

LAURI NUMMENMAA

Sinun silmiesi tähden: Katseen havaitsemisen aivomekanismit

Silmät ovat ihmisille tärkeä sosiaalinen signaali. Katseen suunta ja sen muutokset viestivät erilaisista kognitiivisista ja sosiaalisista prosesseista, kuten tarkkaavaisuuden suunnasta, mielenkiinnon kohteesta, motivaatiosta ja tunnetilasta. Ihmisaivoissa on hermoverkkoja, jotka ovat erikoistuneet katseinformaation käsittelemiseen. Nämä automatisoituneet mekanismit mahdollistavat sen, että voimme jatkuvasti ja vaivattomasti päivittää ja ylläpitää tietoa toisten ihmisten katseen suunnasta ja tavoitteista, ja siten ennakoida heidän aikeitaan ja toimintaansa. Tässä katsauksessa esittelen viimeaikaisia kognitiivisia ja neurofysiologisia tuloksia katseen havaitsemisen aivomekanismeista. Käyn läpi katseen havaitsemisen eri osaprosesseja sekä niiden hermostollista perustaa niin apinoilla tehtyjen elektrofysiologisten mittausten kuin ihmisillä tehtyjen behavioraalisten ja toiminnallisten kuvantamistutkimusten perusteella. Esittelen myös mallimme katseen havaitsemisen aivomekanismeista, ja käsittelen sen merkitystä kasvojen havaitsemisen hajautetulle prosessointimallille.

Avainsanat: katse, kasvojen havaitseminen, sosiaalinen kognitio, mielen teoria, silmänliikkeet

JOHDANTO

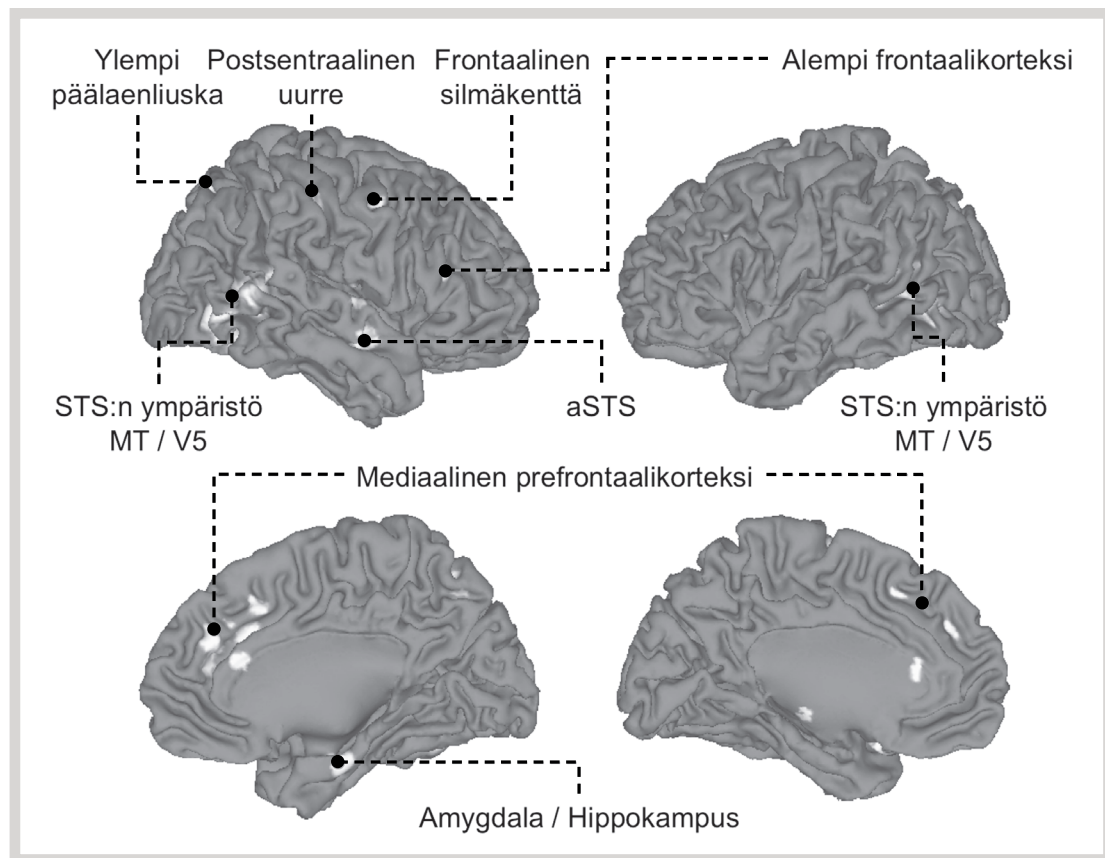
Ihmissilmä on ilmiänsuuntaan ainutlaatuinen koko eläinkunnassa. Toisin kuin muilla kädellisillä, ihmisen silmässä on selkeä kontrastirajapinta suhteellisen pienen ja tummasävyisen iiriksen ja sitä ympäröivän valkean kovakalvon välillä. Silmänvalkuaisen osuus silmäaukon koosta on ihmisellä myös suurempi ja silmäaukon muoto soikeampi muihin kädellislajeihin verrattuna (Kobayashi & Kohshima, 1997). Tämä on sikäli hämmästyttävää, että iiriksen ja kovakalvon värillä tai keskinäisen koon suhteella ei ole juurikaan merkitystä silmän optiselle tarkkuudelle. Onkin mahdollista, että silmän ilmiänsuunta on kehittynyt kokonaan jostain muuta tehtävää kuin näkemistä varten. Tumma, pieni iiris laajan, kirkkaanvalkoisen kovakalvon keskellä on helppo paikallistaa, ja sen pienetkin liikkeet on helppo huomata. Tämän ansiosta ihmiset kykenevätkin päättämään toistensa katsesuunnan huomattavan tarkasti, noin yhden tai kahden kaariaskeen tarkkuudella (Gamer & Hecht, 2007). Koska

ihmissilmän ilmiänsuunta mahdollistaa tällaisen poikkeuksellisen tarkan katsesuunnan havaitsemisen, on esitetty, että silmät eivät ole evoluution myötä muokkautuneet ainoastaan tarkoiksi aistielimiksi, vaan myöskin tehokkaiksi sosiaalisen viestinnän välineiksi. Kykymme arvioida tarkasti toisten katseen suuntaa mahdollistaakin sosiaalisen tarkkaavaisuuden eli kyvyn tehdä sosiokognitiivisia päätelmiä toisten henkilöiden tarkkaavaisuuden suunnasta (Allison, Puce & McCarthy, 2000; Nummenmaa & Calder, 2009). Tällainen kyky on hyvin tärkeä suurissa, tiiviissä ryhmissä eläville ihmisille, sillä se mahdollistaa toisten yksilöiden toiminnan ennakoimisen.

Silmät ovat kirjaimellisesti sielun peili, koska ihmisen katseen suunnan muutokset viestivät lukuisista kognitiivisista ja sosiaalisista prosesseista. Esimerkiksi lukiessa (Rayner, 1998), ympäristöä havainnoidessa (Henderson, 2003) ja siellä liikuttaessa (Hayhoe & Ballard, 2005) katseen suunta heijastaa hetki hetkeltä sekä yksilön tarkkaavaisuuden suuntaa että hänen motiivejaan ja

tavoitteitaan. Toisen henkilön silmien asennosta voimme siis usein päätellä paitsi sen, minne hän katsoo, myös sen, miksi hän katsoo kyseiseen suuntaan. Tällainen havaitseminen on keskeinen osa sosiaalista vuorovaikutusta. Keskustelukumppanimme suora katse viestii hänen kiinnostuksestaan keskusteluun, kun taas seinällä olevan kellon vilkuilu viestii kenties kyllästymisestä keskustelun aiheeseen. Jalkakäytävän ihmisvilinässä voimme puolestamme päätellä toisten ihmisten katesuunnasta minne päin he ovat kulkemassa, ja näin välttää yhteen törmäyksiä (Nummenmaa, Hyönä & Hietanen, 2009). Koska voimme lii-

kuttaa silmiämme alle sekunnin kymmenesosassa (Fischer & Weber, 1993), tällainen katseen avulla tapahtuva sosiaalinen viestintä on kirjaimellisesti salamannopeaa. Viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet, että toisten ihmisten katesuunta on ollut lajinkehityksessä niin merkityksellinen signaali, että siinä missä silmän ilmiä on kehittänyt tehokkaaseen katesuunnan viestimiseen, ovat tietyt aivojen alueet erikoistuneet toisten ihmisten silmien ja katesuunnan havaitsemiseen ja käsittelemiseen (Kuva 1) (Allison ym., 2000; Nummenmaa & Calder, 2009; Perrett, Hietanen, Oram & Benson, 1992).



KUVA 1. Keskeiset katseen havaitsemiseen osallistuvat aivojen alueet. Meta-analyysi toiminnallisista kuvantamistutkimuksista osoittaa, että katesuunnan havaitsemiseen osallistuu laaja hajautettu hermoverkko, johon kuuluu osia sekä liikkeen havaitsemiseen osallistuvista aivokuoren alueista että ohimolohkon polysensorisista alueista, frontoparietaalisista tarkkaavaisuusmekanismeista, toisten tavoitteiden ymmärtämiseen eli mielen teoriaan liittyvistä otsalohkon alueista sekä limbisistä tunnemekanismeista. Ylemmän rivin kuvissa on oikean ja vasemman aivopuoliskon ulkopinta, alemman rivin kuvissa puolestaan sisäpinta. STS = ylempi temporaliuurre, MT / V5 = liikeaivokuori. Muokattu kustantajan luvalla lähteestä (Nummenmaa & Calder, 2009).

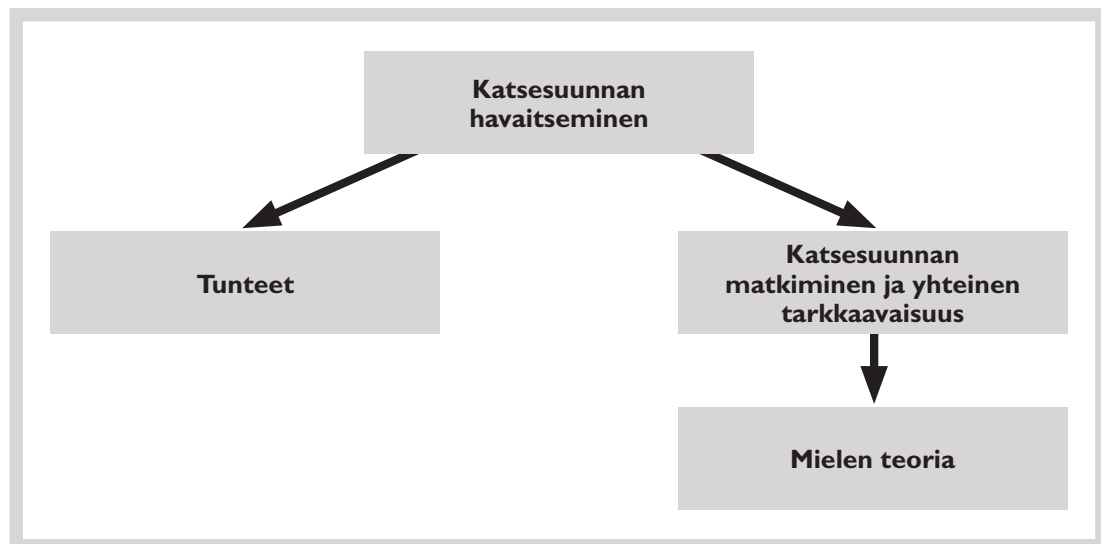
KATSEEN HAVAITSEMISEN OSAPROSESSIT

Kun istut ystäväsi kanssa ravintolassa keskustelemassa ja huomaat hänen yhtäkkiä siirtävän katseensa kohti ravintolan ovea, millaisia kognitiivisia ja sosiaalisia katseen havaitsemiseen liittyviä prosesseja aivoissasi käynnistyy? Aivan ensimmäiseksi aivosi todennäköisesti koodaavat minne ystäväsi katse suuntautuu. Kun olet kyennyt paikallistamaan ystäväsi katseen suunnan, suuntaat todennäköisesti oman katseesi samaan suuntaan nähdäksesi mistä asiasta ystäväsi on yllättäen kiinnostunut. Samanaikaisesti mielessäsi todennäköisesti viriää ystäväsi katsesuunnan muutokseen liittyviä tunneprosesseja – voit esimerkiksi kokea hämmästystä siitä, että henkilö joka äsken kiinnitti kaiken huomionsa sinuun yhtäkkiä suuntautuukin kokonaan muualle. Kun lopulta suuntaat oman katseesi samaan kohteeseen kuin ystäväsi, voit todennäköisesti päätellä *miksi* hän suuntasi katseensa kohti ovea – on esimerkiksi mahdollista että ystäväsi sukulainen astuu juuri sisään ovesta ja ystäväsi valmistautuu tervehtimään häntä, tai että ilmarvirta on yksinkertaisesti lennättänyt oven auki, ja tämä yllättävä oven aukeaminen on vanginnut ystäväsi tarkkaavaisuuden.

Katseen havaitsemiseen liittyy siis neljänlaisia sosiokognitiivisia prosesseja: i) katseen visuaalisen suunnan koodaaminen, ii) katsesuunnan tietoinen sekä automaattinen matkiminen eli yhteinen tarkkaavaisuus, iii) toisen henkilön katsesuunnan muutosten tavoitteellisuuden arvioiminen eli mielen teoria, sekä iv) katseeseen liittyvien tunneviestien arvioiminen (Kuva 2). Olemme osoittaneet (Nummenmaa & Calder, 2009), että ihmisaivojen tietyt hermoverkot ovat erikoistuneet näiden neljän osaproessin suorittamiseen, ja että kaikille niille on löydettävissä selkeä keskushermostollinen perusta ja mekanismi.

Katsesuunnan havaitseminen

Mitä aivoissamme tapahtuu kun yritämme päätellä minne toinen henkilö katsoo? David Perrettin tutkimusryhmän makakiapinoilla tekemät yksittäissolurekisteröinnit loivat 1980-luvulla perustan katseen havaitsemisen aivomekanismien tutkimukselle, ja paljastivat keskeiset sosiaalisen tarkkaavaisuuden havaitsemisen aivomekanismit (ks. Perrett ym., 1992). Näissä tutkimuksissa havaittiin, että tiettyjen anteriorisen ylemmän temporaalisen polysensorisen alueen (etummaisen ylem-



KUVA 2. Skemaattinen esitys katseen havaitsemisen osaprosesseista. Katsesuunnan havaitseminen mahdollistaa sekä katseeseen liittyvien tunneviestien koodaamisen että katsesuunnan matkimisen. Matkimalla toisen ihmisen katseen suuntaa voimme jakaa hänen tarkkaavaisuutensa kohteen, sekä tehdä päätelmiä hänen mielensä sisällöistä, tavoitteista ja aikeista. Muokattu lähteestä (Baron-Cohen, 1995).



KUVA 3. Sekä katseen että pään suunnan tarjoamia suuntavihteitä on kyettävä yhdistelemään, jotta voimme arvioida tarkasti toisten ihmisten sosiaalisen tarkkaavaisuuden suunnan. Kasvoparit A ja C sekä B ja D ovat suunnanneet tarkkaavaisuutensa samaan kohteeseen (A ja C oikealle, B ja D vasemmalle). Pystymme päättelämään tämän vaivattomasti vaikka kasvoparien silmien asento suhteessa päähän onkin täysin erilainen.

män ohimolohkon polysensorisen alueen; STPa) yksittäisten kasvosolujen (ts. valikoivasti kasvoihin vs. muihin näköaistimuksiin reagoivien solujen) vasteet olivat riippuvaisia apinalle esitettyjen kasvojen asennosta (Perrett ym., 1985). Tiettyt solut tuottivat suurimman vasteen vasemmalle osoittaville kasvoprofileille, toiset taas oikealle osoittaville profileille ja osa puolestaan pään näkyessä suoraan edestä tai takaapäin. Vaikka tiettyssä kulmassa näkyvät kasvot ja päät tuottivatkin suurimman vasteen, solujen viritys oli laaja ja myös optimaalisesta kulmasta poikkeavat kasvojen ja pään asennot aktivoivat soluja. Kaikkiin suuntiin reagoivia soluja löydettiin vain vähän. Myöhemmissä kokeissa löydettiin soluja, joilla oli samankaltainen vasteprofiili katseen (De Souza, Eifuku, Tamaru, Nishijo & Ono, 2005; Perrett ym., 1985) ja kehon (Wachsmuth, Oram & Perrett, 1994) suuntaan. Koska solujen vasteet olivat invariantteja henkilöllisyyden suhteen eli kaikki tiettyyn suuntaan osoittavat kasvot tuottivat samantyyppisiä vasteita, tästä pääteltiin, että nämä solut ovat kenties erikoistuneet koodaamaan apinoiden havaitsemien silmien, päiden ja kehojen suuntaa ¹.

Koska kehoa, päätä ja silmiä voidaan liikuttaa toisistaan riippumatta, pelkkä kehon, pään ja silmien asennon koodaaminen toisistaan riippumatta ei riitä siihen, että kykenisimme päättelämään *min-*

ne toinen henkilö katsoo (ks. Kuva 3). Perrett tutkimusryhmineen huomasi, että osa soluista koodasi sekä silmien, pään että kehon suuntaa ja että ne suosivat samaa suuntaa ärsykkeestä riippumatta. Solujen virittyneisyys eri signaaleihin oli kuitenkin hierarkkista edeten tarkimmasta epätarkimpaan suuntainformaatioon. Jos katseinformaatio oli saatavilla (ts. kohteen silmät olivat näkyvissä), solut reagoivat pääasiallisesti katseen eivätkä kehon tai pään suuntaan. Jos taas kohteen silmät olivat peitettynä mutta pään ja kehon suunta näkyvillä, solut reagoivat pään suuntaan. Kehon suuntaan solut puolestaan reagoivat pääasiallisesti silloin, kun muuta suuntainformaatiota ei ollut saatavilla. Perrett kollegoineen esittikin, että tämän tyyppiset solut koodaavat toisen henkilön sosiaalisen tarkkaavaisuuden suunnan (Perrett ym., 1992). Tämä on luonnollisesti tehokas ja tarkoituksenmukainen tapa koodata toisen henkilön kiinnostuksen kohteita monenlaisissa olosuhteissa, esimerkiksi silloin kun kohteet ovat kaukana (jolloin silmät eivät näy) tai kun osa kasvoista on jonkun esteen, vaikkapa puun oksan takana. Koska silmät ovat tarkin sosiaalisen tarkkaavaisuuden suunnan osoittaja, niitä käytetään aina kun ne ovat näkyvissä. Jos taas silmät ovat peitettynä tai niitä ei näy – esimerkiksi jos kohde on kaukana tai selkä meihin päin – pyritään sosiaalisen tarkkaavaisuu-

¹ Pelkät yksittäiset solut eivät tietenkään kykene koodaamaan niin monimutkaista asiaa kuin vaikkapa katseen suuntaa. Esimerkiksi maksimaalisesti tiettyyn katseen suuntaan reagoivien solujen vasteprofiili perustuu pitkälti siihen miten muut solut eksitoivat tai inhiboivat näitä soluja. Yksittäissolurekisteröinneissä havaitut solujen vasteprofiilit heijastavat siis nekin aina laajempien hermoverkkojen toimintaa.

den suunta päättämään matalamman tason vihjeiden perusteella.

Ihmisillä tehdyt tutkimukset ovat osoittaneet, että temporaalilohkon tietyt alueet osallistuvat katse suunnan koodaamiseen myös ihmisillä. Ensinnäkin, potilailla joilla on vaurio oikeanpuoleisessa ylemmässä temporaalipoimussa (oikeanpuoleisessa ylemmässä ohimopoimussa, STG) on vaikeuksia katse suunnan havaitsemisessa (Akiyama ym., 2006; Samson, Apperly, Chiavarino & Humphreys, 2004). Toiseksi, lukuisat toiminnalliset magneettikuvaustutkimukset ovat osoittaneet, että katseen havaitseminen aktivoi takimmaisen ohimolohkon, erityisesti ylemmän temporaaliuurteen (ylemmän ohimourteen, STS) alueita (Hoffman & Haxby, 2000; Hooker ym., 2003; Puce, Allison, Bentin, Gore & McCarthy, 1998). Kolmanneksi, terveillä koehenkilöillä tehdyt adaptaatiotutkimukset ovat osoittaneet, että sosiaalisen tarkkaavaisuuden suunnan havaitseminen perustuu ihmisillä valikoivasti tietyille katseen suunnalle herkkiin soluryhmiin, aivan kuten apinoillakin.

Adaptaatiota on kutsuttu "psykologin mikroelektrodiksi" (Frisby, 1979) koska sen avulla voidaan paljastaa ärsykekategorioita valikoivasti koodaavia soluryhmiä noninvasiivisesti. Tyypillisessä adaptaatiokokeessa koehenkilö adaptoidaan eli totutetaan ensin ärsykkeeseen A esittämällä sitä toistuvasti. Tämän jälkeen mitataan koehenkilön kykyä tunnistaa ärsykeitä A ja B. Jos erilliset soluryhmät koodaavat ärsykeitä A ja B, adaptaatio ärsykkeeseen A muokkaa valikoivasti ärsykkeen A muttei ärsykkeen B prosessoimista. Adaptaatioilmiön hermostolliselle perustalle on useita selitysmalleja (ks. Grill-Spector, Henson & Martin, 2006), jotka perustuvat tyypillisesti joko toiston aiheuttamaan neuraaliseen "uupumukseen" tai prosessoinnin tehostumiseen tai valikoitumiseen toiston myötä, jonka seurauksena adaptoitu ärsyke tuottaa adaptoimatonta ärsykettä pienemmän hermostollisen vasteen. Visuaalinen adaptaatio on perinteisesti yhdistetty näköaivokuorella varhain käsiteltäviin matalan tason visuaalisiin ominaisuuksiin, kuten suuntaan, mutta viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet että myös korkeamman tason visuaaliset edustukset kuten kasvojen henkilöllisyys (Leopold, O'Toole, Vetter & Blanz, 2001) ja ilmeet (Winston, Henson, Fine-Goulden & Dolan, 2004) adaptoituvat aivokuorella.

On osoitettu, että pitkäkestoinen adaptaatio tiettyyn katse suuntaan, esimerkiksi vasempaan katsoviin silmiin, vaikeuttaa huomattavasti samaan, mutta ei vastakkaiseen suuntaan katsovien silmien suunnan tunnistamista (Jenkins, Beaver & Calder, 2006; Seyama, 2006; Seyama & Nagayama, 2006). Jos ihmiset siis näkevät peräjälkeen useita kuvia vasemmalle katsovista kasvoista, heillä on tämän jälkeen huomattavia vaikeuksia havaita vasemmalle katsovien silmien katsovan vasemmalle. Itse asiassa henkilöt kokevat adaptoituun suuntaan osoittavien silmien katsovan suoraan heitä kohti tai olevan kääntyneinä huomattavasti vähemmän adaptoituun suuntaan kuin mitä ne todellisuudessa ovat. Adaptoimattomaan suuntaan (tässä siis oikealle) katsovien silmien havaitsemiseen adaptaatio ei puolestaan juurikaan vaikuta. Ilmiö havaitaan, vaikka adaptoivina ärsykkeinä käytetään useiden eri ihmisten kuvia, ja vaikka adaptor- ja testiärsykkeen kokoa, sijaintia näkökentässä, ja kasvojen suuntaa muutetaan. Kyse ei siis ole retinotooppiesta visuaalisesta adaptaatiosta, vaan korkeampitasoisesta, katseen suuntaa koodaavien soluryhmien adaptoitumisesta.

Adaptaatiokokeissa on osoitettu erillisten soluryhmien koodaavan myös pään (Fang & He, 2005; Fang, Ijichi & He, 2007) sekä kehon (Lawson, Clifford & Calder, 2009) asentoa ihmisillä samaan tapaan kuin apinoilla. On myös osoitettu, että katseen suunnan koodaaminen perustuu ainakin kolmeen erilliseen suuntavirittyneeseen kanavaan: vasempaan, suoraan ja oikeaan (Calder, Jenkins, Cassel & Clifford, 2008). Toiminnallista magneettikuvausta (functional magnetic resonance imaging, fMRI) ja adaptaatiota yhdistävä tutkimus on osoittanut että vastaavasti kuin apinoilla (De Souza ym., 2005; Perrett ym., 1985), katseen suuntaa koodaavat soluryhmät sijaitsevat ihmisillä anteriorisessa ylemmässä temporaaliuurteessa (etummaisessa ylemmässä ohimourteessa, aSTS; Calder ym., 2007).

Silmien, pään ja kehon suunnan tunnistaminen perustuu siis siihen, että yksittäiset ohimolohkon solut ovat erikoistuneet reagoimaan tiettyyn katseen, pään tai kehon suuntaan. Näiden eri suuntiin reagoivien solujen keskinäinen aktivaatio määrää, mihin suuntaan koemme toisen henkilön silmien, pään tai kehon olevan on suuntautunut. Tällainen korkean tason erikoistuminen mahdollistaa sen,

että tietoa toisten yksilöiden mielenkiinnon kohteista voidaan ylläpitää ja päivittää vaivattomasti ja tehokkaasti. Tätä tietoa toisen henkilön mahdollisista mielenkiinnon kohteista voidaan hyödyntää esimerkiksi siihen, että voimme jatkuvasti seurata omalla katseellamme toisten henkilöiden katseen suuntaa.

Katsekäyttäytymisen matkiminen

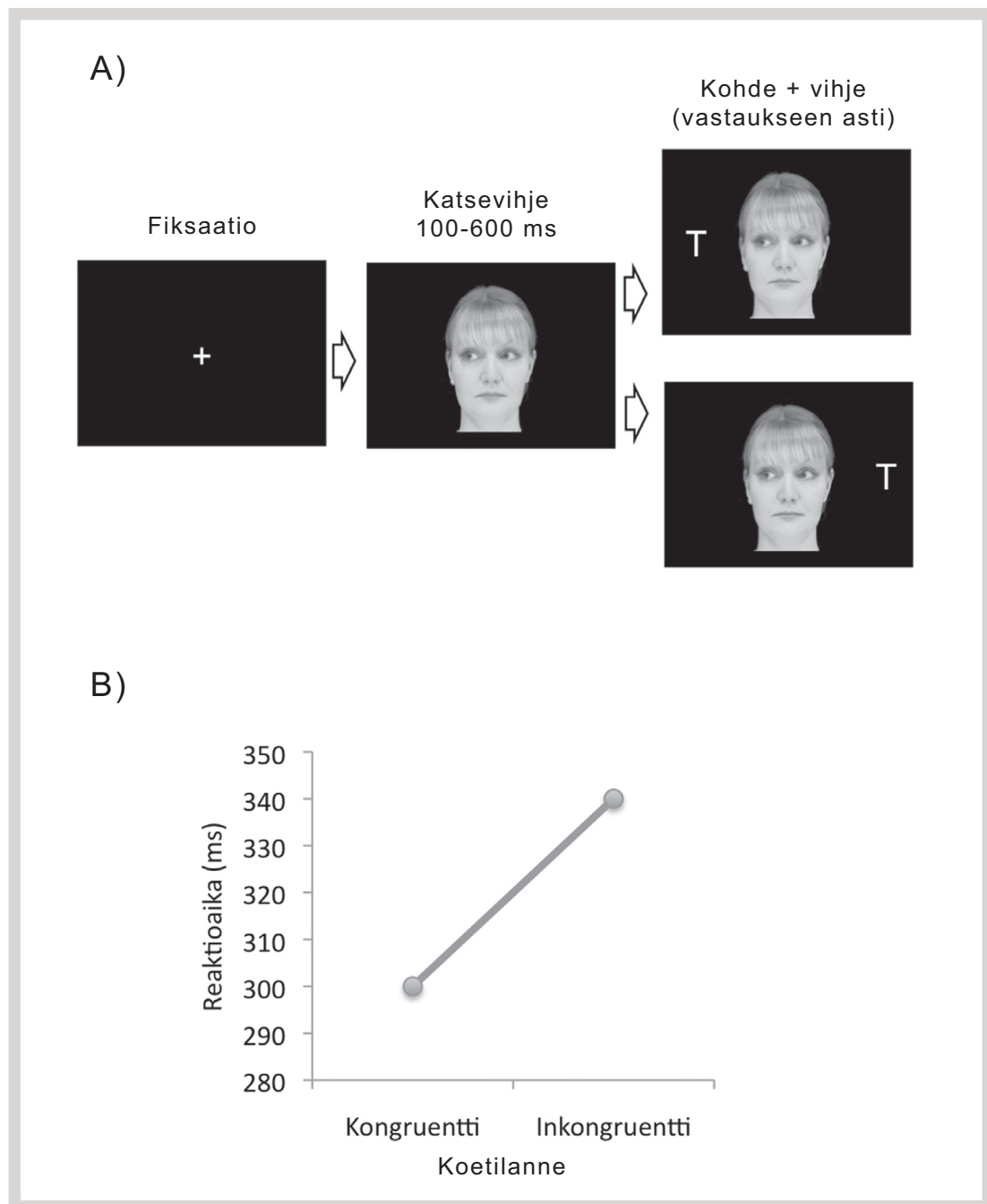
Ihmisillä ja monilla muilla kädellisillä on taipumus matkia toistensa katseen suuntaa. Pienet lapset seuraavat tiiviisti, mihin aikuiset ja vanhemmat sisarukset kiinnittävät huomionsa erilaisissa arkipäivän tilanteissa. Myös aikuiset seuraavat jatkuvasti muutoksia toistensa katseen suunnassa, ja suuntaavat usein katseensa automaattisesti samaan kohteeseen keskustelukumppaninsa kanssa. Kyky tällaiseen nopeaan katseen matkimiseen on merkityksellinen kolmestakin syystä. Ensinnäkin, matkimalla toisten ihmisten katsesuunnan muutoksia kykenemme huomaamaan sellaisia – mahdollisesti hyödyllisiä tai haitallisia – ympäristön tapahtumia jotka ovat jääneet itseltämme huomaamatta, mutta jotka joku muu on mahdollisesti huomannut. Katsekäyttäytymisen matkiminen siis mahdollistaa yksilöiden välisen, hajautetun ympäristön tarkkailemisen ja ympäristön muutoksiin reagoimisen. Toiseksi, voimme ennakoida toisten ihmisten toimintaa nopeammin ja tarkemmin, kun suuntaamme huomiomme automaattisesti sinne minne hekin katsovat – katsesuuntahan viestii usein ihmisen tavoitteista, kiinnostuksen kohteista ja aikomuksista. Kolmanneksi, katsekäyttäytymisen matkiminen mahdollistaa yhteisen tarkkaavaisuuden eli sen, että kaksi tai useampaa ihmistä kiinnittää huomionsa samaan kohteeseen, mikä edelleen mahdollistaa esimerkiksi kohteeseen liittyvien ajatusten vaihtamisen ja sosiaalisen oppimisen.

Toisen ihmisen katse on voimakas tarkkaavaisuuttamme ohjaava signaali. Jo kymmenviikkoiset vauvat suuntaavat tarkkaavaisuutensa mieluummin suuntaan johon aikuinen katsoo kuin sinne minne aikuinen ei katso (Hood, Douglas Willen & Driver, 1998). Aikuisilla tehdyt tutkimukset ovat puolestaan osoittaneet, että pelkkä toisen ihmisen sivuun suunnatun katseen havaitseminen suuntaa havaitsijan tarkkaavaisuuden (Driver ym., 1999;

Friesen & Kingstone, 1998; Hietanen, 1999) sekä silmät (Mansfield, Farroni & Johnson, 2003; Nummenmaa & Hietanen, 2006) automaattisesti havaitun katseen suuntaan (Kuva 4 A ja B). Myös makakiapinoilla tehdyissä tutkimuksissa on saatu vastaavanlaisia tuloksia, joten kyseessä on todennäköisesti evoluution myötä syntynyt mekanismi joka toimii samalla tavalla eri kädellisillä (Deaner & Platt, 2003).

Katseen havaitsemisen aivomekanismien paikallistuminen temporaaliurteeseen, sekä temporaaliurteen yhteydet frontaali- ja parietaalilohkon (päälaen- ja otsalohkon) tarkkaavaisuuden suuntaamisesta vastaaville aivokuoren alueille mahdollistavat todennäköisesti tämänkaltaisen nopean katsekäyttäytymisen matkimisen. Temporaaliuurre on yhteydessä lukuisiin parietaalilohkon (kuten alempi päälaeniuska, Inferior Parietal Lobe, IPL; Rozzi ym., 2006) alueisiin jotka osallistuvat tarkkaavaisuuden suuntaamiseen (Corbetta & Shulman, 2002). Ylemmän temporaaliurteen alempi penger projisoi puolestaan suoraan frontaaliseen silmäkenttään (Schall, Morel, King & Bullier, 1995), joka on yksi tärkeimmistä tahdonalaisten silmänliikkeiden ohjelmoimiseen osallistuva aivojen alue (Pierrot-Deseilligny, Rivaud, Gaymard, Müri & Vermersch, 1995).

Toiminnallisissa magneettikuvaustutkimuksissa onkin osoitettu, että edellä kuvatun kaltainen toiminnallinen hermoverkko aktivoituu toimimaan synkronoidusti kun havaitsemme toisen henkilön katsesuunnan muutoksia. Täten katsesuuntaa koodaavat aivomekanismit ovat paitsi anatomisessa, myös toiminnallisessa yhteydessä tarkkaavaisuusmekanismeihin (Nummenmaa, Passamonti, Rowe, Engell & Calder, 2010). On myös huomattava, että tarkkaavaisuus- ja katsesuunnan havaitsemismekanismit voivat joissain tapauksissa olla vieläkin tiukemmassa yhteydessä toisiinsa. Esimerkiksi apinoilla tehdyissä kokeissa on havaittu, että ulomman intraparietaalisen uurteen solut reagoivat samankaltaisesti, kun apina i) suuntaa tarkkaavaisuutensa solun virityksen suuntaan tai kun ii) apina näkee kuvan kasvoista jotka katsovat solun virityksen suuntaan (Shepherd, Klein, Deaner & Platt, 2009). Onkin mahdollista, että toisten katseen suunnan matkiminen on niin merkityksellinen sosiaalisen käyttäytymisen muoto, että osa alun perin tarkkaavaisuutta ohjaavista

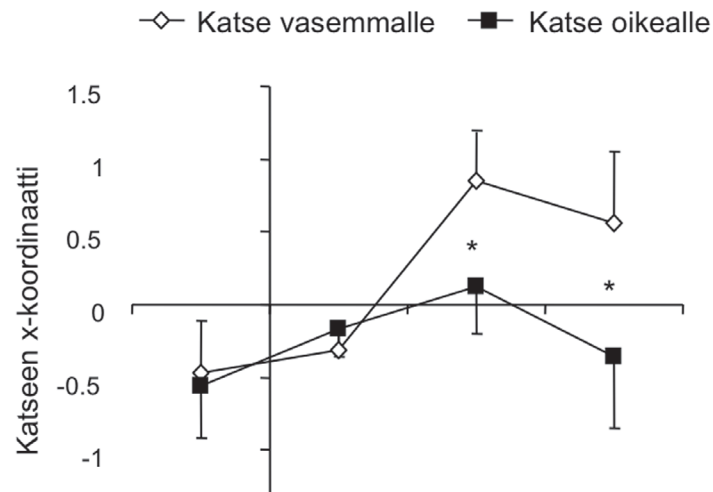


KUVA 4. Posnerin vihjausparadigmassa koehenkilön tehtävänä on painaa nappia heti kun hän näkee ruudulla esitetyn kohteen (T). Paradigman muunnelmassa kohteen esittämistä edeltää kuva ihmiskasvoista, joka katsoo joko suuntaan jonne kohde ilmestyy, tai sieltä poispäin (A). Reaktioajat ovat nopeampia kongruenteissa tilanteissa, joissa kasvot ovat katsoneet suuntaan jonne kohde ilmestyy (B). Tämä johtuu siitä, että katseen havaitseminen suuntaa tarkkaavaisuuden ja katseen automaattisesti sinne minne kohde hetken kuluttua ilmestyy, mikä nopeuttaa kohteeseen reagoimista.

A)



B)



KUVA 5. Toisten katsesuunnan matkiminen ei aina ole automaattinen sosiaalinen refleksi. Kun koehenkilöiden tehtävänä on päätellä miltä puolelta heidän tulisi väistää ruudulla heitä kohti kävelevä henkilö (A), koehenkilöt suuntaavatkin katseensa pois päin henkilön katseen suunnasta (B, negatiiviset x-koordinaatit ovat vasemmalle ja positiiviset oikealle). Sosiaaliset tavoitteet kuten tässä vastaantulijan väistäminen vaikuttavat siis siihen, miten reagoimme toisten ihmisten katsesuuntaan. A ja B muokattu kustantajan luvalla lähteestä (Nummenmaa ym., 2009).

mekanismeista on alkanut erikoistua myös katseinformaation käsittelyyn.

Onko katsesuunnan matkiminen jollain tavalla "erityinen", automaattinen sosiaalinen refleksi? Vaikka katse onkin ihmisille tärkeä sosiaalinen signaali ja katsesuuntaa matkitaan nopeasti, on yllättävää että, tällainen katsesuunnan matkiminen ei näyttäisi perustuvan niihin frontoparietaalisiin radastoihin, jotka suuntaavat tarkkavaisuutta automaattisesti. Nopea paluuninhibitio (Inhibition of Return, IOR) aikaisemmin tarkkailtuun kohteeseen on eräs automaattisen tarkkavaisuuden suuntautumisen tunnusmerkeistä (Klein, 2000). Esimerkiksi näkökentän äärilaidalla havaittava valonvälähdys vetää tarkkavaisuuden nopeasti puoleensa, ja paluuninhibitio estää tarkkavaisuutta siirtymästä tähän paikkaan uudelleen seuraavien muutamien sadan millisekunnin aikana. Vastaavaa ilmiötä ei kuitenkaan havaita jos tarkkavaisuus suuntautuu esimerkiksi katse- (Friesen & Kingstone, 1998) tai nuolivihjeen (Muller & Rabbitt, 1989) perusteella. Vastaavasti potilaat, joilla on vaurioita tarkkavaisuuden tahdonalaiseen suuntaamiseen osallistuvassa frontaalilohkon (otsalohkon) etuosassa eivät seuraa automaattisesti katse- tai nuolivihjeitä, mutta näkökentän reunalla esitetyt valonvälähdykset nappaavat heidän tarkkavaisuutensa automaattisesti. (Vecera & Rizzo, 2004).

Sekä toiminnalliset kuvantamistutkimukset että herätevastetutkimukset ovat kuitenkin osoittaneet, että tahdonalaiset frontoparietaaliset tarkkavaisuusmekanismit käsittelevät sivuun suunnattua katsetta eri tavoin kuin ei-sosiaalisia vihjeitä kuten nuolia (Engell ym., painossa; Hietanen, Nummenmaa, Nyman, Parkkola & Hamalainen, 2006; Tipper, Handy, Giesbrecht & Kingstone, painossa). Sivuun suunnatut nuolet aikaansaavat tahdonalaisen tarkkavaisuuden suuntautumiseen liittyvän EDAN-herätevastekomponentin, mitä sivuun katsovat silmät eivät kuitenkaan aiheuta (Hietanen, Leppänen, Nummenmaa & Astikainen, 2008). FMRI-tutkimuksissa on myös huomattu, että sivulle osoittavat nuolet aktivoivat tahdonalaisen tarkkavaisuuden suuntautumiseen liittyviä aivojen alueita katsevihjeitä enemmän (Engell ym., painossa; Hietanen ym., 2006). Katseen matkimiseen ei näyttäisi liittyvän mitään poikkeuksellisia tai tähän tarkoitukseen erikoistuneita aivomekanismeja, vaan katsesuunnan matkiminen perustuu tahdonalaisen tarkkavaisuusmekanismin nopeaan ja tehostettuun toimintaan.

Tämä nopea toiminta saattaa olla synnynnäistä (Hood ym., 1998), ja oppimisen myötä tahdonalaiset tarkkavaisuusmekanismit voidaan todennäköisesti muokata reagoimaan nopeasti muihinkin tärkeisiin suuntavihjeisiin kuten nuoliin (Tipples, 2002).

Vaikka lukuisat tutkimukset osoittavatkin ihmisten matkivan automaattisesti toisten katsesuuntaa, katsesuunnan matkiminen ei ole refleksinomainen kerrasta toiseen samanlaisena toistuva prosessi. Katse käyttäytymisen matkiminen palvelee sosiaalisia tavoitteitamme, joten erilaisissa vuorovaikutustilanteissa reagoimme toisten katse käyttäytymiseen hyvin eri tavoin. Eräässä silmäliikkekokeessa (Nummenmaa ym., 2009) koehenkilöt katselivat tietokoneelta videoita, joissa mieshahmo käveli heitä vastaan kadulla. Hahmo katsoi joko vasemmalle tai oikealle, ja koehenkilöiden tuli päättää kummalta puolelta he väistäisivät vastaantulijan. Koehenkilöt väistivät lähes aina siltä puolelta, jonne vastaantuli ei katsonut. He siis päättelivät että vastaantulijan katseen suunta viestii hänen tavoitteistaan ja tulevasta kulkusuunnastaan, ja mukauttivat oman kulkureittinsä sellaiseksi että he kykenivät välttämään törmäykseen. Mutta minne koehenkilöt sitten itse katsoivat? Jos katseen matkiminen on todella automaattinen refleksi, voisi olettaa koehenkilöiden katsovan samaan suuntaan kuin vastaantulijankin. Tulokset olivat kuitenkin täsmälleen päinvastaisia – koehenkilöt katsoivat poispäin vastaantulijan katseen suunnasta, eli sinne minne he olivat itse päättäneet kulkea (Kuva 5 A ja B). Emme siis reagoi toisten ihmisten katsesuuntaan passiivisesti, vaan sekä tilannetekijät että omat tavoitteemme voivat myös vaikuttaa siihen, miten tulkitsemme toisten katseen suuntaa ja miten reagoimme siihen. Katsesuunnan matkiminen perustuukin todennäköisesti kahteen erilliseen mekanismiin (Mundy, Card & Fox, 2000; Nummenmaa ym., 2009): nopeaan automaattiseen mekanismiin joka reagoi pelkästään silmien havaittuun asentoon, ja hitaampaan sosiokognitiiviseen mekanismiin joka kykenee huomioimaan sekä toisten ihmisten että havaitsijan tavoitteet katsetta suunnattaessa.

Katsesuunnan tavoitteellisuuden ja sosiaalisen merkityksen arvioiminen

Seuraamalla toisten ihmisten katseen suuntaa voimme tehdä päätelmiä heidän mielenkiintonsa kohteista. Esimerkiksi keskustelukumppanimme sivuun suunnattu katse viestii, että hän on havainnut jotain merkityksellistä katseensa suunnassa, ja että hänellä saattaa olla tavoitteita tai aikeita kyseiseen kohteeseen liittyen. Tällaisesta kyvystä ymmärtää toisten henkilöiden tavoitteita ja aikeita käytetään nimitystä mielen teoria (MTE). Koska teemme huomattavan paljon päätelmiä toistemme aikeista juuri katsesuunnan perusteella, on esitetty, että katsesuunta ja sen havaitseminen olisivat itse asiassa keskeinen osa MTE-prosessia eli tietoisuutta toisten ihmisten ajatteluprosesseista (Baron-Cohen, 1995).

Lukuisat tutkimukset ovat osoittaneet medialaisen prefrontaalikorteksin (otsalohkon etuosan sisäpuolen) olevan keskeinen MTE-prosessointiin osallistuva alue (Gallagher & Frith, 2003). Prefrontaalikorteksin osallistuminen katseen havaitsemiseen (Calder ym., 2002; Williams, Waiter, Perra, Perrett & Whiten, 2005) tukee oletusta katsesuunnan havaitsemisen merkityksestä MTE-prosesseille. Mutta myös posteriorinen STS – kenties systemaattisimmin katseen havaitsemiseen liitetty aivoalue (Engell & Haxby, 2007; Hoffman & Haxby, 2000; Hooker ym., 2003; Puce ym., 1998) – osallistuu todennäköisesti MTE-prosessointiin (Calder ym., 2002). Kun koehenkilöille esitetään fMRI-kuvauksen aikana videoita miehestä joka kävelee heitä kohti, pSTS:n aktivaatio voimistuu sen mukaan katsooko mies koehenkilöä kohti vai hänestä poispäin (Pelphrey, Viola & McCarthy, 2004). Posteriorinen STS osallistuu kuitenkin yleisesti biologisen liikkeen havaitsemiseen (Allison ym., 2000) ja aktivoituu jopa silloin kun koehenkilöt katselevat kaksisuolotteisia 'Heider-Simmel' -animaatioita, joissa geometriset kuviot liikkuvat tavalla joka voidaan tulkita sosiaaliseksi, esimerkiksi ajaen takaa toisiaan (Castelli, Happe, Frith & Frith, 2000). Täten pSTS:n aktivoituminen katsetta havaittaessa voi johtua siitä, että pelkkä toisen henkilön katseen havaitseminen aktivoi automaattisesti toisten ihmisten tavoitteiden koodaamiseen liittyviä MTE-mekanismeja (Calder ym., 2002). Onkin

kiinnostavaa, että pSTS aktivoituu voimakkaasti kasvoja havaittaessa ja sitä pidetään eräänä keskeisimpänä kasvojen havaitsemiseen – erityisesti kasvojen muuttuvien piirteiden kuten ilmeiden prosessointiin – liittyvänä aivojen alueena. Kasvoilla tapahtuviin dynaamisiin muutoksiin liittyy lähes aina muutoksia henkilön tavoitteissa; esimerkiksi katseen suunnan muutokset tai kasvonilmeet viestivät siitä, että henkilön tavoitteet suhteessa hänen ympäristöönsä ovat muuttuneet. Koska pSTS aktivoituu sekä kasvoilla tapahtuvia muutoksia että tavoitteellista toimintaa havaittaessa, on todennäköistä että takimmainen STS ei siis koodaisikaan kasvoista niiden dynaamisia ja liikkuvia komponentteja kuten katsesuuntaa ja ilmeitä (vrt. Haxby, Hoffman & Gobbini, 2000), vaan näihin liikkeisiin liittyvää tavoitteellisuutta (Nummenmaa & Calder, 2009).

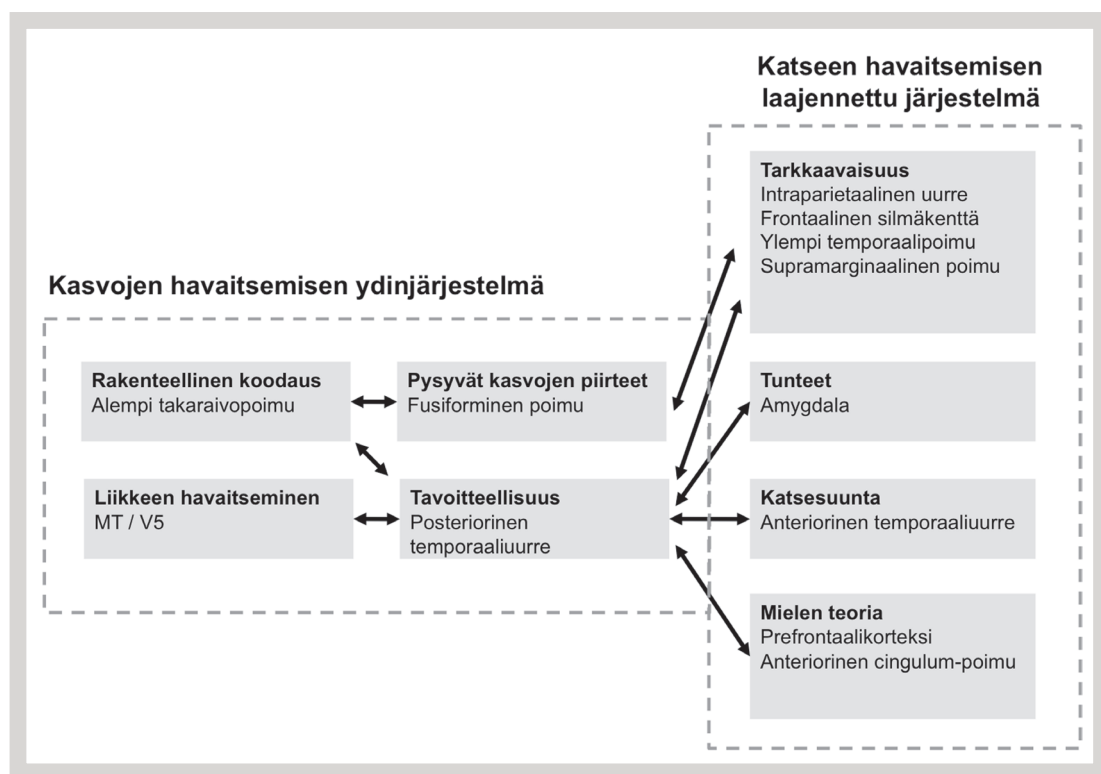
Eräässä fMRI-kokeessa koehenkilöt katselivat videonpätkiä mieshenkilön kasvoista. Ajoittain miehen kasvojen viereen ilmestyi pieni vilkkuva kohde, jolloin mies siirsi katseensa joko kohteeseen tai kokonaan toiseen suuntaan. Henkilö siis joko toimi odotetulla tavalla eli katsoi ruudulle ilmestyvää uutta ja kiinnostavaa kohdetta, tai odotusten vastaisesti eli katsoi kohteesta poispäin. Havaittiin, että pSTS:n aktiivisuus kasvoi eniten silloin, kun henkilö katsoi odotusten vastaisesti poispäin kohteesta. Tällainen odotusten rikkomisen todennäköisesti aiheutti sen, että koehenkilöt alkoivat automaattisesti miettiä millaisia tavoitteita henkilöllä tilanteessa oli, jos hän ei halunnutkaan katsoa ruudulle ilmestynyttä kohdetta. Tämä puolestaan näkyi lisääntyneenä pSTS:n aktiivisuutena (Pelphrey, Morris & McCarthy, 2005). Onkin kiinnostavaa, että katsesuunnan tavoitteellisuuden koodaamiseen liittyvät aivotoinnot ovat poikkeavia autismikirjon potilailla. Vaikka autistiset henkilöt kykenevätkin arvioimaan toisen henkilön katseen suunnan tarkasti, heillä on tyypillisesti suuria vaikeuksia päätellä toisten tavoitteita ja mielen sisältöjä katsesuunnan perusteella (Baron-Cohen, Campbell, Karmiloff-Smith, Grant & Walker, 1995; Nation & Penny, 2008). Kun tällaiselle potilasryhmälle esitetään fMRI-kokeessa videoita kasvoista, jotka suuntaavat katsetaan odotusten mukaisesti tai vastaisesti, ei näiden kahden tilanteen välillä havaita lainkaan toiminnallisia eroja takimmaisessa ohimourteessa (Pelphrey

ym., 2005). On siis mahdollista, että takimmaisen ohimolohkon toiminnalliset ja rakenteelliset muutokset voisivat olla ainakin osittain autismihäiriöiden taustalla (Zilbovicius ym., 2006). Koska tällaisia rakenteellisia ja toiminnallisia muutoksia voidaan havaita jopa terveillä koehenkilöillä joilla on paljon autismiin liittyviä persoonallisuus- ja käyttäytymispiirteitä (von dem Hagen ym., painossa), on erittäin todennäköistä, että pSTS:ssa sijaitsevat toimintojen tavoitteellisuutta koodaavat järjestelmät ovat oleellisen tärkeitä normaalin sosiaalisen vuorovaikutuksen kannalta.

Katsesuunta ja tunteet

Katseen avulla voimme viestiä paitsi tavoitteitamme, myös tunteitamme. Esimerkiksi katse-

kontaktin ottaminen on eräs voimakkaimmista tavoista ilmaista kiinnostustamme toisiin ihmisiin. Ei olekaan yllättävää, että tunnejärjestelmämme osallistuvat monella tapaa katseinformaation käsittelemiseen. Katsekontaktin ottaminen toisen henkilön kanssa kiihdyttää sympaattisen hermostomme toimintaa ja aktivoi aivojemme lähestymiskäyttäytymiseen liittyvät järjestelmät (Hietanen, Leppänen, Peltola, Linna-aho & Ruuhiala, 2008). Amygdala eli mantelitumake on keskeinen sosiaaliseen, erityisesti kasvoilla tapahtuvien tunneilmaisujen havaitsemiseen liittyvä rakenne, ja useat tutkimukset ovat osoittaneet sen osallistuvan myös katseen havaitsemiseen. Apinoilla tehdyissä yksittäissolurekisteröinneissä on havaittu, että yksittäiset amygdalan solut ovat virittyneet reagoimaan katsekontaktiin (Brothers &



KUVA 6. Katseen havaitsemisen toiminnallinen hermoverkko. Kasvojen havaitsemisen ydinjärjestelmä koodaa kasvohavainnosta rakenteen, kasvojen liikkeen sekä näihin liittyvät tavoitteelliset signaalit. Tämä tieto syötetään edelleen laajennettuun katseen havaitsemisen järjestelmään, jonka erilliset osat huolehtivat katsesuunnan määrittämisestä ja tarkkaavaisuuden siirtämisestä, katseen tunnesisällön arvioimisesta, katsesuunnan koodaamisesta sekä katsesuuntaan liittyvien tavoitteiden arvioimisesta (muokattu lähteistä Haxby ym., 2000; Nummenmaa & Calder, 2009; Nummenmaa ym., 2010).

Ring, 1993). Myös apinoilla tehty fMRI-tutkimukset ovat osoittaneet amygdalan reagoivan katseen suuntaan. Makakiapinoilla sivuun suunnatun katseen havaitseminen kiihdyttää ulomman amygdalan, erityisesti nucleus centraliksen ja striaria terminaliksen aktivaatiota. Tämä amygdalan aktivaation voimistuminen näkyy myös voimistuneena sympaattisen hermoston toimintana. Myös ihmisillä tehdyissä fMRI-tutkimuksissa on havaittu katsekontaktin kasvattavan amygdalan aktivaatiota (Hooker ym., 2003; Kawashima ym., 1999) sekä amygdalan ja kasvojen pysyviä piirteitä koodaavan ulomman fusiformis-aivopojun välistä konnektiivisuutta (George, Driver & Dolan, 2001). Voidaan siis ajatella, että katsekontakti on voimakas tunnesignaali, joka aktivoi amygdalaa. Amygdala voi palautekytkentöjensä avulla puolestaan tehostaa entisestään kasvoinformaation prosessointia fusiformisessa poimussa, mikä näkyy näiden alueiden välisen toiminnallisen konnektiivisuuden kasvuna.

Katseen suunta vaikuttaa myös siihen, miten aivot käsittelevät muita kasvojen piirteitä ja ominaisuuksia, erityisesti kasvonilmeitä. On esitetty, että sivuun suunnattu katse tehostaisi pelon ja katsekontakti vihan tunnistamista kasvoilta (Adams & Kleck, 2003), koska vihaan liittyy tyypillisesti vihan kohteen lähestyminen ja suora katse, pelkoon taas pelon kohteen vältteleminen ja sivuun suunnattu katse. Suoraan katsovien vihaisten kasvojen havaitseminen aktivoi amygdalaa enemmän kuin sivuun katsovien vihaisten kasvojen, ja kääntäen sivuun katsovien pelokkaiden kasvojen havaitseminen aktivoi amygdalaa enemmän kuin suoraan katsovien pelokkaiden kasvojen havaitseminen (Adams, Gordon, Baird, Ambady & Kleck, 2003; mutta ks. myös Sato, Yoshikawa, Kochiyama & Matsumura, 2004). Toista etnistä alkuperää edustavan henkilön katsekontakti koetaan myös uhkaavampana kuin samaa alkuperää edustavan henkilön katsekontakti, ja tämä näkyy myös voimistuneena amygdalan aktivaationa (Richeson, Todd, Trawalter & Baird, 2008). Amygdala ei siis varsinaisesti koodaa katseen suuntaa, vaan sen merkitys katsetta havaittaessa on ennemminkin havaittuun katsesuuntaan liittyvän tunneviestin koodaaminen ja yhdisteleminen muuhun kasvoista saatavaan informaatioon.

KATSEEN HAVAITSEMINEN OSANA HAJAUTETTUA KASVOJEN PROSESSOINTIMEKANISMIA

Seuraamalla toisten ihmisten katseen suuntaa voimme kirjaimellisesti lukea heidän ajatuksiaan. Katsesuunta paljastaa toisten ihmisten mielenkiinnon kohteet sekä heidän suhteensa ympäristön tapahtumiin sekä meihin itseemme. Kykymme tehdä tällaisia monimutkaisia päätelmiä hyvin hienovaraisten katsevihjeiden avulla perustuu siihen, että aivoissamme on laaja, hajautettu hermoverkko, joka on erikoistunut käsittelemään katseinformaatiota. Olemme esittäneet (Nummenmaa ym., 2010), että katsesuunnan havaitsemisen perustana on niin kutsuttu kasvojen havaitsemisen ydinjärjestelmä (Haxby ym., 2000), joka koostuu pitkälle erikoistuneista kasvojen havaitsemisjärjestelmistä. Tähän ydinjärjestelmään kuuluu alempi takaraivopojmu, fusiforminen poimu, liikkeen havaitsemisesta vastaava aivokuori sekä ylemmän temporaaliurteen etu- ja takaosan alueet. Tämä ydinjärjestelmä huolehtii kasvoinformaation "esikäsitteystä"; se esimerkiksi tunnistaa kasvot kasvoiksi ja huolehtii kasvojen henkilöllisyyden tunnistamisesta. Tämä ydinjärjestelmä välittää kasvoinformaatiota edelleen lukuisiin muihin katseen havaitsemiseen osallistuviin aivojen alueisiin. Näistä käytetään nimitystä *laajennettu järjestelmä*, koska näiden alueiden toiminnot eivät liity pääasiallisesti kasvojen tai katseen havaitsemiseen, vaan niillä on lukuisia muitakin, esimerkiksi tarkkaavaisuuteen tai tunteisiin liittyviä toimintoja.

Katseen havaitsemisen toiminnallinen hermoverkko (Kuva 6) huolehtii neljästä perustehtävästä. Ensinnäkin, temporaaliurteen etummaisat osat koodaavat katseen fysikaalista suuntaa (Calder ym., 2007; Calder ym., 2002) ja mahdollistavat toisen henkilön katsesuunnan arvioimisen. Toiseksi, temporaaliurteen takimmaisat osat koodaavat katsesuunnan muutosten tavoitteellisuutta (Engell & Haxby, 2007; Hoffman & Haxby, 2000). Näiden alueiden vasteet eivät ole riippuvaisia katseen suunnasta (esimerkiksi vasen vs. oikea), vaan siitä millaisia tavoitteita ja aikomuksia katsesuunnan muutokseen liittyy. Mediaalisen prefrontaalikorteksin sekä etummaiseen cingulum-pojmun läheisyydessä olevat alueet (Bristow, Rees & Frith, 2007; Calder ym., 2002; Williams ym., 2005) sekä muut fron-

taalikorteksin alueet (Bristow ym., 2007; Hooker ym., 2003; Mosconi, Mack, McCarthy & Pelphrey, 2005; Williams ym., 2005) puolestaan koodaavat katsesuunnasta toisen henkilön aikomuksia, tavoitteita ja suunnitelmia ja mahdollistavat sosiaalisten päätelmien tekemisen toisen henkilön katsesuunnan perusteella. Parietaalilohkon (Calder ym., 2007; Hoffman & Haxby, 2000; Hooker ym., 2003; Mosconi ym., 2005; Wicker, Michel, Henaff & Decety, 1998) ja frontaalilohkon (Williams ym., 2005) tarkkaavaisuuden suuntaamiseen osallistuvat mekanismit puolestaan vastaavat yhteisen tarkkaavaisuuden muodostamisesta, ylläpitämisestä ja katsesuunnan matkimisesta, ja amygdala koodaa katseeseen liittyviä tunneviestejä (George ym., 2001; Kawashima ym., 1999).

Katseen havaitsemisen ydinjärjestelmä ja laajennettu järjestelmä ovat jatkuvasti yhteydessä toisiinsa, ja ydinjärjestelmä voi vaikuttaa laajennetun järjestelmän toimintaan ja päinvastoin. Ydinjärjestelmä koodaa esimerkiksi kasvojen henkilöllisyyttä. Tällöin se voi esimerkiksi tehostaa meille läheisen ihmisen katsesuunnan käsittelyä laajennetun järjestelmän tunteita käsittelevissä osissa. Toisaalta jos laajennettu järjestelmä havaitsee toisen henkilön katsesuunnan viestivän meihin kohdistuvasta uhasta, voi laajennettu järjestelmä tehostaa uhkaavan henkilön kasvojen henkilöllisyyden ja liikkeiden käsittelyä ydinjärjestelmässä. Tällä tavoin ydinjärjestelmän ja laajennetun järjestelmän synkronoitu toiminta mahdollistaa sen, että voimme automaattisesti päivittää tietoa toistemme katseen suunnasta, ja reagoida siinä havaittuihin muutoksiin nopeasti ja tarkasti. Vauriot tai kehitykselliset häiriöt järjestelmän osien toiminnassa tai rakenteessa voivat aiheuttaa hyvin spesifejä ongelmia sosiaalisessa havaitsemisessa. Esimerkiksi pSTS:n toiminnalliset muutokset saattavat vaikeuttaa katseeseen liittyvien sosiaalisten viestien tunnistamista, vaikka katseen visuaalisen suunnan koodaaminen säilyisikin normaalina (Pelphrey ym., 2005).

Vaikka katseen havaitsemisen aivomekanismin tutkimus onkin edennyt viime vuosina huomattavasti, monet tärkeät kysymykset ovat edelleen ratkaisematta. Ensinnäkin, vaikka katseen havaitsemisen hermoverkko tunnetaan melko hyvin, järjestelmän osien aikakäyttäytyminen tunnetaan huonosti. Tämän selvittämiseksi tarvitaan tutkimuksia, joissa hydynnetään tarkan aikaresoluu-

tion omaavia mittaamenetelmiä kuten magneto-encefalografiaa. Toiseksi, katseen havaitsemisen aivomekanismeista on toistaiseksi melko vähän kehityksellisiä tutkimuksia. Osittain tämä johtuu tutkimusmenetelmien rajoituksista. Esimerkiksi toiminnallisen magneettikuvauksen käyttäminen pienillä lapsilla on ongelmallista, mutta uudet tutkimusmenetelmät kuten infrapunaspektroskopia mahdollistavat toiminnalliset kuvantamistutkimukset yhtä nuoremmilla lapsilla. Tällaiset tutkimukset saattavat tarjota tärkeää tietoa erilaisten kehityksellisten sosiaalisen tiedonkäsittelyn häiriöiden kuten autismin taustalla olevista aivomekanismeista.

Tämänhetkisen katseen havaitsemiseen liittyvän tutkimustiedon suurin puute on kuitenkin se, että lähes kaikki tutkimukset perustuvat hyvin yksinkertaisten katseärsykkeiden kuten valotai piirroskuvien käyttöön. Katseen havaitseminen on kuitenkin luonteeltaan dynaaminen, sosiaalinen prosessi. Tämän vuoksi tulevaisuudessa olisikin pyrittävä tutkimaan katseen havaitsemista käyttäen aivokuvantamistutkimuksissa mahdollisimman luonnollisia koetilanteita ja ärsykemateriaaleja, kuten vaikkapa sosiaalisia vuorovaikutussimulaatioita ja sosiaalista vuorovaikutusta kuvaavia elokuvia. Viime vuosina kehitetyt uudet analyysimenetelmät kuten koehenkilöiden välisen aivotoiminnan korrelaatioiden analyysi (Hasson, Nir, Levy, Fuhrmann & Malach, 2004) ja riippumattomien komponenttien analyysi (Beckmann & Smith, 2005) mahdollistavat aivotoimintojen tarkan mallintamisen tällaisten monimutkaisten koetilanteiden aikana. Tällaisten tutkimusmenetelmien- ja asetelmien avulla on tulevaisuudessa mahdollista ymmärtää, miten aivot käsittelevät katseeseen liittyvää tietoa erilaisissa luonnollisissa arkielämän tilanteissa.

Kiitokset:

Tämän artikkelin kirjoittamista ovat tukeneet Suomen akatemia (217995) sekä Aalto yliopiston AivoAALTO-tutkimusprojekti. Lämpimät kiitokset professori Jari Hietaselle lukuisista käsikirjoiusta koskevista keskusteluista ja kommenteista.

Artikkeli on saapunut toimitukseen 23.9.2010 ja hyväksytty julkaistavaksi 20.1.2011.

Lähteet

- Adams, R. B., Gordon, H. L., Baird, A. A., Ambady, N., & Kleck, R. E. (2003). Effects of Gaze on Amygdala Sensitivity to Anger and Fear Faces. *Science*, 300, 1536.
- Adams, R. B., & Kleck, R. E. (2003). Perceived gaze direction and the processing of facial displays of emotion. *Psychological Science*, 14, 644–647.
- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Saito, F., Nakachi, R., & Kashima, H. (2006). A deficit in discriminating gaze direction in a case with right superior temporal gyrus lesion. *Neuropsychologia*, 44(2), 161–170.
- Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(7), 267–278.
- Baron-Cohen, S. (1995). *Mindblindness: An essay on autism and theory of mind*. Cambridge, Massachusetts: MIT press.
- Baron-Cohen, S., Campbell, R., Karmiloff-Smith, A., Grant, J., & Walker, J. (1995). Are children with autism blind to the mentalistic significance of the eyes? *Developmental Psychology*, 12, 379–398.
- Beckmann, C. F., & Smith, S. M. (2005). Tensorial extensions of independent component analysis for multisubject fMRI analysis. *Neuroimage*, 25(1), 294–311.
- Bristow, D., Rees, G., & Frith, C. D. (2007). Social interaction modifies neural response to gaze shifts. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2(1), 52–61.
- Brothers, L., & Ring, B. (1993). Mesial temporal neurons in the macaque monkey with responses selective for aspects of social-stimuli. *Behavioural Brain Research*, 57, 53–61.
- Calder, A. J., Beaver, J. D., Winston, J. S., Dolan, R. J., Jenkins, R., Eger, E., et al. (2007). Separate coding of different gaze directions in the superior temporal sulcus and inferior parietal lobule. *Current Biology*, 17, 20–25.
- Calder, A. J., Jenkins, R., Cassel, A., & Clifford, C. W. G. (2008). Visual representation of eye gaze is coded by a nonopponent multichannel system. *Journal of Experimental Psychology: General*, 137(2), 244–261.
- Calder, A. J., Lawrence, D., Keane, J., Scott, S. K., Owen, A. I., Christoffels, I., et al. (2002). Reading the mind from eye gaze. *Neuropsychologia*, 40(8), 1129–1138.
- Castelli, F., Happe, F., Frith, U., & Frith, C. (2000). Movement and mind: A functional imaging study of perception and interpretation of complex intentional movement patterns. *NeuroImage*, 12(3), 314–325.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 201–215.
- De Souza, W. C., Eifuku, S., Tamaru, R., Nishijo, H., & Ono, T. (2005). Differential characteristics of face neuron responses within the anterior superior temporal sulcus of macaques. *Journal of Neurophysiology*, 94, 1252–1266.
- Deaner, R. O., & Platt, M. L. (2003). Reflexive social attention in monkeys and humans. *Current Biology*, 13(18), 1609–1613.
- Driver, J., Davis, G., Ricciardelli, P., Kidd, P., Maxwell, E., & Baron-Cohen, S. (1999). Gaze perception triggers reflexive visuospatial orienting. *Visual Cognition*, 6(5), 509–540.
- Engell, A., Nummenmaa, L., Oosterhof, N. N., Henson, R. N. A., Haxby, J. V., & Calder, A. J. (2007). Differential activation of frontoparietal attention networks by social and symbolic spatial cues. *Social, Cognitive and Affective Neuroscience*.
- Engell, A. D., & Haxby, J. V. (2007). Facial expression and gaze-direction in human superior temporal sulcus. *Neuropsychologia*, 45(14), 3234–3241.
- Fang, F., & He, S. (2005). Viewer-centered object representation in the human visual system revealed by viewpoint aftereffects. *Neuron*, 45, 793–800.
- Fang, F., Ijichi, K., & He, S. (2007). Transfer of the face viewpoint aftereffect from adaptation to different and inverted faces. *Journal of Vision*, 7(13), 1–9.
- Fischer, B., & Weber, H. (1993). Express Saccades and Visual-Attention. [Article]. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(3), 553–567.
- Friesen, C. K., & Kingstone, A. (1998). The eyes have it! Reflexive orienting is triggered by nonpredictive gaze. *Psychonomic Bulletin & Review*, 5(3), 490–495.
- Frisby, J. P. (1979). *Seeing: Illusion, brain and mind*. Oxford: Oxford University Press.
- Gallagher, H. L., & Frith, C. D. (2003). Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(2), 77–83.
- Gamer, M., & Hecht, H. (2007). Are you looking at me? Measuring the cone of gaze. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33(3), 705–715.
- George, N., Driver, J., & Dolan, R. J. (2001). Seen gaze-direction modulates fusiform activity and its coupling with other brain areas during face processing. *NeuroImage*, 13, 1102–1112.
- Grill-Spector, K., Henson, R., & Martin, A. (2006). Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(1), 14–23.

- Hasson, U., Nir, Y., Levy, I., Fuhrmann, G., & Malach, R. (2004). Intersubject synchronization of cortical activity during natural vision. *Science*, 303(5664), 1634–1640.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(6), 223–233.
- Hayhoe, M., & Ballard, D. (2005). Eye movements in natural behavior. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(4), 188–194.
- Henderson, J. M. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504.
- Hietanen, J. K. (1999). Does your gaze direction and head orientation shift my visual attention? *Neuroreport*, 10(16), 3443–3447.
- Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Nummenmaa, L., & Astikainen, P. (2008). Visuospatial attention shifts by gaze and arrow cues: An ERP study. *Brain Research*, 1215, 123–136.
- Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Peltola, M. J., Linna-aho, K., & Ruuhiala, H. J. (2008). Seeing direct and averted gaze activates the approach-avoidance motivational brain systems. *Neuropsychologia*, 46(9), 2423–2430.
- Hietanen, J. K., Nummenmaa, L., Nyman, M. J., Parkkola, R., & Hamalainen, H. (2006). Automatic attention orienting by social and symbolic cues activates different neural networks: An fMRI study. *NeuroImage*, 33(1), 406–413.
- Hoffman, E. A., & Haxby, J. V. (2000). Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature Neuroscience*, 3(1), 80–84.
- Hood, B. M., Douglas Willen, J., & Driver, J. (1998). Adult's eyes trigger shifts of visual attention in human infants. *Psychological Science*, 9(2), 131–134.
- Hooker, C. I., Paller, K. A., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., Mesulam, M. M., & Reber, P. J. (2003). Brain networks for analyzing eye gaze. *Cognitive Brain Research*, 17(2), 406–418.
- Jenkins, R., Beaver, J. D., & Calder, A. J. (2006). I thought you were looking at me: Direction-specific aftereffects in gaze perception. *Psychological Science*, 17, 506–513.
- Kawashima, R., Sugiura, M., Kato, T., Nakamura, A., Hatano, K., Ito, K., et al. (1999). The human amygdala plays an important role in gaze monitoring - A PET study. *Brain*, 122, 779–783.
- Klein, R. M. (2000). Inhibition of return. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(4), 138–147.
- Kobayashi, H., & Kohshima, S. (1997). Unique morphology of the human eye. *Nature*, 387(6635), 767–768.
- Langton, S. R. H. (2000). The mutual influence of gaze and head orientation in the analysis of social attention direction. *Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, 53(3), 825–845.
- Lawson, R. P., Clifford, C. W. G., & Calder, A. J. (2009). About turn: the visual representation of human body orientation revealed by adaptation. [Article]. *Psychological Science*, 20(3), 363–371.
- Leopold, D. A., O'Toole, A. J., Vetter, T., & Blanz, V. (2001). Prototype-referenced shape encoding revealed by high-level after effects. *Nature Neuroscience*, 4(1), 89–94.
- Mansfield, E. M., Farroni, T., & Johnson, M. H. (2003). Does gaze perception facilitate overt orienting? [Article]. *Visual Cognition*, 10(1), 7–14.
- Mosconi, M. W., Mack, P. B., McCarthy, G., & Pelphrey, K. A. (2005). Taking an "intentional stance" on eye-gaze shifts: A functional neuroimaging study of social perception in children. *NeuroImage*, 27(1), 247–252.
- Muller, H. J., & Rabbitt, P. M. A. (1989). Reflexive and voluntary orienting of visual attention: time course of activation and resistance to interruption. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15(2), 315–330.
- Mundy, P., Card, J., & Fox, N. (2000). EEG correlates of the development of infant joint attention skills. *Developmental Psychobiology*, 36(4), 325–338.
- Nation, K., & Penny, S. (2008). Sensitivity to eye gaze in autism: Is it normal? Is it automatic? Is it social? *Dev Psychopathol*, 20(1), 79–97.
- Nummenmaa, L., & Calder, A. J. (2009). Neural mechanisms of social attention. [Review]. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(3), 135–143.
- Nummenmaa, L., & Hietanen, J. K. (2006). Gaze distractors influence saccadic curvature: Evidence for the role of the oculomotor system in gaze-cued orienting. *Vision Research*, 46(21), 3674–3680.
- Nummenmaa, L., Hyönä, J., & Hietanen, J. K. (2009). I'll walk this way: Eyes reveal the direction of locomotion and make passersby look and go the other way. *Psychological Science*, 20, 1454–1458.
- Nummenmaa, L., Passamonti, L., Rowe, J., Engell, A. D., & Calder, A. J. (2010). Connectivity analysis reveals a cortical network for eye gaze perception. *Cerebral Cortex*, 20, 1780–1787.

- Pelphrey, K. A., Morris, J. P., & McCarthy, G. (2005). Neural basis of eye gaze processing deficits in autism. *Brain*, 128, 1038–1048.
- Pelphrey, K. A., Viola, R. J., & McCarthy, G. (2004). When strangers pass: processing of mutual and averted gaze in the superior temporal sulcus. *Psychological Science*, 15, 598–603.
- Perrett, D. I., Hietanen, J. K., Oram, M. W., & Benson, P. J. (1992). Organization and functions of cells responsive to faces in the temporal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, B335, 23–30.
- Perrett, D. I., Smith, P. A. J., Potter, D. D., Mistlin, A. J., Head, A. S., Milner, A. D., et al. (1985). Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, B223, 293–317.
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., Müri, R., & Vermersch, A.-I. (1995). Cortical control of saccades. *Annals of Neurology*, 37(5), 557–567.
- Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1998). Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *Journal of Neuroscience*, 18(6), 2188–2199.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 Years of Research. *Psychological Bulletin*, 124(3), 372–422.
- Richeson, J. A., Todd, A. R., Trawalter, S., & Baird, A. A. (2008). Eye-gaze direction modulates race-related amygdala activity. *Group Processes Intergroup Relations*, 11(2), 233–246.
- Rozzi, S., Calzavara, R., Belmalih, A., Borra, E., Gregoriou, G. G., Matelli, M., et al. (2006). Cortical connections of the inferior parietal cortical convexity of the macaque monkey. *Cerebral Cortex*, 16, 1389–1417.
- Samson, D., Apperly, I. A., Chiavarino, C., & Humphreys, G. W. (2004). Left temporoparietal junction is necessary for representing someone else's belief. *Nature Neuroscience*, 7, 499–500.
- Sato, W., Yoshikawa, S., Kochiyama, T., & Matsumura, M. (2004). The amygdala processes the emotional significance of facial expressions: an fMRI investigation using the interaction between expression and face direction. *NeuroImage*, 22(2), 1006–1013.
- Schall, J. D., Morel, A., King, D. J., & Bullier, J. (1995). Topography of visual cortex connections with frontal eye field in macaque: convergence and segregation of processing streams. *J. Neurosci.*, 15(6), 4464–4487.
- Seyama, J. i. (2006). Effect of image orientation on the eye direction aftereffect. *Psychological Research*, 70(5), 367–374.
- Seyama, J. i., & Nagayama, R. (2006). Eye direction aftereffect. *Psychological Research*, 70(1), 59–67.
- Shepherd, S. V., Klein, J. T., Deaner, R. O., & Platt, M. L. (2009). Mirroring of attention by neurons in macaque parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9489–9494.
- Tipper, C. M., Handy, T. C., Giesbrecht, B., & Kingstone, A. F. (2005). Brain responses to biological relevance. *Journal of Cognitive Neuroscience*.
- Tipples, J. (2002). Eye gaze is not unique: Automatic orienting in response to uninformative arrows. [Article]. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9(2), 314–318.
- Vecera, S. P., & Rizzo, M. (2004). What are you looking at?: Impaired 'social attention' following frontal-lobe damage. *Neuropsychologia*, 42(12), 1657–1665.
- von dem Hagen, E., Nummenmaa, L., Yu, R., Engell, A., Ewbank, M., & Calder, A. J. (in press). Autism Spectrum traits in the typical population predict structure and function in the posterior superior temporal sulcus. *Cerebral Cortex*.
- Wachsmuth, E., Oram, M. W., & Perrett, D. I. (1994). Recognition of objects and their component parts: responses of single units in the temporal cortex of the macaque. *Cereb. Cortex*, 4(5), 509–522.
- Wicker, B., Michel, F., Henaff, M. A., & Decety, J. (1998). Brain regions involved in the perception of gaze: A PET study. *Neuroimage*, 8(2), 221–227.
- Williams, J. H. G., Waiter, G. D., Perra, O., Perrett, D. I., & Whiten, A. (2005). An fMRI study of joint attention experience. *NeuroImage*, 25(1), 133–140.
- Winston, J. S., Henson, R. N. A., Fine-Goulden, M. R., & Dolan, R. J. (2004). fMRI-adaptation reveals dissociable neural representations of identity and expression in face perception. *Journal of Neurophysiology*, 92, 1830–1839.
- Zilbovicius, M., Meresse, I., Chabane, N., Brunelle, F., Samson, Y., & Boddaert, N. (2006). Autism, the superior temporal sulcus and social perception. *Trends in Neurosciences*, 29(7), 359–366.