lapsilla ja aikuisilla, kun suoritetaan kaksi erilaista kuuntelutehtävää: passiivisen kuuntelun tehtävä, sekä Go/NoGo -tehtävä. Tutkimme myös, näkykö rytmisessä toiminnassa eroa aivopuoliskojen välillä.

Tulokset osoittivat, että lasten rytmisessä toiminnassa ei 400–1200 millisekunnin aikaikkunassa 5–29.5 Hz taajuudella passiivisen kuuntelun ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä ollut merkitsevää eroa, eikä eroa löytynyt myöskään lasten aivopuoliskojen väliltä. Aikuisilla puolestaan oli tässä aikaikkunassa voimakkaampi rytmisen toiminnan aktivaatio Go/NoGo -tehtävässä sekä aikuisten passiiviseen tehtävään verrattuna että lasten Go/NoGo -tehtävän aktivaation voimakkuuteen verrattuna. Aikuisten aivopuoliskot myös erosivat tilastollisesti merkitsevästi rytmisen toiminnan inhibitorisessa prosessoinnissa.

Tutkimuksemme ehdottaa, että aikaikkunassa 400–1200 ms näkynyt voimakkaampi rytmisen toiminta aikuisilla inhibitiota vaativassa tehtävässä voi viitata kehittyneen inhibition markkeriin aivojen rytmisessä toiminnassa. Jatkossa olisi tärkeää tutkia tarkemmin tätä mahdollista markkeria: mistä taajuudesta on kysymys ja missä iässä aktivaation voimakkuus alkaa merkitsevästi erottua inhibitiota vaativassa tehtävässä.

Avainsanat: kuuloaivokuori, auditorinen inhibitio, rytmisen toiminta, oskillaatiot, pro gradu -tutkielma

ABSTRACT

The auditory cortex plays an important role in the development of cognitive skills, but the neural development of the said cortex is not well-understood. Inhibition is one of the cognitive functions and it has an essential role in our ability to adjust our behavior. The aim of our thesis was to study the differences between adults' and children's inhibitory processes and through that obtain possible important developmental markers.

Our analysis included 74 participants, out of which 58 were children (ages 6–14) and 16 adults. We studied time frames in which inhibitory auditory processing is visible in both adults' and children's induced responses. Additionally, we wanted to see if there is a difference between adults' and children's induced responses when they perform two auditory tasks: a passive listening task and an auditory Go/NoGo task. We also wanted to know if there's a difference in brain activity and induced responses between the hemispheres of the brain.

The results were that there was no difference in the children's induced responses between the passive listening task and the Go/NoGo task at the 400–1200 ms time frame and at 5–29 Hz frequency. A statistically significant difference was found in the adults' induced responses between the same tasks using the same time frame and frequency. The adults had stronger brain activity in the Go/NoGo task compared to both the adults' passive listening task and the children's Go/NoGo task. Also, there was a significant difference in the adults' brain activity between the right and left hemisphere, but this difference was not found in the children's results.

Our research suggests that the stronger induced responses that were found in adults' brain activity are a possible marker of advanced inhibition. Future research could focus on specifying this possible marker as well as mapping out the age period in which brain responses begin to develop and mature for tasks that require auditory inhibitory processing.

Keywords: auditory cortex, auditory inhibition, induced responses, oscillations, master's thesis

Sisällysluettelo

JOHDANTO	2
Kuuloaivokuoren kehitys ja toiminta	2
Tiedonkäsittely ja inhibitio	3
Kuuloaivokuoren kehitys ja inhibitio herätevästeiden ja rytmisen toiminnan valossa	6
Tutkimuskysymykset ja hypoteesit	8
MENETELMÄT	9
Tutkittavat	9
Menetelmät ja muuttujat	10
ANALYYSI	11
MEG-signaalien analyysi	11
Tilastollinen analyysi	14
POHDINTA	19
Tehtävien ja aivopuoliskojen välinen ero aivoaktivaatiossa oli merkittävästi erilainen lapsilla ja aikuisilla	19
Selitysmalleja rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvulle	20
Tutkimustulosten suhde muihin tutkimuksiin	21
Tutkimustulosten käytännön merkitys	24
Tutkimuksen heikkoudet	24
Ehdotuksia tuleviin tutkimuksiin	25
Yhteenveto	26
LÄHTEET	27
LIITTEET	34
Liite 1. Jakaumat lasten aineistolle	34
Liite 2. Jakaumat aikuisten aineistolle	35

JOHDANTO

Kuuloaivokuoren kehityksellä on merkittävä rooli kognitiivisten kykyjen kehityksessä, mutta kuuloaivokuoren kehityksen tarkempaa neuraalista perustaa tunnetaan kuitenkin vielä yllättävän heikosti. Kyky inhibitioon, eli epäolennaisten ärsykkeiden huomiotta jättämiseen, on olennainen osa ihmisen kognitiivista toimintaa: esimerkiksi lukiessasi tätä tekstiä sinun tulee pystyä jättämään huomiotta ympärilläsi tapahtuvia ärsykejä, jotta säilyttäisit keskittymisesi tekstin ymmärtämisessä. Toisinaan inhibitiossa on kyse tilanteista, joissa vihjeiden perusteella pitää päätellä, tuleeko reagoida vai jättää reagoimatta: esimerkiksi pesäpallopelissä juoksijan täytyy valppaana seurata pallon ja pelin kulkua ja päätellä tilanteen mukaan, lähteekö hän juoksemaan vai ei. Arjessa inhibitio onkin usein sitä, että täytyisi malttaa odottaa ennen reagointia. Ymmärtämällä paremmin inhibitorisen prosessoinnin aivoaktivaation eroja aikuisilla ja lapsilla voidaan saada tärkeää tietoa aivojen kehityksen markkereista.

Kuuloaivokuoren kehitys ja toiminta

Aivokuoren yleiselle kehitykselle ominaisia asioita ovat aivojen harmaan aineen muutos, valkean aineen lisääntyminen eli myelinisaatio sekä synapsien karsiutuminen. Kuten muunkin aivokuoren, myös suurin osa kuuloaivokuoren kehityksestä tapahtuu ihmisen ensimmäisten elinvuosien aikana (Zhang ym., 2007; Shaw ym., 2008). Aiemmissa tutkimuksissa onkin huomattu kuulotiedon käsittelyn muuttuvan huomattavasti lapsuuden aikana (Ponton, Eggermont, Kwong, & Don, 2000; Wunderlich & Cone-Wesson, 2006) ja MEG- sekä EEG-mittauksilla on huomattu lasten kuulovasteiden eroavan selkeästi ajallisesti aikuisten kuulovasteista (esimerkiksi Kotecha ym., 2009; Ponton ym., 2000; Sussman, Steinschneider, Gumenyuk, Grushko, & Lawson, 2008; van Bijnen, Parkkonen, & Parviainen, 2020). Vaikka muutos on voimakkainta lapsuudessa, aivot muovautuvat myös aikuisiällä: sisäiset ja ulkoiset ärsykkeet saavat aivomme muuttamaan rakennettaan, toimintojaan ja neuraalisia yhteyksiään läpi ikämme (Mateos-Aparicio & Rodriguez-Moreno, 2019).

Aivot ovat toimintoiltaan yleisesti ottaen jonkin verran epäsymmetriset, vaikka aivopuoliskojen toimintaeroja onkin ajan saatossa huomattavasti liioiteltu ja yksinkertaistettu, eikä kuulotiedon käsittelykään ole jakautunut aivopuoliskojen välille niin, että se olisi yksinkertaisesti selitettävissä.

Tutkimuksilla on pyritty selvittämään kuuloaivokuorten toisistaan eriäviä rooleja kuulotiedon käsittelyssä, ja vaikuttaa siltä, että äänen ominaisuuksia, kuten taajuutta, voimakkuutta ja sijaintia käsitellään jatkuvasti sekä erillisinä että yhdistelevinä prosesseina (Peterson, Reddy, & Hamel, 2021), ja tämä työllistää vaihtelevasti niin oikeaa kuin vasentakin aivopuolisko – samalla kuitenkin tiettyjä piirteitä omaavia ääniä käsitellään enemmän siihen erikoistuneemmalla aivokuorella (esimerkiksi Abrams, Nicol, Zecker, & Kraus, 2008; Boemio, Fromm, Brau, & Poeppel, 2005; Giraud & Poeppel, 2012; Zatorre, Belin, & Penhune, 2002). Kuuloaivokuorten kehitys ei myöskään ilmeisesti etene samaan tahtiin. Lasten vasemman ja oikean kuuloaivokuoren välisessä tasapainossa on havaittu eroa aikuisiin verrattuna (Nora ym., 2017), niin, että lasten oikealta aivopuoliskolta on löydetty kypsempää vasteita vasempaan aivopuoliskoon verrattuna, mikä viittaisi oikean kuuloaivokuoren nopeampaan kehitykseen (Parviainen, Helenius, & Salmelin, 2019).

Toimivan kuulon avulla opimme hahmottamaan ääniä, niiden kestoa, painotusta sekä erottelemaan ääniteitä, sanoja ja kielen rakenteita. Aivot käsittelevät kuuloinesta ensin subkortikaalisten synapsien kuljettamana kuuloaivokuorella ja siitä edelleen muilla alueilla signaalin tyypistä riippuen. Kuulotiedon käsittely oletettavasti edellyttääkin myös kognitiivista työpanosta, koska aivokuori vastaa paljon ihmisten kognitiivisista toiminnoista (Gallacher, 2004), ja kuulolla on oma roolinsa kognitiivisten kykyjen kehityksessä, koska ihmiset työskentelevät paljon kuuloa hyödyntäen. Kognitiivisten toimintojen käsite viittaa tiedonkäsittelyyn: havaitsemiseen, ajatteluun ja muistamiseen (Vuoksimaa, 2019). Kognitiivisten toimintojen voidaan myös ajatella olevan hierarkisia, jolloin alimmalla tasolla ovat yksinkertaisimmat sensoriset, auditoriset ja visuaaliset prosessointitaidot, kuten kuulo- ja näköaineksen käsittely, ja ylimmällä tasolla puolestaan kognitiivinen kontrolli sekä toiminnanohjaus (Harvey, 2019). Samalla ylemmät kognitiiviset toiminnot usein edellyttävät aisteilta saadun alemman tason tiedon hyödyntämistä (Poremba, 2004). Yksi kognitiivisiin toimintoihin kuuluva kyky on inhibitio.

Tiedonkäsittely ja inhibitio

Inhibitiolla on tärkeä rooli sensoristen, visuaalisten ja auditoristen häiriötekijöiden vaimentamisessa (Aron, 2007). Inhibition käsite voidaan karkeasti jakaa automaattiseen solutason ja aktiiviseen kognitiivisen tason inhibitioon (Aron, 2007; Bari & Robbins, 2013). Automaattisella solutason inhibitiolla tarkoitetaan ehkäisevää synapsin jälkeistä potentiaalia, joka voi vähentää tai vaimentaa kiihottavien synapsin jälkeisten potentiaalien summautumista, kun taas vastaavasti solutason

eksitaatio vahvistaa summautumista. Solutason inhibition ja eksitaation välinen tasapaino onkin välttämätöntä aivojen tiedonkäsittelyn ja näin ollen kaiken kognitiivisen toiminnan kannalta. Aktiivisen tason inhibitiolla sen sijaan tarkoitetaan esimerkiksi epäolennaisen ärsykkeen tai muiston vaimentamista (Aron, 2007; Bari & Robbins, 2013). Aktiivisen tason inhibitio on näin ollen aivan eri tason käsite kuin automaattinen solutason inhibitio, eikä näitä voi suoraan rinnastaa toisiinsa. Aivoalueita, jotka osallistuvat aktiivisen tason inhibitorisiin prosesseihin, ovat basaaligangliot sekä ratayhteys kortikaalisten alueiden, subtalaamisten alueiden sekä globus palliduksen välillä (*cortico-subthalamo-pallidal circuit*) (Nambu, Tokuno & Takada, 2002). Inhibitioon osallistuvat ainakin myös etuotsalohko, häntäydin ja subtalaaminen ydin (Diamond, 2013), sekä motorinen aivokuori, ventraalinen aivojuovio ja mediaalinen otsalohko (Fakhraei ym., 2021). Lisäksi impulsiivisilla ihmisillä on huomattu inhibitiota vaativien tehtävien aikaisen aivoaktivaation olevan voimakkaampaa parolimbisilla aivoalueilla, kun taas inhibitiossa paremmin suoriutuvilla aktivaatio on voimakkaampaa aivokuoren assosiaatioalueilla (Horn, Dolan, Elliott, Deakin, & Woodruff, 2003).

Käytöksen tasolla inhibitio viittaa kykyyn hillitä reaktiota, joka ei enää ole tilanteessa vaadittu tai välttämättä edes sopiva, ja tällainen taito muuttaa käytöstään on ehdoton ihmisen sopeutumiskyvyn kannalta (Meyer & Bucci, 2016; Verbruggen & Logan, 2009). Usein kyseessä on motorisen reaktion esto, esimerkiksi kehon liikuttamisen hillintä. Inhibitio on osa toiminnanohjaukseen kuuluvista taidoista, ja hyvin oleellinen osa eksekutiivista kontrollia (Verbruggen & Logan, 2009). Inhibitio on riippuvaista siitä, että yksilö oppii tunnistamaan ympäristöstään vihjeitä ja osaa tulkita niistä, milloin tulisi olla reagoimatta (Meyer & Bucci, 2016). Inhibitio voidaan jakaa ennakoivaan (*proactive inhibition*) sekä reagoivaan (*response inhibition*). Ennakoivassa inhibitiossa reaktio estetään jo ennen kuin se syntyy, ja reaktioinhibitiossa puolestaan jo alkanut reaktio pysäytetään (Meyer & Bucci, 2016). Aivotutkimusten perusteella prosessit näiden kahden inhibitiotyypin taustalla ovat hyvin toisiinsa kietoutuneet ja kyky ennakoivaan inhibitioon enteilee myös yksilön kykyä reaktioinhibitioon (Meyer & Bucci, 2016).

Reaktioinhibitiota tutkitaan usein niin kutsutulla Go/NoGo -tehtävällä (Littman & Tákacs, 2017). Se on tehtävä, jossa tutkittavalle tulee säännöllisesti näkyviin ärsyke, johon hänen pitää jollain tavalla reagoida – usein painamalla nappia. Tällainen ärsyke voi olla esimerkiksi sininen soikio. Lisäksi reaktiot pyydetään aina toteuttamaan mahdollisimman nopeasti. Satunnaisesti näkyviin tulee kuitenkin erilainen ärsyke, johon ei saa reagoida ollenkaan, esimerkiksi oranssi soikio. Useimmiten Go/NoGo -tehtävässä käytetään visuaalisia ärsykeitä, mutta myös auditorinen versio on olemassa (katso Wegmann, Branda, Snagowskia, & Sciebenera, 2016). On mahdollista, että tällainen tehtävä edellyttää sekä ennakoivaa inhibitiota, että reaktioinhibitiota (Meyer & Bucci, 2016), ja visuaalisen

version lisäksi auditorisen version käyttö on tärkeää, sillä usein ihmiset joutuvat päättämään inhibition tarvetta niin visuaalisista, kuin auditorisistakin vihjeistä (Wegmann ym., 2016). Auditorinen versio tarjoaakin visuaalisen version rinnalle lisää työkaluja tutkia inhibitiota ja impulsiivisen käytöksen taustasyitä, jotka teorioiden ja tutkimusten pohjalta todennäköisesti toisiinsa liittyvät (Wegmann ym., 2016). Parempi ymmärrys inhibition aivoperustasta voisi tuoda lisää tietoa ja konkreettista hyötyä impulsiivisen käytöksen ymmärtämiseen, jota esiintyy esimerkiksi alkoholi- ja peliriippuvuudessa, ADHD:ssä, antisosiaalisessa persoonallisuushäiriössä sekä maniassa (Bari & Robbins, 2013; Fakhraei ym., 2021; Wegmann ym., 2016).

Inhibition tutkimisen kannalta olennaista on pystyä tutkimaan aivojen sähköistä tiedonkulkua niin, että voidaan tarkastella aktivaation sijaintia ja ajoitusta. Tätä tehdään muun muassa fMRI-, MEG- ja EEG-mittauksilla. fMRI-mittauksissa käytettävä vaste perustuu verenvirtauksen muutoksiin ja on hitaammin muuttuva, eikä se kerro suoraan aivojen sähköisestä toiminnasta samalla tavalla kuin MEG- ja EEG-mittaukset (Ulmer & Jansen, 2013). MEG- ja EEG-mittauksilla on mahdollista luotettavasti tarkastella esimerkiksi eri ikäryhmien välillä aktivaation ajoitusta sekä paikkaa, ja EEG-mittaukseen verrattuna MEG antaa sijainniltaan tarkempaa tietoa aivojen toiminnasta (Hari & Puce, 2017). MEG-mittauksen ominaisuudet mahdollistavatkin hyvin aivojen kehityksen tutkimisen, ja erityisen tärkeitä nämä ominaisuudet ovat silloin, kun halutaan tutkia kuuloaivokuoren prosessointia, joka tapahtuu nopeasti, muutaman sadan millisekunnin aikana.

MEG-kuvantamismenetelmällä aivokuoren toimintaa voidaan tutkia mittaamalla rytmisen toiminnan modulaatiota (*induced responses*, suomenkielisessä kirjallisuudessa myös *induced-vasteet*) ja herätevasteita (*evoked responses*, suomeksi käännetty myös *evoked-vasteet*) (Chen ym., 2012). Solujen synkroninen aktiivisuus muodostaa aivojen rytmisen toiminnan eli oskillaatiot, ja näitä yleisesti tunnettuja oskillaatioita ovat gamma- (30–100 Hz), beta- (13–30 Hz), alfa- (8–12 Hz) ja theta-oskillaatiot (4–8 Hz) (Kolb & Whishaw, 2009; Roux & Uhlhaas, 2014). Kuuloaivokuoren neuraaliset oskillaatiot osallistuvat keskeisesti muun muassa kuulotiedon akustis-artikulatoristen piirteiden käsittelyyn ja ne ovat ensimmäinen askel ääniärsykkeiden tulkinnassa (Giraud & Poeppel, 2012). Herätevasteet puolestaan ovat sähköisiä vasteita, jotka ilmenevät hermostossa ärsykkeen esittämisen jälkeen ja ovat aina vaihelukittuja tiettyyn ärsykkeeseen (Luck, 2005). Herätevasteiden avulla kuuloaivokuoren toimintaa on tutkittu jo vuosikymmeniä ja niistä on saatavilla paljon tutkimustietoa. Herätevasteet voidaan jakaa kolmeen päätyyppiin: aivorungon toimintaa heijasteleviin aikaisiin vasteisiin (alle 10 ms), talamiseen toimintaan liittyviin keskivasteisiin (10–50 ms) ja aivokuorella tapahtuvaa toimintaa heijasteleviin myöhäisiin vasteisiin (50–250 ms) (Picton, Hillyard, Krausz, & Galambos, 1974). Aivokuoren toimintaa ilmentävät herätevasteet on nimetty usein P1-, N1- ja P2-vasteiksi niiden ajoituksen

mukaan (Eggermont & Ponton, 2002), ja ne voivat viitata joko positiiviseen tai negatiiviseen vasteeseen (Luck, 2005). Tietyn ärsykkeen tai tehtävän aiheuttamaa rytmisen toiminnan modulaatiota voidaan tutkia TFR-vasteiden (*time-frequency representation*) avulla ja ajallisen voimakkuuden muutoksia voidaan puolestaan tarkastella TSE-tulosteiden avulla (*temporal spectral evolution*).

Kuuloaivokuoren kehitys ja inhibitio herätevasteiden ja rytmisen toiminnan valossa

Herätevasteilla mitattuna aikuisten kuulotiedon käsittelyssä voidaan tyypillisesti havaita kaksi vastetta: P1-vaste 50–80 millisekuntia ja N1-vaste 90–130 millisekuntia ärsykkeen jälkeen. Lasten kuulotiedon käsittelyn eteneminen poikkeaa tästä niin, että P1-vaste nähdään myöhemmin kuin aikuisilla, noin 75–105 millisekuntia ärsykkeen jälkeen, ja N1-vasteen sijaan havaitaan lapsille tyypillinen N2-vaste 200–240 millisekuntia ärsykkeen jälkeen (Ruhnau, Herrmann, Maess, & Schroger, 2011). Tämä ero lasten ja aikuisten vasteiden välillä heijastaa todennäköisesti hermoverkon kypsymistä, mikä taas vaikuttaa aivoverkostossa tapahtuvaan prosessointinopeuteen ja -tehokkuuteen. Parviainen, Helenius ja Salmelin (2019) ovat tutkineet N250-vastetta, joka ilmenee kuuloaivokuorella lapsuudessa, mutta häviää ihmisen aikuistuesssa. Heidän tutkimuksensa osoitti, että N250-vaste heikkeni merkitsevästi lapsilla alle vuodenkin ikäerolla vasteen ajoituksen pysyessä samana. On tosin mahdollista, että N250-vaste ei liity prosessointinopeuteen tai sen tehokkuuteen vaan pikemminkin automaattiseen pikkuhiljaa katoavaan kuulosysteemin prosessiin lasten kuulojärjestelmässä (Parviainen ym., 2019).

Vuotta myöhemmin tehdyssä van Bijnenin ja kumppaneiden (2020) tutkimuksessa tarkasteltiin lasten ja aikuisten N100- ja N250-herätevasteita MEG-mittausten avulla. Kyseinen tutkimus sisälsi passiivisen tehtävän ja kaksi erilaista inhibitiotehtävää. Tutkimustulosten mukaan lasten vasemman aivopuoliskon aktivaatiolla oli yhteys lasten suoriutumiseen kognitiivisia kykyjä mittaavissa tehtävissä niin, että voimakkaampi aktivaatio enteili parempaa suoritusta kognitiivisissa tehtävissä, ja sekä aikuisilla että lapsilla oikean kuuloaivokuoren aktiivisuus oli vasenta suurempaa. Passiivisen ja inhibitiota vaativan tehtävän välillä ei ollut merkitsevää eroa herätevasteiden voimakkuudessa N250-vasteessa.

Kuuloaivokuoren kehitystä ymmärretään tosiaan jo aika hyvin herätevasteiden valossa (katso esimerkiksi Eggermont & Moore, 2012), mutta kuuloaivokuoren rytmisen toiminnan kehitystä sen sijaan ei tunneta vielä kovin tarkasti. Rytmistä toimintaa tutkimalla voidaan tarkastella sellaista

ärsykkeeseen aiheuttamaa aktivaatiota, joka ei herätevasteen tavoin vaihelukitu ärsykkeeseen eli ei reagoi täsmälleen samalla ajoituksella, vaikka liittyikin ärsykkeeseen. Viiveen vaihtelu eli “jitteri” voi olla merkittävää ja sitä voidaan havaita erityisesti kehittyvissä aivoissa, mutta sitä ei nähdä herätevasteita tarkastelemalla (Legatt, 2012). Kuuloaivokuoren kehitystä voitaisiinkin ymmärtää entistä paremmin rytmistä toimintaa tutkimalla.

Kuuloaivokuorella keskeinen rytmisen aktivaatio inhibitorisessa prosessoinnissa näkyy niin kutsutulla alfakaistalla (7–13 Hz). Strauß, Wöstmann ja Obleser (2014) ovat tarkastelleet alfaoskillaatioiden merkitystä selektiivisessä inhibitiossa, ja alfaoskillaatioilla oli tutkimuksen mukaan selkeä rooli haastavissa kuuntelutilanteissa, joissa kuuntelijan täytyi poimia tarvittava informaatio monen puhujan puhuessa yhtäaikaaisesti (Strauß ym., 2014). Hartmann, Schlee ja Weisz (2012) puolestaan tutkivat kuinka erilaiset odotukset identtiseen auditoriseen ärsykkeeseen vaikuttivat alfataajuuden vähenemiseen kuuloaivokuorella. Tulokset osoittivat, että odotettaessa vastenmielistä palautetta ärsykkeen jälkeen, kuuloaivokuoren alfataajuus laski 20 prosenttia verrattuna neutraalin palautteen odotukseen. Alfataajuus näyttäisikin liittyvän aiemmin mainitun aivokuoren eksitaatio-inhibiatio-tasapainon säätelyyn (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2006; Weisz, Hartmann, Müller, Lorenz, & Obleser, 2011). Toisaalta uusien tutkimusten perusteella sen rooli vaikuttaa myös monipuolisemmalla kuin aiemmin on luultu eksitaatio-inhibiatio-tasapainon säätelyn valossa, ja alfataajuus, toisin kuin muut oskillaatiot, saattaa osallistua ylhäältä alas -prosessointiin (*top-down processing*) (Weisz ym., 2011), mikä on inhibition kannalta melko oleellista, koska ylhäältä alas -prosessointi on tärkeä osa kognitiivisten toimintojen sujuvuutta. Alfataajuuden lisäksi myös gammataajuudella (30–100 Hz) (Fries, Reynolds, Rorie, & Desimone, 2001; Jensen, Kaiser, & Lachaux, 2007; Vierling-Claassen, Siekmeier, Stufflebeam, & Kopell, 2008) ja thetataajuudella (4–8 Hz) (Fakhraei ym., 2021) on inhibitiota vaativissa tehtävissä löydetty mahdollisesti inhibition kannalta merkittävää aktivaatiota.

Lisääntyvä tutkimusnäyttö onkin alkanut korostaa rytmisen toiminnan modulaation roolin toiminnallista merkitystä aivokuoren toiminnassa (Bollimunta ym, 2008; Buzsaki & Draguhn, 2004; Hartmann ym., 2012, Min & Herrmann, 2007). Oskillaatioita mittaamalla voidaan saada parempi käsitys siitä, miten kuulotiedon käsittelyn aivoperusta kehittyy. Aiempia tutkimuksia kuuloaivokuoren kehityksen rytmisen toiminnan markkereista ei kuitenkaan vielä ole tehty. Tämän johdosta tarkastelemme tässä tutkimuksessa aikuisten ja lasten aivojen rytmisessä toiminnassa tapahtuvia muutoksia inhibitorista prosessointia vaativassa tehtävässä, minkä avulla pyrimme selvittämään kuulotiedon pohjalta käynnistyvien inhibitoristen toimintojen kehitystä.

Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tutkimuksessamme tarkastelemme kuulotiedon käsittelyä ja erityisesti inhibitoristen prosessien eroa lapsilla ja aikuisilla. Vertailemalla lasten ja aikuisten aivojen toimintaa toisaalta inhibitorisen prosessoinnin ja toisaalta passiivisen kuuntelun aikana voidaan saada tärkeää tietoa aivojen kehityksen markkereista. Aivojen rytmisen toiminnan roolia kuulotiedon käsittelyn kehityksessä on vielä tutkittu vähän, joten tutkimuksemme keskittyy aivojen rytmisen toiminnan inhibitoriseen prosessointiin ja kuulotiedon kehitykseen liittyvien markkereiden etsimiseen.

Tarkastelemme aluksi, missä aikaikkunassa kuulotiedon inhibitorinen prosessointi näkyy lapsilla ja aikuisilla aivojen rytmisessä toiminnassa kuuloaivokuorella. Seuraavaksi tarkastelemme inhibitorisen prosessoinnin kehityksellisiä piirteitä vertaamalla lasten ja aikuisten aivojen rytmistä toimintaa kahdessa eri tehtävässä: passiivisen kuuntelun ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän aikana. Tutkimme myös, näkyykö rytmisessä toiminnassa eroa aivopuoliskojen välillä – olimme kiinnostuneita mahdollisista eroista niin tehtävien välillä, kuin saman tehtävän aikana.

Tutkimuskysymyksemme ovat:

- 1. Eroaako aivojen rytmisen toiminta passiivisen tehtävän ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä eri lailla lapsilla ja aikuisilla?*
- 2. Eroaako aivojen rytmisen toiminta vasemman ja oikean aivopuoliskon välillä eri lailla lapsilla ja aikuisilla?*
- 3. Eroaako aivojen rytmisen toiminta passiivisen tehtävän ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä eri lailla aivopuoliskojen välillä lapsilla ja aikuisilla?*

Hypoteesimme on, että aivojen rytmisessä toiminnassa on eroa näiden kahden kuuntelutehtävän välillä eri lailla lapsilla ja aikuisilla. Oletamme, että inhibitiota vaativa tehtävä herättää voimakkaampaa rytmistä toimintaa aivoissa kuin passiivinen tehtävä, koska inhibitorinen prosessointi edellyttää aivoilta kognitiivista työpanosta, ja rytmisessä toiminnassa on havaittu inhibition liittyvää aktivaatiota aiemmissakin tutkimuksissa erityisesti alfa-, theta- ja gammataajuuksilla. Oletamme myös, että aivopuoliskojen välillä on nähtävissä eroa aktivaatiossa niiden kuulotiedon käsittelyn erilaistumisesta johtuen.

MENETELMÄT

Tässä tutkielmassa hyödynsimme van Bijnenin ja kumppaneiden (2020) keräämää tutkimusaineistoa. Aineisto on kerätty osana Signatures of Auditory Cortex Maturation -tutkimusprojektia. Kuvaamme tutkimusasetelman kokonaisuudessaan kahdessa seuraavassa kappaleessa, vaikka omaan analyysiimme otimme vain passiivisen kuuntelutehtävän sekä aktiivista inhibitiota vaativan Go/NoGo -tehtävän. Tutkimusasetelmassa on myös toinen inhibitiota mittaava kuuntelutehtävä, Auditory Oddball, mutta valitsimme omaan tutkimukseemme Go/NoGo -tehtävän, koska näin pieneen tutkimukseen ei ollut mahdollista mahduttaa molempia tehtäviä. Lisäksi, päinvastoin kuin Auditory Oddballissa, Go/NoGo -tehtävässä tutkittavien tuli olla reagoimatta poikkeaviin ääniin, jolloin tehtävä mittasi täsmällisemmin reaktioinhibitiota.

Tutkittavat

Tutkimukseen osallistui yhteensä 94 tutkittavaa, joista 78 oli lapsia ja 16 aikuisia. Heidät rekrytoitiin koulujen ja Väestörekisterin kautta. Osallistujilla ei ollut neurologisia sairauksia tai keskushermostoon vaikuttavia lääkityksiä ja kaikkien osallistuneiden kuulo todettiin normaaliksi. Kiihtokseksi osallistumisesta osallistujat saivat elokuvalipun tai lahjakortin.

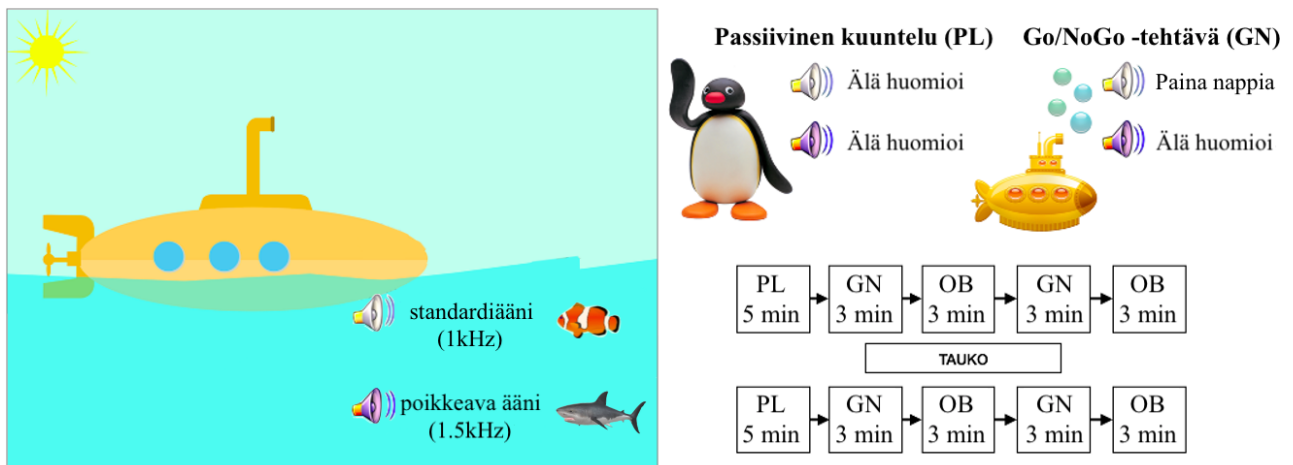
Kaikki aikuiset sisällytettiin mukaan aineistoon. Lapsista yksitoista jätettiin pois; yksi heistä ei suorittanut tutkimukseen kuuluneita testejä loppuun asti, yhdellä oli huomattavasti virheitä MEG-tehtävässä, viidellä liiallisia pään liikkeitä tai magneettista häiriösignaalia MEG-mittauksen aikana, kaksi kieltäytyi osallistumasta MRI-mittaukseen ja kahdella havaittiin aivojen rakenteellisia poikkeavuuksia MRI-mittauksessa. Aineistoon sisällytettiin tässä vaiheessa 67 lasta.

Lapset olivat iältään 6–14-vuotiaita ($M=10.2;SD=1.4$). Heistä 36 oli poikia ja 31 tyttöjä. Helsingin julistusta noudattaen tietoinen suostumus tutkimukseen osallistumisesta kerättiin sekä lapsilta, että heidän vanhemmiltaan. Aikuiset osallistujat antoivat itse suostumuksensa ja he olivat iältään 20–30-vuotiaita ($M=24.78;SD=3.38$), aikuisista kolme oli miehiä ja 13 naisia. Hyväksynnän tutkimussuunnitelmalle antoi Jyväskylän yliopiston eettinen lautakunta.

Menetelmät ja muuttujat

Tutkimuksessa käytetyt ääniärsykkeet luotiin Audacity® ohjelmalla (versio 2.3.3). Ärsykkeet olivat siniääniä, joiden kesto oli 70 millisekuntia, ja niiden nousu- sekä laskuaika olivat 10 millisekuntia. Standardisiniääni oli korkeudeltaan 1.0 kHz ja poikkeava ääni 1.5 kHz, ja ärsykkeet esitettiin 65 dB äänenpainetasolla. Kuuloärsykkeet esitettiin jatkuvana sarjana ja ärsykkeiden välinen aika vaihteli 1.6 sekunnista 2.0 sekuntiin. Tehtävät alkoivat aina standardiäänellä ja poikkeavat äänet olivat aina yksittäisiä. Ennen tehtävien alkua mitattiin lepotilan aktivaatiota 1.5 minuuttia silmät auki ja silmät kiinni.

Koeasetelma toteutettiin pelin muodossa. Pelissä kapteeni pyysi tutkittavaa auttamaan häntä klovnikalapopulaation tutkimisessa (kuva 1). Pelissä tutkittava istuu sukellusveneen sisällä, kuullen ohjeita kapteenilta. Peliympäristön ärsykkeet, uivat kalat, luotiin Studio Dennis Parrenin avustuksella (<https://www.dennisparren.com>), ja niiden ainoa tarkoitus oli pitää tutkittavien mielenkiintoa yllä. Kaikkia ärsykejä hallittiin PsychoPy-ohjelmalla (versio 3.2). Äänentoistoa varten tutkittavat saivat käyttöönsä MEG-yhteensopivat kuulokkeet.



Kuva 1. Havainnoillistava kuva tutkimusasetelmasta. Tutkittavat tekivät kuuntelutehtävät pelimäisessä ympäristössä.

MEG-mittauksen aikana tutkittavat suorittivat kolme erilaista tehtävää kahdessa osassa (katso kuva 1), joista tässä tutkimuksessa mukana on kaksi, eli passiivisen kuuntelun tehtävä sekä Go/NoGo -tehtävä. Ensimmäisenä tehtävänä oli passiivinen kuuntelutehtävä (kuvassa lyhenne PL), jossa kapteeni pyysi tutkittavaa olemaan huomioimatta ääniärsykejä samalla kun hän etsii klovnikalajoja. Tämän tehtävän aikana tutkittavat saivat katsoa äänetöntä Pingu-animaatiosarjaa. Passiivisen

kuuntelutehtävän jälkeen suoritettiin Go/NoGo -tehtävä (kuvassa GN), jossa kapteeni selitti tutkittavalle, että sukellusvene tunnistaa kalat kaikuluotaimen avulla, ja että hän tarvitsee tutkittavan apua niiden tunnistamisessa sillä aikaa, kun hän itse ohjaa sukellusvenettä. Tutkittavat saivat tiedokseen, että kaksi eri merkkiääntä tarkoittavat eri kaloja; toinen klovnikalaa (standardiääni) ja toinen haita (poikkeava ääni). Tutkittavia pyydettiin painamaan nappia mahdollisimman nopeasti, kun he kuulevat klovnikalaa tarkoittavan äänen. Heitä pyydettiin myös kohdistamaan katseensa sukellusveneeseen ikkunan keskelle ja keskittymään ääniin. Ohjeistuksen jälkeen suoritettiin 12 harjoitusosiota, jotta saatiin varmistettua, että tutkittava oli ymmärtänyt ohjeet oikein. Kolmannessa tehtävässä, joka oli Auditory Oddball -tehtävä (kuvassa OB), tutkittavien piti painaa nappia kuullessaan haita symboloivan poikkeavan äänen. Myös tässä tehtävässä suoritettiin ohjeistuksen jälkeen 12 harjoitusosiota. Ohjeistuksien ja harjoitusosioiden jälkeen suoritettiin vuorotellen kaksi osiota sekä Go/NoGo että Auditory Oddball -tehtävää. Yksi osio sisälsi 90 ärsykeääntä (63 standardiääntä ja 27 poikkeavaa ääntä). Näiden jälkeen pidettiin tauko, jonka aikana tutkittavat saivat välipalaa. Tauon jälkeen suoritettiin vielä samat tehtävät uudestaan aloittaen taas passiivisen kuuntelun tehtävästä.

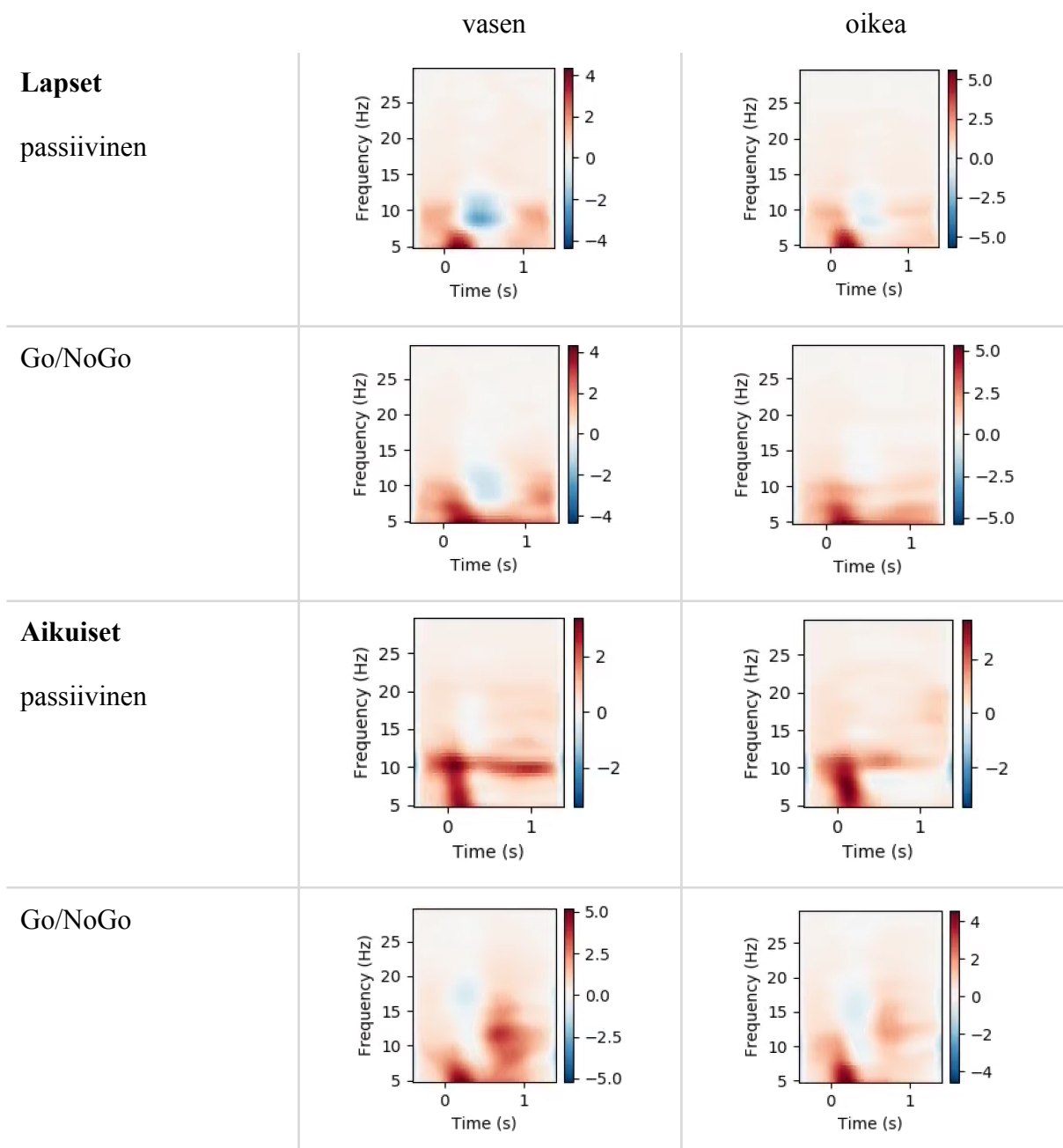
Erillisellä käynnillä tutkittavat suorittivat joukon kognitiivisia testejä. Näihin sisältyi osatestejä WISC-III:stä (*Wechsler Intelligence Scales for Children*, kolmas versio) sekä Stop Signal -tehtävä CANTAB:sta (*Cambridge Neuropsychological Automated Test Battery*). Wechslerin testipatteristosta käytettiin osatestejä Samankaltaisuudet, Kuutiotehtävät, Numerosarjat, Merkkikoe ja Merkintunnistus.

ANALYYSI

MEG-signaalien analyysi

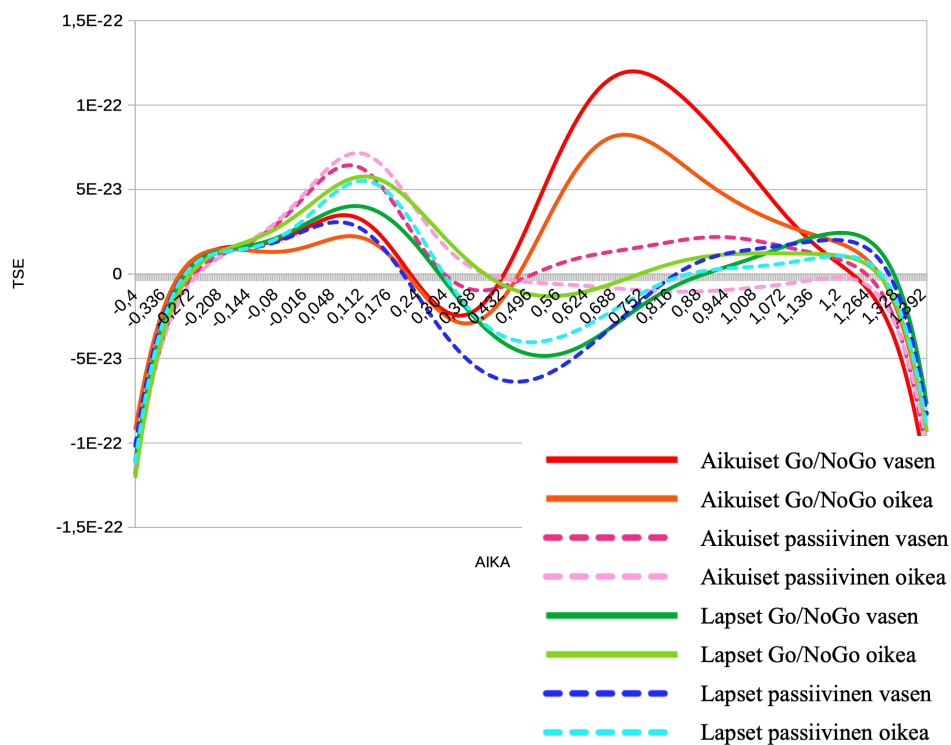
MEG-aineisto käsiteltiin aluksi Jyväskylän yliopiston Meggie-ohjelmalla, joka perustuu MNE-Python-koodiin. Aineistosta poistettiin ICA-menetelmällä (*independent component analysis*) ohjelman laskemat häiriösignaalit, jotka liittyivät silmänliikkeisiin, sydämenlyönteihin tai muihin häiriötekijöihin. Selitetylle varianssille käytettiin raja-arvoa 0.980 ja maksimimäärälle iteraatiota 2000. Yhdeksällä koehenkilöllä oli aineistossa häiriöitä, joita ei saatu poistettua standardilla preprosessointiprotokollalla, joten lopullisessa analyysissä oli mukana 58 lasta ja 16 aikuista.

Molempien tehtävien poikkeaville äänille määriteltiin epokit leikkaamalla jatkuvasta MEG-signaalista ajanjaksoja. Epokit luotiin aikavälille -500–1000 millisekuntia, niin, että ärsyke oli kohdassa 0 millisekuntia. Aikaväliä -500–0.00 millisekuntia suhteessa ärsykkeen esittämiseen käytettiin kontrolliajanjaksona (*baseline*) ja epokit, joissa signaali ylitti rajat 3000 fT/cm (gradiometreissä) ja 4000 fT (magnetometreissä), jätettiin pois analyysistä. Epokeista laskettiin aika-taajuuskuvaajat (TFR, *time frequency representation*) jokaisen koehenkilön kanaville taajuudella 5 Hz–29.5 Hz, frekvenssi-intervallilla 0.5 Hz. TFR-tuloksista tehtiin yhteenvedot erikseen lasten ja aikuisten kanaville molempien tehtävien osalta (kuva 2).



Kuva 2. TFR-kuvat gradiometreinä ryhmien, tehtävien ja aivopuoliskojen mukaan taajuudella 5–29.5 Hz aikaikkunassa -400–1400 millisekuntia. Huomautus: voimakkuutta kuvaava skaala vaihtelee kuvien välillä.

TFR-tulosteita havainnoituamme laskimme sekä passiivisen että Go/NoGo -tehtävän lasten ja aikuisten TSE:t (*temporal spectral evolution*), eli eri aivoalueiden kanaville keskiarvot rytmisen toiminnan voimakkuuden ajallisista muutoksista. Koska visuaalisen tarkastelun perusteella TFR-tulosteissa aktivaation muutoksia näkyi laajasti eri taajuuksilla, voimakkuuden vaihtelua kuvaava aikasarja (TSE-kuvat) päätettiin laskea yli koko taajuuskaistan (5 Hz–29.5 Hz), eikä keskittyä tiettyyn taajuuteen. TSE-tulokset tallennettiin csv-muotoon ja koko aikaväliltä laskettiin keskiarvokäyrät LibreOffice Calc-ohjelmalla sekä lasten että aikuisten vasemmalle ja oikealle aivopuoliskolle molempien tehtävien osalta. Keskiarvokäyrän perusteella ajanjakso 400–1200 millisekuntia osoitti selkeän voimakkaan vasteen erityisesti Go/NoGo-tehtävässä (katso kuva 3). Aikavälille 400–1200 ms laskettiin jokaiselle koehenkilölle maksimi-arvot temporaalialueiden gradiometri-kanaville LibreOffice Calc-ohjelmalla.



Kuva 3. TSE-tulosteista lasketut keskiarvokäyrät: aikuisten Go/NoGo -tehtävän aikainen rytmisen toiminta (punainen ja oranssi käyrä) eroaa huomattavasti muista mittauksista.

Tilastollinen analyysi

Aluksi aineistosta laskettiin muutamat tunnusluvut (keskiarvo, mediaani, keskihajonta ja keskiarvon keskivirhe) sekä tarkastettiin normaalijakautuneisuus. Alkuperäislukujen pienuuden vuoksi tunnuslukuja kerrottiin 1 000 000 000:lla aineiston käsittelyn helpottamiseksi. Koska aineisto ei ollut normaalijakautunut, käytettiin analyysiin parametrittomia testejä.

Analyysiä varten luotiin muuttujia. Aluksi luotiin kummallekin tehtävälle keskiarvomuuttuja, joihin laskettiin keskiarvo tehtävän vasemman ja oikean aivopuoliskon aktivaatiosta. Lisäksi luotiin kaksi keskiarvomuuttujaa, joissa laskettiin keskiarvo kummankin tehtävän vasemman aivopuoliskon aktivaatiosta, sekä kummankin tehtävän oikean aivopuoliskon aktivaatiosta. Näistä keskiarvosummamuuttujista tehtiin vielä kaksi erotusmuuttujaa, vähentäen passiivisen kuuntelutehtävän vasemman ja oikean aivopuoliskon keskiarvoisesta aivoaktivaatiosta Go/NoGo -tehtävän vasemman ja oikean aivopuoliskon keskiarvoinen aivoaktivaatio sekä tehtävien yhdistetystä vasemman aivopuoliskon keskiarvoisesta aktivaatiosta tehtävien yhdistetty oikean aivopuoliskon keskiarvoinen aktivaatio. Erotusmuuttujien avulla saatiin tarkasteltua lasten ja aikuisten välisiä eroja niin tehtävien kuin aivopuoliskojenkin aktivaatiossa. Tähän tarkasteluun käytettiin Mann-Whitneyn U-testiä. Lisäksi efektikoon laskemiseksi käytettiin Spearmanin korrelaatiokerrointa.

Ryhmien sisäisiä eroja tehtävissä ja aivopuoliskojen aktivaatiossa tarkasteltiin Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testillä. Aluksi tässä analyysissä käytettiin aiemmin luotuja keskiarvomuuttujia, joista kaksi yhdistivät tehtävissä vasemman ja oikean aivopuoliskon aktivaation, ja kaksi puolestaan aina yhden tehtävän vasemman ja oikean aivopuoliskon aktivaation. Sen jälkeen käytettiin erotusmuuttujia, jotka vertasivat tehtävien välistä aivoaktivaatiota kummallakin aivopuoliskolla erikseen. Lapsilla tehtävien tai aivoaktivaatioiden väliltä ei löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroja, mutta koska aikuisilta löytyi, tarkasteltiin lisäksi aikuisilta aivoaktivaatioeroja kummassakin tehtävässä verraten aktivaatioita suoraan, ilman käsiteltyjä muuttujia.

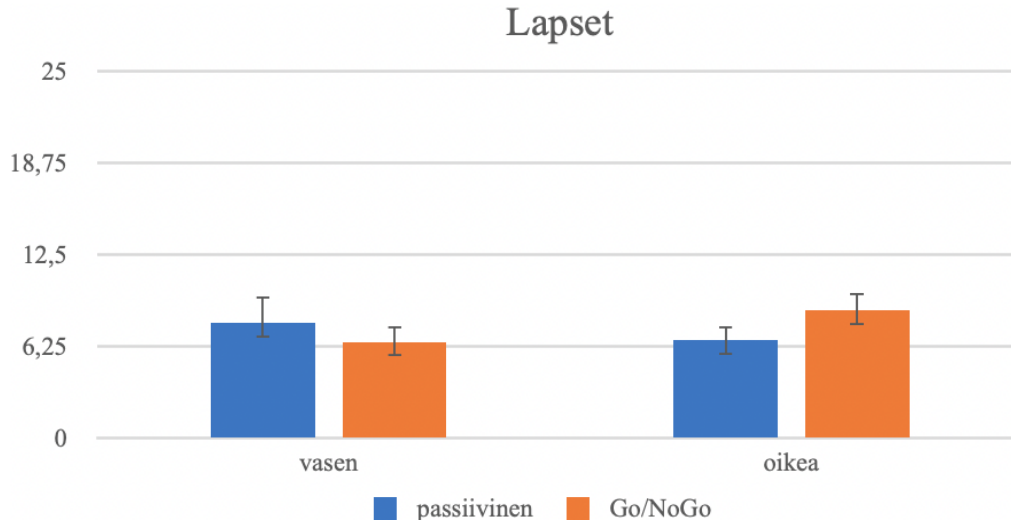
Aivoaineiston tulkinnan tueksi Go/NoGo -tehtävästä tarkasteltiin lisäksi tutkittavien reaktioajat standardeihin ääniin, ICV (*intraindividual coefficient of variation*, yksilön suoritusten sisäinen vaihtelu) sekä virheiden määrä. Toisin kuin Mann-Whitneyn U-testin ja Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testin tulokset, nämä tulokset perustuvat alkuperäistutkimuksen kaikkiin koehenkilöihin ($N=83$, lapsia 67, aikuisia 16).

TULOKSET

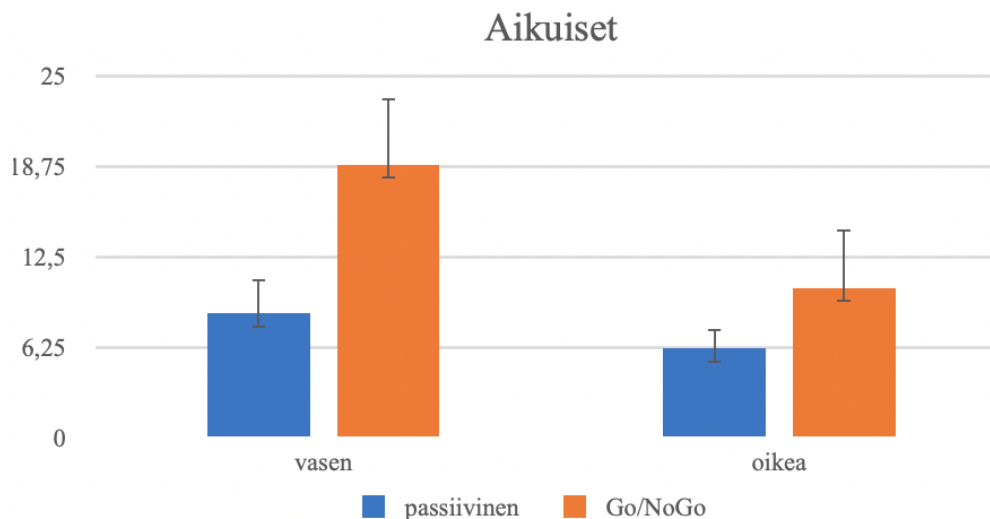
Alla olevissa taulukossa 1 sekä kuvioissa 1 ja 2 on nähtävillä lasten ja aikuisten aineiston tunnuslukuja tehtävien ja aivopuoliskojen mukaan. Liiteluettelosta löytyvät lasten (liite 1) ja aikuisten (liite 2) aineistojen jakaumat verrattuna normaalijakaumaan.

	Lapset (N=58)				Aikuiset (N=16)			
	<i>M</i>	<i>Md</i>	<i>SD</i>	<i>SEM</i>	<i>M</i>	<i>Md</i>	<i>SD</i>	<i>SEM</i>
Passiivinen tehtävä, vasen aivopuolisko	7.867	5.131	13.720	1.802	8.634	5.442	9.253	2.313
Passiivinen tehtävä, oikea aivopuolisko	6.654	4.542	7.152	.939	6.154	3.357	5.604	1.401
Go/NoGo, vasen aivopuolisko	6.562	5.528	8.116	1.066	18.860	12.030	18.468	4.617
Go/NoGo, oikea aivopuolisko	8.713	6.125	8.944	1.174	10.367	6.702	16.145	4.036

Taulukko 1. Lasten ja aikuisten rytmisen toiminnan tehon keskiarvo, mediaani, keskihajonta ja keskiarvon keskivirhe kuuntelutehtävissä vasemmalla ja oikealla kuuloaivokuorella, arbitrary unit (a.u).



Kuvio 1. Lasten rytmisen toiminnan tehot ja keskiarvon keskivirhe kummassakin tehtävässä.



Kuvio 2. Aikuisten rytmisen toiminnan tehot ja keskiarvon keskivirhe kummassakin tehtävässä.

Mann-Whitneyn U-testillä tarkasteltuna passiivisen ja Go/NoGo tehtävän välinen ero oli tilastollisesti merkitsevästi erilainen aikuisilla ja lapsilla ($U=262$, $p<.008^{**}$, efektiivikoko $r(74)=-.310$). Erotusmuuttujilla laskettuna lapsilla keskiarvoinen rytmisen toiminnan tehon erotus tehtävien välillä oli $-.377$ ($Md=-.814$, $SD=9.148$) ja aikuisilla tehtävien välinen ero puolestaan keskiarvoisesti -7.22 ($Md=-5.625$, $SD=11.922$). Aikuksilla tehtävien välillä oli siis huomattavasti suurempi ero lapsiin verrattuna. Yllä olevista taulukosta 1 ja kuvioista 1 ja 2 huomataan, että lapsilla kummassakaan tehtävässä ei ollut toisiinsa verrattuna nähtävissä selkeästi voimakkaampaa rytmistä toimintaa. Aikuksilla aivoaktivaatio oli voimakkaampaa Go/NoGo -tehtävässä kuin

passiivisessa tehtävässä.

Mann-Whitneyn U-testillä tarkasteltiin myös aivopuoliskojen välistä eroa, ja huomattiin, että aivopuoliskojen välinen aktivaatioero oli tilastollisesti merkitsevästi erilainen aikuisilla ja lapsilla ($U=641$, $p<.020^{**}$, efektiivikoko $r(74)=.272$). Erotusmuuttujilla laskettuna lapsilla keskiarvoinen rytmisen toiminnan tehon erotus tehtävissä aivopuoliskoja vertailtaessa oli $-.469$ ($Md=-.236$, $SD=10.440$). Aikuisilla aivopuoliskojen välinen erotus oli keskiarvoisesti 5.487 ($Md=2.90$, $SD=9.704$), eli aivopuoliskojen välinen ero oli aikuisilla suurempi lapsiin verrattuna. Yllä olevista taulukosta 1 ja kuvioista 1 ja 2 katsottuna nähdään, että lapsilla rytmisen toiminnan teho oli suurempi passiivisessa tehtävässä vasemmalla kuin oikealla aivopuoliskolla, ja Go/NoGo -tehtävässä puolestaan aivoaktivaatio oli voimakkaampaa oikealla kuin vasemmalla aivopuoliskolla. Aikuisilla sekä passiivisessa että Go/NoGo -tehtävässä vasen aivopuolisko aktivoitui voimakkaammin kuin oikea.

Ryhmien sisäisten erojen tarkastelussa Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testillä lapsilla interaktio aivopuoliskon ja tehtävätyypin välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevä ($p<.371$). Aivopuoliskojen välillä ei myöskään nähty tilastollisesti merkitseviä aktivaatioeroja ($p<.132$), kuten ei tehtävätyyppienkään välillä ($p<.564$), vaikka pientä eroa kuviossa 1 nähdäänkin silmämääräisesti. Aikuisilla interaktio aivopuoliskon ja tehtävätyypin välillä oli merkitsevä ($p<.049^*$). Tarkemmin tarkasteltuna aikuisilla passiivisessa tehtävässä aivopuoliskojen välillä ei ollut merkitsevää eroa ($p<.352$), mutta Go/NoGo -tehtävässä ero aikuisten aivopuoliskojen välillä oli merkitsevä ($p<.015^*$), niin, että vasemmalla puolella aktivaatio oli voimakkaampaa kuin oikealla. Vasemmalla aivopuoliskolla tehtävien välillä oli merkitsevä ero ($p<.010^*$), niin, että Go/NoGo -tehtävässä aivoaktivaatio oli voimakkaampaa kuin passiivisessa tehtävässä. Oikealla aivopuoliskolla tehtävien välillä merkitsevää eroa ei ollut ($p<.079$). Testausten testisuureet, standardisoidut testisuureet ja merkitsevyysarvot löytyvät taulukoista 2 ja 3.

	<i>T</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
Interaktio tehtävätyypin ja aivopuoliskon välillä	971	.894	.371
Tehtävien välinen ero	930	.577	.564
Aivopuoliskojen välinen ero	661	-1.506	.132

Taulukko 2. Tehtävien ja aivopuoliskojen väliset erot Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testillä tarkasteltuna lapsilla.

	<i>T</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
Interaktio tehtävyytyn ja aivopuoliskon välillä	30	-1.965	.049*
Aivopuoliskojen välinen ero, passiivinen tehtävä	86	.931	.352
Aivopuoliskojen välinen ero, Go/NoGo -tehtävä	21	-2.430	.015*
Tehtävien välinen ero - vasen aivopuolisko	118	2.585	.010*
Tehtävien välinen ero - oikea aivopuolisko	102	1.758	.079

Taulukko 3. Tehtävien ja aivopuoliskojen väliset erot Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testillä tarkasteltuna aikuisilla.

Go/NoGo -tehtävän reaktioajat, ICV ja virhemäärät ikäryhmittäin eroteltuna löytyvät alla olevasta taulukosta 4.

	Lapset (<i>N</i> =67)			Aikuiset (<i>N</i> =16)		
	<i>M</i>	<i>SD</i>	Vaihtelu- väli	<i>M</i>	<i>SD</i>	Vaihtelu- väli
Reaktioaika (ms)	484.20	82.74	328–693	298.50	57.5	221–395
ICV	0.4	0.09	0.19–0.56	0.27	0.05	0.20–0.35
Virheet (%)	2.54	1	0.53–4.87	1.36	0.62	0–2.17

Taulukko 4. Go/NoGo -tehtävän reaktioajat, ICV ja virheiden määrä prosentteina.

POHDINTA

Tutkimuksemme tavoitteena oli tarkastella kuulotiedon käsittelyn kehitystä ja erityisesti inhibitoristen prosessien eroja lapsilla ja aikuisilla aivojen rytmisessä toiminnassa. Tarkastelimme missä aikaikkunassa kuulotiedon inhibitorinen prosessointi näkyy lapsilla ja aikuisilla aivojen rytmisessä toiminnassa vertailemalla lasten ja aikuisten aivoaktivaatiota kahdessa erilaisessa kuuntelutehtävässä: passiivisessa kuuntelutehtävässä ja Go/NoGo -tehtävässä. Tutkimukseemme valikoitui koko taajuuskaista (5–29.5 Hz), koska aktivaation muutoksia näkyi laajasti eri taajuuksilla. Rytmisessä toiminnassa näkyi selvää modulaatiota 400–1200 millisekunnin aikaikkunassa ärsykkeen esittämisen jälkeen keskiarvokäyriä tarkasteltaessa (kuva 3).

Tutkimuskysymyksiä tutkimuksessamme oli kolme: 1. eroaako aivojen rytmisen toiminta passiivisen tehtävän ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä eri lailla lapsilla ja aikuisilla, 2. eroaako aivojen rytmisen toiminta vasemman ja oikean aivopuoliskon välillä eri lailla lapsilla ja aikuisilla, sekä 3. eroaako aivojen rytmisen toiminta passiivisen tehtävän ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä eri lailla aivopuoliskojen välillä lapsilla ja aikuisilla. Hypoteesimme olivat, että rytmisessä toiminnassa olisi merkitsevää eroa tehtävien välillä eri lailla lapsilla ja aikuisilla, että inhibitiota vaativa tehtävä herättää voimakkaampaa rytmistä toimintaa kuin passiivinen tehtävä, sekä että aivopuoliskojen välillä olisi nähtävissä aktivaatioeroa tehtäviä suoritettaessa.

Tiivistetysti näihin voidaan vastata, että tulostemme perusteella aivojen rytmisen toiminta erosi passiivisen tehtävän ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä eri lailla aikuisilla ja lapsilla ja aivopuoliskot erosivat rytmisen toiminnan inhibitorisessa prosessoinnissa aikuisilla. Lasten kuuloaivokuoren rytmisessä toiminnassa ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa passiivisen kuuntelutehtävän ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä, mutta aikuisilla merkitsevä ero löytyi. Hypoteeseista ensimmäinen siis täyttyi ja kaksi muuta ainoastaan aikuisten osalta. Aivopuoliskojen erilaiseen aktivaatioon liittyvä hypoteesi täyttyi aikuisten kohdalla ainoastaan aktiivista inhibitiota vaativassa tehtävässä.

Tehtävien ja aivopuoliskojen välinen ero aivoaktivaatiossa oli merkitsevästi erilainen lapsilla ja aikuisilla

Tilastollisen testauksen mukaan tehtävien välinen ero aivojen rytmisen toiminnan voimakkuudessa oli merkitsevästi erilainen aikuisilla ja lapsilla. Lasten aivoaktivaatiossa ei 400–1200 millisekunnin aikaikkunassa passiivisen kuuntelun ja aktiivista inhibitiota vaativan tehtävän välillä ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Lasten keskimääräinen reaktioaika Go/NoGo -tehtävässä oli 484.20 millisekuntia (vaihteluväli 328–693 ms), mikä ylittää reilusti tutkimamme 400–1200 millisekunnin aikaikkunan puolelle. Yksikään lapsista ei kyennyt täysin virheettömään tulokseen virhemäärän ollessa keskimäärin 2.54 prosenttia. Lasten tulosten vaihteluväliä voi tosin osittain selittää lasten laaja ikäskala.

Aikuisten kuuloaivokuoren rytmisessä toiminnassa eri tehtävien aikana puolestaan oli tilastollisesti merkitsevä ero. Tarkemmin sanottuna tehtävien välinen merkitsevä ero näkyi aikuisilla vasemmalla aivokuorella, mutta oikealla puolella ei ollut merkitsevää eroa. TSE-tulostetta tarkasteltaessa voidaan nähdä, että aikuisilla oli tässä aikaikkunassa voimakkaampi rytmisen toiminnan aktivaatio Go/NoGo -tehtävässä sekä aikuisten passiiviseen kuuntelutehtävään verrattuna, että lasten Go/NoGo -tehtävän aikaisen aivoaktivaation voimakkuuteen verrattuna. Aikuksilla keskimääräinen reaktioaika Go/NoGo -tehtävässä oli 298.50 millisekuntia (vaihteluväli 221–395 ms), joka, toisin kuin lapsilla, sijoittuu ennen 400–1200 millisekunnin aikaikkunaa. Lisäksi lapsiin verrattuna aikuiset tekivät vähemmän virheellisiä reaktioita poikkeaviin ääniin: aikuisilla aineistossa oli jopa virheettömiä suorituksia (virheitä 1.36 prosenttia vaihteluvälillä 0–2.17 prosenttia).

Aivopuoliskojen välisiä eroja tarkastellessa aikuisten vasemman ja oikean aivopuoliskon aktivaation välinen ero oli tilastollisesti merkitsevä, mutta lapsilla merkitsevää eroa ei ollut. Kuten tehtävien välinen ero, myös aivopuoliskojen välinen ero oli merkitsevästi erilainen aikuisilla ja lapsilla. Tarkemmin tarkasteltuna aikuisilla aivopuoliskojen välinen ero näkyi Go/NoGo -tehtävässä niin, että vasemmalla aivokuorella aktivaatio oli voimakkaampaa kuin oikealla. Passiivisessa tehtävässä ei aikuisillakaan ollut tilastollisesti merkitsevää eroa aktivaatiossa aivopuoliskojen välillä.

Selitysmalleja rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvulle

TSE-tulosteista tehtyä keskiarvokäyrää (kuva 3) silmämääräisesti katsomalla nähdään, että aikavälillä 150–400 millisekuntia rytmisen toiminnan voimakkuudessa näkyy aikuisilla laskua Go/NoGo -tehtävän aikana (vertaa Hartmann ym., 2012) ennen merkitsevää voimakkuuden kasvua.

Standardiäänen kohdalla aikuiset olisivat tässä aktivaation laskun aikaikkunassa painaneet nappia. Koska aikaikkunassa 400–1200 millisekuntia nähdään aikuisten Go/NoGo -tehtävässä rytmisen aktivaation voimakkuuden kasvua, voidaan esittää ainakin kaksi erilaista selitystä voimakkuuden kasvulle. Ensimmäisenä selityksenä voidaan mahdollisesti olettaa, että samassa aikaikkunassa kuin reaktio standardiin ääneen (200–400 ms) tapahtuisi, tapahtuu myös reaktioinhibitio. Tämä ilmenee rytmisessä toiminnassa voimakkuuden laskuna, ja onnistuneen inhibitorisen prosessoinnin jälkeen aikuisten rytmisen toiminnan voimakkuudessa näkyy merkitsevää voimakkuuden kasvua. Tällöin voimakkuuden kasvu liittyisi jollain tavalla palautteeseen tai aivojen tulkintaan onnistuneesta inhibitiosta.

Toinen mahdollinen selitys rytmisen toiminnan kasvulle liittyy suoremmin itse inhibitioon. Reaktioajasta standardiin ääneen ei välttämättä voida suoraan päätellä, mikä olisi reaktioaika inhibitiota vaativassa tehtävässä: se on todennäköisesti hitaampi, koska ensin kuuloärsyke käsitellään, todetaan, että se ei vaadi vastausta ja sitten ehkäistään jo valmiudessa ollut motorinen reaktio. Mahdollista onkin, että reaktioinhibitio vie enemmän aikaa standardiin ärsykkeeseen reagoimiseen verrattuna, jolloin aikaikkunassa 400–1200 millisekuntia aikuisilla näkyvä aktivaation voimakkuuden kasvu viittaisi aikuisilla siinä aikaikkunassa tapahtuvaan inhibitioon.

Lasten keskiarvokäyrää tarkastelemalla voidaan huomata, että ärsykettä seuraava aktivaation lasku on aikuisiin verrattuna pidempi sijoittuen aikavälille 150–600 millisekuntia. Jos ajatellaan ensimmäistä selitysmallia eli sitä, että voimakkuuden lasku viittaisi inhibitoriseen prosessointiin, voitaisiin lasten pidemmälle aikavälille sijoittuvan aktivaation laskun perusteella päätellä, että lapsilla reaktioinhibitiioon vaadittava aika on pidempi kuin aikuisilla. Varsinainen ero näkyy kuitenkin siinä, että lapsilla ei näy voimakasta rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvua reaktioajan jälkeen. Aikuisten voimakkaampi rytmisen toiminnan aktivaatio inhibitiota vaativassa tehtävässä aikaikkunassa 400–1200 millisekuntia voi viitata kehittyneen inhibition markkeriin aivojen rytmisessä toiminnassa, koska lapsilla tätä samaa voimistumista aktivaatiossa ei nähty. Kehittyneen inhibition markkerin ajatusta tukee myös se, että aikuisilla oli vähemmän virheellisiä reaktioita Go/NoGo -tehtävässä lapsiin verrattuna – lisäksi yksikään lapsista ei kyennyt virheettömään suoritukseen, mutta aikuisista kykeni.

Tutkimustulosten suhde muihin tutkimuksiin

Herätevasteiden yhteys tässä tutkimuksessa löydettyyn rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvuun aikuisten inhibitiota vaativassa tehtävässä vaatii lisätutkimusta. Samasta aineistosta tehdyssä van Bijnenin ja kumppaneiden (2020) herätevastetutkimuksessa ei näkynyt aktivaatiota poikkeavan äänen jälkeen enää näin myöhäisessä aikaikkunassa, joten rytmisessä toiminnassa näkyvä voimakkuuden kasvu antaa kuuloaivokuoren kehityksestä lisätietoa. Van Bijnenin ja kumppaneiden (2020) tutkimuksessa passiivisen ja Go/NoGo -tehtävän välillä ei ollut merkitsevää eroa lapsilla esiintyvän N250-vasteen voimakkuudessa, mikä vastaa tämän tutkimuksen tuloksia: lapsilla ei tehtävien välillä ollut merkitsevää eroa aivojen rytmisessä toiminnassa. Samasta aineistoista tehdyssä herätevastetutkimuksessa ei kuitenkaan havaittu sellaista vastetta, joka voisi selittää 400–1200 millisekunnin aikaikkunassa merkitsevästi eroavaa rytmisen toiminnan aktivaatiota aikuisilla. Rytmisen toiminnan modulaatiolla vaikuttaakin olevan kuuloaivokuoren toiminnassa itsenäinen, merkittävä roolinsa suhteessa herätevasteisiin.

Suoraan vastaavia tutkimuksia inhibition rytmisen toiminnan markkereista ei löydy, mutta oskillaatioiden ja inhibition suhdetta on kuitenkin tutkittu, ja aiemman tutkimustiedon pohjalta ainakin aiemmin mainittu alfataajuus näyttää liittyvän inhibitioon (esimerkiksi Klimesch ym., 2006; Strauß ym., 2014; Weisz ym., 2011). Hartmannin ja kumppaneiden (2012) tutkimuksessa alfataajuus laski tutkittavien odottaessa vastenmielistä palautetta ärsykkeen jälkeen neutraaliin odotukseen verrattuna, mikä on kiinnostavaa tuloksiimme verrattuna: inhibitiota vaativassa tehtävässä oskillaatioiden voimakkuus kasvoi passiiviseen kuunteluun verrattuna tarkastelemassamme aikaikkunassa. Toisaalta tässäkin tutkimuksessa oli TSE-keskiarvokäyrien (kuva 3) perusteella nähtävissä rytmisen toiminnan voimakkuuden laskua siinä aikaikkunassa, jossa reaktio standardiin ärsykkeeseen olisi tapahtunut lapsilla ja aikuisilla. Theta- ja gammaoskillaatioiden on myös ehdotettu liittyvän inhibitoriseen prosessointiin (Fakhraei ym., 2021; Fries ym., 2001; Jensen ym., 2007; Vierling-Claassen ym., 2008), mutta valittu taajuuskaista ei tutkimuksessamme yllä gammataajuudelle, joten gammataajuuteen ei tämän pohjalta voida ottaa kantaa. TFR-kuvien perusteella thetataajuudella nähtiin rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvua aikuisten Go/NoGo -tehtävässä alfataajuuden lisäksi (kuva 2).

Koska emme osanneet johdantoa kirjoittaessamme ennustaa näin myöhäistä (400–1200 ms) vastetta tutkimustuloksissa, selvitimme vielä lisää teorioita vaihtoehtoisten selitysmallien tueksi. Vastaamista edellyttävissä tehtävissä on huomattu tietynlaista laskevaa aivoaktivaatiota herätevasteissa niin oikeisiin vastauksiin (*correct response related negativity*, CRN), kuin vääriinkin vastauksiin (*error related negativity*, ERN sekä *feedback error related negativity*, fERN) liittyen. Thetaoskillaatiot näyttävät liittyvän tähän aivojen palautejärjestelmään (Cavanagh ym., 2011; Luu & Tucker, 2001; van Noordt, Campopiano, & Segalowitz, 2016), mikä voisi tukea

ensimmäistä selitysmallia: aikuisten aktiivista inhibitiota vaativassa tehtävässä nähty rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvu voisi mahdollisesti liittyä thetataajuudella ilmenevään dopamiinijärjestelmän palautteeseen inhibition onnistumisesta. Tätä pohdintaa tukee myös se, että ainakin ERN ja fERN vaikuttavat voimistuvan iän myötä (Kim, Iwaki, Imashioya, Uno, & Fujita, 2007; Moser, Fisher, Hicks, Zucker, & Durbin, 2018), mikä myös tarkoittaisi sitä, että lapsiin verrattuna nuorilla ja aikuisilla on paremmat edellytykset muuttaa reagoititapojaan palautteen mukaisesti ja näin ollen suoriutuminen Go/NoGo:n tyypisissä tehtävissä olisi sujuvampaa, kuten tässä aineistossa olikin.

Toisaalta ERN:n matalaa voimakkuutta voivat myös selittää häiriöt, joihin liittyy ongelmia kognitiivisen kontrollin ja sen myötä impulsiivisuuden kanssa (Lutz ym., 2021). Alkuperäistutkimuksen tutkittavien poissulkukriteereinä olivat neurologiset häiriöt ja keskushermostoon vaikuttavat lääkitykset, mitkä eivät täysin poissulje sitä, etteikö aineistoon olisi voinut päätyä myös tutkittavia, joilla esiintyy impulsiivista käytöstä. Aineistosta ei kuitenkaan voi vetää johtopäätöksiä impulsiivisuuteen ja ERN:ään liittyen, koska impulsiivisuutta ei tutkimukseen osallistujilta ole kartoitettu, eikä sitä näin ollen ole mahdollista tulosten osalta kontrolloida.

Aivopuoliskojen eroja tutkittaessa samasta aineistosta tehdyssä herätevastetutkimuksessa (katso van Bijnen ym., 2020) ilmeni, että sekä aikuisilla että lapsilla oikean kuuloaivokuoren aktiivisuus oli vasenta suurempaa kummassakin tehtävässä. Meidän tutkimuksemme tulokset aivopuoliskojen erojen suhteen olivat oikeastaan päinvastaisia, sillä kuuloaivokuoren aktiivisuus oli suurempaa vasemmalla kuin oikealla, lukuun ottamatta yhtä poikkeusta – lapsilla Go/NoGo -tehtävässä aivoaktivaatio oli suurempaa oikealla aivopuoliskolla. Ero aivopuoliskojen välillä ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevä, joten siitä ei voi vetää suuria johtopäätöksiä. On kuitenkin huomionarvoista, että herätevasteisiin verrattuna rytmisessä toiminnassa aivopuoliskojen erot näyttäytyvät tässä tutkimuksessa näinkin erilaisina: herätevasteissa suurempi aktiivisuus vasemmalla ja rytmisessä toiminnassa oikealla aivokuorella. Jos oletetaan, että aikuisilla nähty suurempi rytmisen toiminnan voimakkuuden kasvu inhibitiota vaativassa tehtävässä vasemmalla aivokuorella aikaikkunassa 400–1200 millisekuntia viittaisi kehittyneempään inhibitioon, se olisi linjassa myös van Bijnenin ja kumppaneiden (2020) herätevastetutkimuksen kanssa siinä mielessä, että kyseisessä tutkimuksessa huomattiin, että vasemman aivokuoren voimakkaampi aktivaatio kuuntelutehtävissä edusti parempaa suoriutumista kognitiivisissa tehtävissä. Joka tapauksessa tutkimuksemme osoittaa, että rytmisessä toiminnassa erot aivopuoliskojen välillä ilmenevät eri tavoin herätevasteisiin verrattuina, mikä vahvistaa rytmisen toiminnan modulaation tutkimisen merkitystä aivotutkimuksessa: kokonaiskuvan muodostamiseksi on tutkittava sekä herätevasteita, että rytmistä toimintaa.

Tutkimustulosten käytännön merkitys

Käytännössä tutkimuksemme viittaa siihen, että lasten ja aikuisten aivot käsittelevät aktiivista inhibitiota vaativaa tehtävää eri tavoin, lapsilla kun ei aikuisten tapaan näkynyt merkitsevää eroa rytmisessä toiminnassa eri tehtävien välillä. Tutkimus myös osoittaa, että herätevasteita tarkastelemalla ei nähdä kaikkea inhibitorisen prosessoinnin jälkeistä aivoaktivaatiota, vaan inhibition tutkimisessa on syytä ottaa huomioon myös aivojen rytmisen toiminnan modulaatio. Käytännön sovelluksiin vietyinä tutkimuksen tulokset ja lisätutkimukset rytmisen toiminnan roolista inhibitiossa voivat mahdollisesti jatkossa auttaa esimerkiksi impulsiivisuuden aivoperustan ymmärtämistä, koska inhibitiokyky ja impulsiivisuus liittyvät tutkimusten mukaan toisiinsa (Horn ym., 2003; Wegmann ym. 2016). Aktiivisen inhibition tutkiminen aivojen rytmisessä toiminnassa voi antaa lisätietoa impulsiivisen käytöksen taustoista aivotasolla, mikä puolestaan voi helpottaa impulsiivisesta käytöksestä kärsivien ymmärtämistä sekä kuntouttamista. Tämä voisi helpottaa muun muassa aiemmin mainituissa riippuvuuksissa, ADHD:ssä, maniassa sekä antisosiaalisessa persoonallisuushäiriössä esiintyvän impulsiivisen käytöksen (Bari & Robbins, 2013; Fakhraei ym., 2021; Wegmann ym., 2016) hoitoa. Hoitomenetelmien kuuluu aina perustua tutkittuun tietoon, ja uudenlaiset tutkimussuunnat voivat tuottaa lisätietoa, jonka avulla hoitomenetelmistä saadaan tehokkaampia, paremmin toimivia tai on helpompaa tietää, kenelle ja missä tilanteissa hoitomenetelmä soveltuu käytettäväksi.

Tutkimuksen heikkoudet

Tutkimuksen tekoa haastoi se, että vastaavia tutkimuksia ei ole aiemmin tehty. Tutkimuksemme heikkouksiin lukeutuu aikuisten aineiston vähäisyys: aikuisia tutkittavia tuli analyysiin mukaan vain 16. Myös aikuisten sukupuolijakauma oli kovin epätasainen. Niin ikään lasten ryhmän laaja ikäskala (6–14 vuotta) sekä nuorten aikuisten (20–30-vuotiaat) käyttäminen aikuisten aineistossa saattoivat vaikuttaa tutkimustuloksiin, sillä 6-vuotiaan ja 14-vuotiaan välillä on iso kehityksellinen ero ja toisaalta 20-vuotiaankin aivot vielä kehittyvät. Aikuisten koehenkilöiden määrän olisi tullut olla isompi, jotta aikuisten ja lasten ryhmiä voitaisiin luotettavasti keskenään vertailla. Lisäksi

lasten jaottelu ikäryhmiin olisi ollut hyvä huomioida tarkemmin. Verrattuna muihin tutkimuksiin, joissa mittausmenetelmänä on MEG ja tutkimuskohteena rytmisen toiminta, oskillaatiot ja inhibitio, tutkimuksessamme on tutkittavia määrällisesti kuitenkin aika hyvin – vastaavissa tutkimuksissa vaikuttaa tutkittavia olevan yleensä kymmenestä muutamaan kymmeneen. Tutkimuksen heikkoudeksi voidaan laskea myös rajattuun ajanjaksoon keskittyminen, mikä ei mahdollistanut laajemman kokonaiskuvan muodostamista. Tarkastelun kohteeksi valittiin laaja taajuus, mikä vaikutti siihen, että oskillaatioita ei voitu eritellä tarkemmin eri taajuuksien mukaan. Lisäksi tutkimus keskittyi vain temporaalilohkolle, joten muiden aivoalueiden aktivaatiota ei voitu ottaa tässä tutkimuksessa huomioon. Tilastollisessa analyysissä ei myöskään tehty toistomittausten korjausta, mikä lisää riskiä sille, että aineistosta löytyy sattumalta merkitseviä tuloksia – kuvaajia ja tilastollisen testauksen tuloksia vertaamalla nähdään kuitenkin, että tulokset vaikuttavat yhteneviltä. Vaikka tutkimusta jouduttiin rajaamaan ajanjakson ja aivoalueen osalta, sitä voidaan pitää myös tutkimuksen vahvuutena, koska rajaamisen avulla löydettiin mahdollisesti merkittäviä tuloksia kuuloaivokuoren kehityksen ymmärtämisen kannalta.

Ehdotuksia tuleviin tutkimuksiin

Tulevissa tutkimuksissa olisi tärkeää selvittää laajemmin rytmisen toiminnan modulaation roolia ja sen markkereita kuuloaivokuoren kehityksessä, jotta kuuloaivokuoren ja inhibitorisen prosessoinnin kehitystä ymmärrettäisiin entistä paremmin. Jatkossa rytmisen toiminnan modulaatiota tulisi tarkastella temporaalilohkon lisäksi muillakin aivoalueilla, esimerkiksi aiemmin mainituilla paralimbisilla alueilla sekä laajemmin aivokuoren alueella, ja myös laajemmin eri aikaikkunoissa; esimerkiksi aikaikkunassa 100–600 millisekuntia näkyi tässä tutkimuksessa TSE-kuvien mukaan aktivaation laskua, jota voisi tarkastella tarkemmin. Koko taajuuden sijaan olisi tärkeää selvittää, onko 400–1200 millisekunnin aikaikkunassa kyseessä alfaoskillaatiot tai jokin toinen inhibitioon liitetty taajuusalue, esimerkiksi thetaoskillaatiot. Taajuuksia tulisi tarkastella myös tätä tutkimusta laajemmin, esimerkiksi selvittäen lisää gammaoskillaatioiden roolia inhibitiossa. Mikäli 400–1200 millisekunnin aikaikkuna osoittautuisi jatkotutkimuksissa kehittyneen aktiivisen inhibition rytmisen toiminnan markeriksi, aivojen kehityksen ymmärtämisen kannalta olisi tärkeää tutkia, miten se kehittyy lapsen kasvaessa nuoreksi ja aikuiseksi. Aikaikkunan tavanomaisen kehityksen kartoituksen lisäksi voitaisiin tulevissa tutkimuksissa myös tarkastella, poikkeako sen kehitys jollain tapaa ihmisillä, joilla on ongelmia impulsiivisuuden kanssa.

Yhteenveto

Tutkimuksemme uutuusarvo on merkittävä, sillä se antaa mahdollisesti uutta tietoa rytmisen toiminnan inhibitorisiin markkereihin liittyen. 400–1200 millisekunnin aikaikkuna ärsykkeen jälkeen voi mahdollisesti olla markkeri kehittyneelle inhibitiolle aivojen rytmisessä toiminnassa, koska tässä aikaikkunassa aikuisten rytmisen toiminnan aktivaatio oli merkitsevästi voimakkaampaa aktiivista inhibitiota vaativassa tehtävässä passiiviseen tehtävään sekä lasten suorituksiin verrattuna. Mitä enemmän rytmisen toiminnan modulaatiota on tutkittu, sitä merkittävämmäksi sen toiminnallinen merkitys on alkanut osoittautua aivokuoren toiminnassa. Myös meidän tutkimuksemme perusteella rytmisen toiminnan itsenäinen rooli suhteessa herätevasteisiin vaikuttaa merkittävältä, koska löytämämme mahdollinen inhibitorisen prosessoinnin markkeri ei ole ajallisesti eikä muullakaan tavoin loogisesti yhteydessä samasta aineistosta tutkittuihin herätevasteisiin. Rytmisen toiminnan roolia kuulotiedon inhibitorisen prosessoinnin kehityksessä on kuitenkin tutkittu vielä erittäin vähän, joten tutkimuksemme kaipaa lisää tutkimuksia tuekseen. Toivomme, että tästä on kehittymässä uusi tutkimussuunta, joka tulee tuomaan lisää arvokasta tietoa ihmisten aivojen kehityksestä ja toiminnasta.

LÄHTEET

- Abrams, D.A., Nicol, T., Zecker, S., & Kraus, N. (2008). Right-Hemisphere Auditory Cortex Is Dominant for Coding Syllable Patterns in Speech. *Journal of Neuroscience*, 28(15), 3958-3965. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0187-08.2008>
- Aron, A. R. (2007). The Neural Basis of Inhibition in Cognitive Control. *The Neuroscientist*, 13(3), 214–228. <https://doi.org/10.1177/1073858407299288>
- Bari, A. & Robbins, T. W. (2013). Inhibition and Impulsivity: Behavioral and Neural Basis of Response Control. *Progress in Neurobiology*, 108, 44-79. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2013.06.005>
- Boemio, A., Fromm, S., Brau, A., & Poeppel, D. (2005). Hierarchical and Asymmetric Temporal Sensitivity in Human Auditory Cortices. *Nature Neuroscience*, 8, 389–395. <https://doi.org/10.1038/nn1409>
- Bollimunta, A., Chen, Y., Schroeder, C. E., & Ding, M. (2008). Neuronal Mechanisms of Cortical Alpha Oscillations in Awake-Behaving Macaques. *The Journal of Neuroscience*, 28(40), 9976-9988. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2699-08.2008>
- Buzsaki, G. & Draguhn, A. (2004). Neuronal Oscillations in Cortical Networks. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 304(5679), 1926-1929. <https://doi.org/10.1126/science.1099745>
- Cavanagh, J., Frank, M., Klein, T., & Allen, J. (2010). Frontal Theta Links Prediction Errors to Behavioral Adaptation in Reinforcement Learning. *NeuroImage*, 49(4), 3198–3209. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.11.080>
- Chen, C., Kiebel, S., Kilner, J., Ward, N., Stephan, K., Wang, W., & Friston, K. (2012). A Dynamic Causal Model for Evoked and Induced Responses. *Neuroimage*, 59(1), 340-348. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.07.066>
- Diamond A. (2013). Executive Functions. *Annual review of psychology*, 64, 135–168. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-113011-143750>

- Eggermont, J. J. & Moore, J. K. (2012). *Morphological and Functional Development of the Auditory Nervous System*. Teoksessa: Werner, L., Fay, R. R. & Popper, A. N. (2012). *Human Auditory Development*. Springer, New York.
https://doi.org/10.1007/978-1-4614-1421-6_3
- Eggermont, J. J. & Ponton, C. W. (2002). The Neurophysiology of Auditory Perception: From Single Units to Evoked Potentials. *Audiology & Neurotology*, 7(2), 71-99.
<https://doi.org/10.1159/000057656>
- Fakhraei, L., Francoeur, M., Balasubramani, P., Tang, T., Hulyalkar, S., Buscher, N., Claros, C., Terry, A., Gupta, A., Xiong, H., Xu, Z., Mishra, J., & Ramanathan, D. S. (2021). Mapping Large-Scale Networks Associated with Action, Behavioral Inhibition and Impulsivity. *eNeuro*, 8(1), ENEURO.0406-20.2021. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0406-20.2021>
- Fries, P., Reynolds, J., Rorie, A., & Desimone, R. (2001). Modulation of Oscillatory Neuronal Synchronization by Selective Visual Attention. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 291(5508), 1560-1563. <https://doi.org/10.1126/science.1055465>
- Giraud, A.L. & Poeppel, D. (2012). Cortical Oscillations and Speech Processing: Emerging Computational Principles and Operations. *Nature Neuroscience*, 15, 511–517.
<https://doi-org.ezproxy.jyu.fi/10.1038/nn.3063>
- Gallacher J. (2004). Hearing, Cognitive Impairment and Aging: A critical Review. *Reviews in Clinical Gerontology*, 14, 199–209. <http://doi.org/10.1017/S095925980500153X>
- Hari, R. & Puce, A. (2017). *MEG-EEG primer*. Oxford University Press, Oxford.
- Hartmann, T., Schlee, W., & Weisz, N. (2012). It's Only in Your Head: Expectancy of Aversive Auditory Stimulation Modulates Stimulus-Induced Auditory Cortical Alpha Desynchronization. *NeuroImage*, 60(1), 170-178.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.12.034>
- Harvey, P.D. (2019). Domains of Cognition and Their Assessment. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 21(3), 227-237. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2019.21.3/pharvey>

- Horn, N.R., Dolan, M., Elliott, R., Deakin, J.F.W., & Woodruff, P.W.R. (2003). Response Inhibition and Impulsivity: an fMRI Study. *Neuropsychologia*, *41*(14), 1959-1966.
[https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(03\)00077-0](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(03)00077-0)
- Imhof, M. & Rüsseler, J. (2019). Performance Monitoring and Correct Response Significance in Conscientious Individuals. *Frontiers in Human Neuroscience*, *13*(239),
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00239>
- Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. (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>
- Kim, E. Y., Iwaki, N., Imashioya, H., Uno, H., & Fujita, T. (2007). Error-Related Negativity In a Visual Go/No-Go Task: Children vs. Adults. *Developmental neuropsychology*, *31*(2), 181–191.
<https://doi.org/10.1080/87565640701190775>
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2006). EEG Alpha Oscillations: The Inhibition–Timing Hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*(1), 63-88.
<https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003>
- Kotecha, R. , Pardos, M. , Wang, Y. , Wu, T. , Horn, P. , Brown, D. , Rose, D. , deGrauw, T., & Xiang, J. (2009). Modeling the Developmental Patterns of Auditory Evoked Magnetic Fields in Children. *PLOS ONE*, *4*(3): e4811. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004811>
- Littman, R. & Tákacs, Á. (2017). Do All Inhibitions Act Alike? A Study of Go/No-Go and Stop-Signal Paradigms. *PLOS ONE*, *12*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186774>
- Luck, S. J. (2005). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Lutz, M. C., Kok, R., Verveer, I., Malbec, M., Koot, S., van Lier, P., & Franken, I. (2021). Diminished Error-Related Negativity and Error Positivity in Children and Adults with Externalizing Problems and Disorders: a Meta-Analysis on Error Processing. *Journal of Psychiatry & Neuroscience : JPN*, *46*(6), 615–627. <https://doi.org/10.1503/jpn.200031>

- Luu, P. & Tucker, D. (2001). Regulating Action: Alternating Activation of Midline Frontal and Motor Cortical Networks. *Clinical Neurophysiology*, *112*(7), 1295-1306.
[https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(01\)00559-4](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(01)00559-4)
- Mateos-Aparicio, P. & Rodriguez-Moreno, A. (2019). The Impact of Studying Brain Plasticity. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, *13*. <https://doi.org/10.3389/fncel.2019.00066>
- Meyer, H.C. & Bucci, D.J. (2016). Neural and Behavioral Mechanisms of Proactive and Reactive Inhibition. *Learning & Memory*, *23*(10), 504-14. <https://doi.org/10.1101/lm.040501.115>
- Min, B.K. & Herrmann, C. S. (2007). Prestimulus EEG Alpha Activity Reflects Prestimulus Top-Down Processing. *Neuroscience Letters*, *422*(2), 131-135.
<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.06.013>
- Moser, J. S., Fisher, M., Hicks, B. M., Zucker, R. A., & Durbin, C. E. (2018). Feedback-Related Neurophysiology in Children and Their Parents: Developmental Differences, Familial Transmission, and Relationship to Error-Monitoring. *International Journal of Psychophysiology : Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *132*, 338–352.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2018.08.015>
- Nambu, A., Tokuno, H., & Takada, M. (2002). Functional Significance of The Cortico-Subthalamo-Pallidal 'Hyperdirect' Pathway. *Neuroscience Research*, *43*(2), 111–117. [https://doi.org/10.1016/s0168-0102\(02\)00027-5](https://doi.org/10.1016/s0168-0102(02)00027-5)
- Nora, A., Karvonen, L., Renvall, H., Parviainen, T., Kim, J. Y., Service, E., & Salmelin, R. (2017). Children Show Right-Lateralized Effects of Spoken Word-Form Learning. *PLOS One*, *12*(2): e0171034. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171034>
- Parviainen, T., Helenius, P., & Salmelin, R. (2019). Children Show Hemispheric Differences in the Basic Auditory Response Properties. *Human Brain Mapping* *40*(9), 2699-2710.
<https://doi.org/10.1002/hbm.24553>
- Peterson, D.C., Reddy, V., & Hamel, R.N. (2021). Neuroanatomy, Auditory Pathway. In *StatPearls*. StatPearls Publishing. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK532311/>

- Picton, T. W., Hillyard, S. A., Krausz, H. I., & Galambos, R. (1974). Human Auditory Evoked Potentials. I. Evaluation of Components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *36*(2), 179. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(74\)90155-2](https://doi.org/10.1016/0013-4694(74)90155-2)
- Ponton, C. W., Eggermont, J. J., Kwong, B., & Don, M. (2000). Maturation of Human Central Auditory System Activity: Evidence from Multi-channel Evoked Potentials. *Clinical Neurophysiology*, *111*(2), 220-236. [https://doi.org/10.1016/s1388-2457\(99\)00236-9](https://doi.org/10.1016/s1388-2457(99)00236-9)
- Poremba, A. (2004, Lokakuu). Auditory Processing and Hemispheric Specialization. *Psychological Science Agenda*. <https://www.apa.org/science/about/psa/2004/10/poremba>
- 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>
- Ruhnau, P., Herrmann, B., Maess, B., & Schroger, E. (2011). Maturation of Obligatory Auditory Responses and Their Neural Sources: Evidence from EEG and MEG. *NeuroImage*, *58*(2), 630- 639. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.06.050>
- Shaw, P. , Kabani, N.J. , Lerch, J.P. , Eckstrand, K. , Lenroot, R. , Gogtay, N. , Greenstein, D., Clasen, L. , Evans, A. , Rapoport, J.L. , Giedd, J.N., & Wise, S.P. (2008). Neurodevelopmental Trajectories of the Human Cerebral Cortex. *Journal of Neuroscience*, *28*(14), 3586-94. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5309-07.2008>
- Strauß, A., Wöstmann, M., & Obleser, J. (2014). Cortical Alpha Oscillations as a Tool for Auditory Selective Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 350. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00350>
- Sussman, E. , Steinschneider, M. , Gumenyuk, V. , Grushko, J., & Lawson, K. (2008). The Maturation of Human Evoked Brain Potentials to Sounds Presented at Different Stimulus Rates. *Hearing Research*, *236*(1-2), 61-79. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2007.12.001>
- Ulmer, S. & Jansen, O. (2013). *FMRI: Basics and Clinical Applications* (2nd ed.). Springer.
- van Bijnen, S., Parkkonen, L., & Parviainen, T. (2020). Activity Level in Left Auditory Cortex Predicts Behavioral Performance in Inhibition Tasks in Children.

[Väitöskirjatutkimus, Jyväskylän yliopisto]. ResearchGate.

<https://doi.org/10.1101/2020.04.30.069906>

van Noordt, R. J., Campopiano, A., & Segalowitz, S. J. (2016). A Functional Classification of Medial Frontal Negativity ERPs: Theta Oscillations and Single Subject Effects.

Psychophysiology, 53(9), 1317-1334. <https://doi.org/10.1111/psyp.12689>

Verbruggen, F. & Logan, G. (2009). Models of Response Inhibition in the Stop-Signal and Stop-Change Paradigms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 33(5), 647–661.

<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.08.014>

Vierling-Claassen, D., Siekmeier, P., Stufflebeam, S., & Kopell, N. (2008). Modeling GABA Alterations in Schizophrenia: A Link Between Impaired Inhibition and Altered Gamma and Beta Range Auditory Entrainment. *Journal of Neurophysiology*, 99(5), 2656-2671.

<https://doi.org/10.1152/jn.00870.2007>

Vuoksimaa, E. (2019). Kognitiivisten toimintojen muutokset - mikä on ikääntymistä, mikä sairautta? *Lääketieteellinen aikakauskirja Duodecim*, 135(11), 1075-1084.

Wegmann, E., Branda, M., Snagowskia, J., & Sciebenera, J. (2016). Are You Able Not to React to What You Hear? Inhibition Behavior Measured With an Auditory Go/NoGo Paradigm. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 30(1), 58-71.

<https://doi.org/10.1080/13803395.2016.1201461>

Weisz, N., Hartmann, T., Müller, N., Lorenz, I., & Obleser, J. (2011). Alpha Rhythms in Audition: Cognitive and Clinical Perspectives. *Frontiers in Psychology*, 2, 73.

<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00073>

Wunderlich, J. L. & Cone-Wesson, B. K. (2006). Maturation of CAEP in Infants and Young Children: A review. *Hearing Research*, 212(1-2), 212-223.

<https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.11.008>

Zatorre, R. J., Belin, P., & Penhune, V. B. (2002). Structure and Function of Auditory Cortex: Music and Speech. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(1), 37-46.

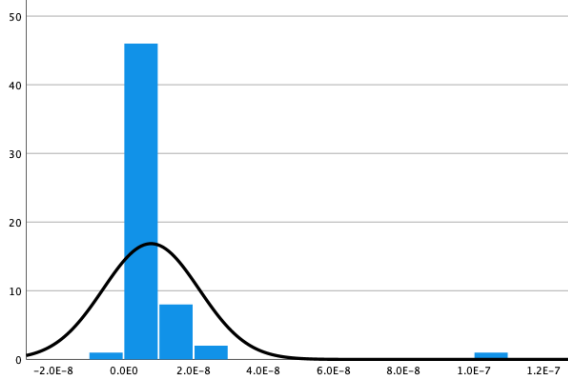
[https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01816-7](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01816-7)

Zhang, J., Evans, A., Hermoye, L., Lee, S. K., Wakana, S., Zhang, W., & Wang, X. (2007). Evidence of Slow Maturation of the Superior Longitudinal Fasciculus in Early Childhood by Diffusion Tensor Imaging. *Neuroimage*, 38(2), 239-247.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.07.033>

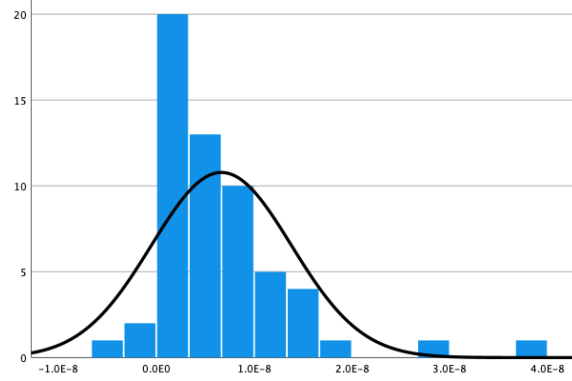
LIITTEET

Liite 1. Jakaumat lasten aineistolle

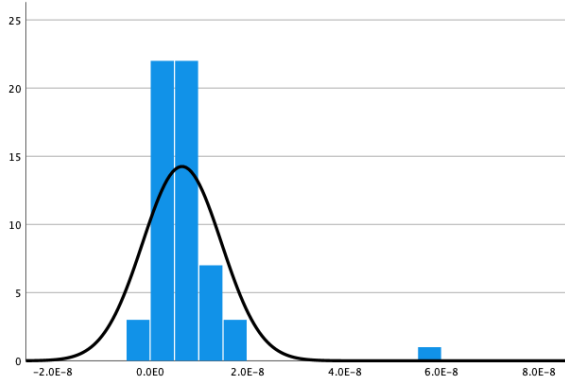
Passiivinen tehtävä, vasen aivopuolisko



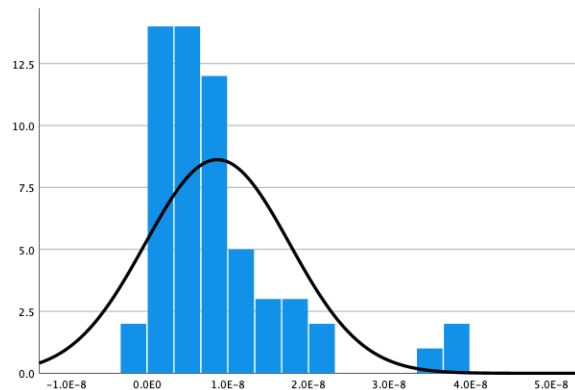
Passiivinen tehtävä, oikea aivopuolisko



Go/NoGo -tehtävä, vasen aivopuolisko

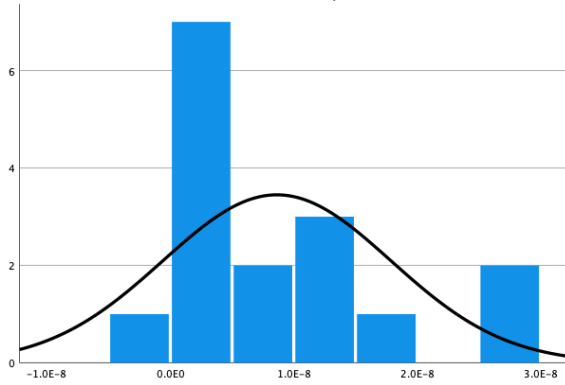


Go/NoGo -tehtävä, oikea aivopuolisko

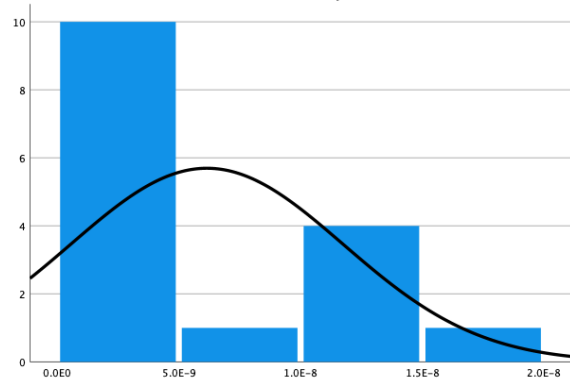


Liite 2. Jakaumat aikuisten aineistolle

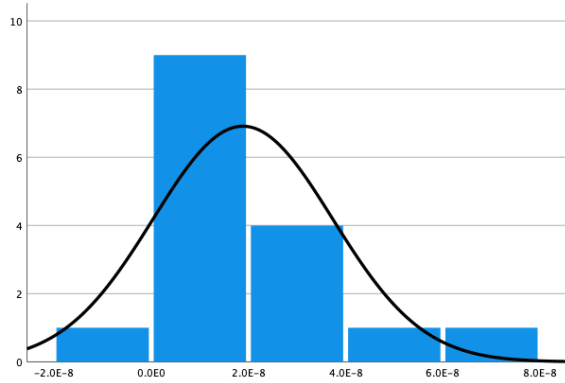
Passiivinen tehtävä, vasen aivopuolisko



Passiivinen tehtävä, oikea aivopuolisko



Go/NoGo -tehtävä, vasen aivopuolisko



Go/NoGo -tehtävä, oikea aivopuolisko

