

Tunteiden luokittelu aivojen aktivaatiosta ja konnektiviteetista

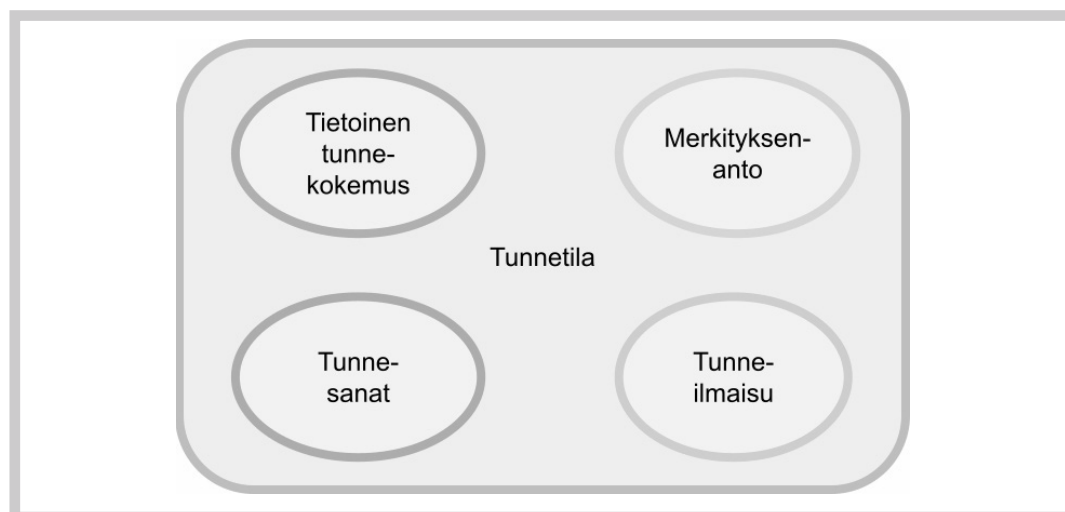
Tunteilla on tärkeä merkitys osana sosiaalista kanssakäymistä ja jokapäiväistä elämäämme. Meillä kaikilla lienee oma arkikielen käsityksemme siitä, mitä tunne sekä erilaiset tunnesanat kuten pelko, viha, rakkaus ja ilo tarkoittavat.

Tunteilla on kuitenkin tärkeä biologinen merkityksensä, jota emme arkielämässä välttämättä tule ajatelleeksi. Tunteiden biologinen merkitys on mahdollistaa selviytymisemme ohjaamalla mielen ja kehon toimintaa vastaamaan ympäristön jatkuvasti vaihtuviin haasteisiin (LeDoux, 2012; Levenson, 2003). Ne valikoivat kunkin tilanteen kannalta olennaisen aistitiedon ja säätelevät aivojen rajallisen prosessointikapasiteetin suuntaamista kullakin hetkellä eloonjäämisen kannalta tärkeimpään tehtävään (Anderson & Adolphs, 2014; Lang, 1995).

Esimerkiksi kun havaitsemme ympäristössä uhkaavan vaaran, virittyvät kaikki aistimme havainnoimaan tämän. Lihakset jännittyvät ja valmistautuvat toimintaan. Toisaalta tilanteessa, jossa olemme rentoutuneita eikä välitöntä vaaraa eloonjäämisellemme ole, vapautuu resursseja ympäristön tutkimiseen ja esimerkiksi oppimiseen.

Sanaa 'tunne' sekä erilaisia tunnetiloja kuvaavia sanoja käytetään arkikielessä laajasti. Juuri tästä syystä tunnetutkimuksen kentällä tunteen määrittely on myös aiheuttanut päänvaivaa (esim. LeDoux, 2012): miten voimme käyttää näin yleisesti arkikielessä esiintyviä käsitteitä objektiivisen tutkimuksen kohteena ilman, että oma arkikäsityksemme ohjailee tutkimusta?

Tunnetutkimuksen kentällä tunne määritellään yleensä melko lyhytkestoisena keskusher-



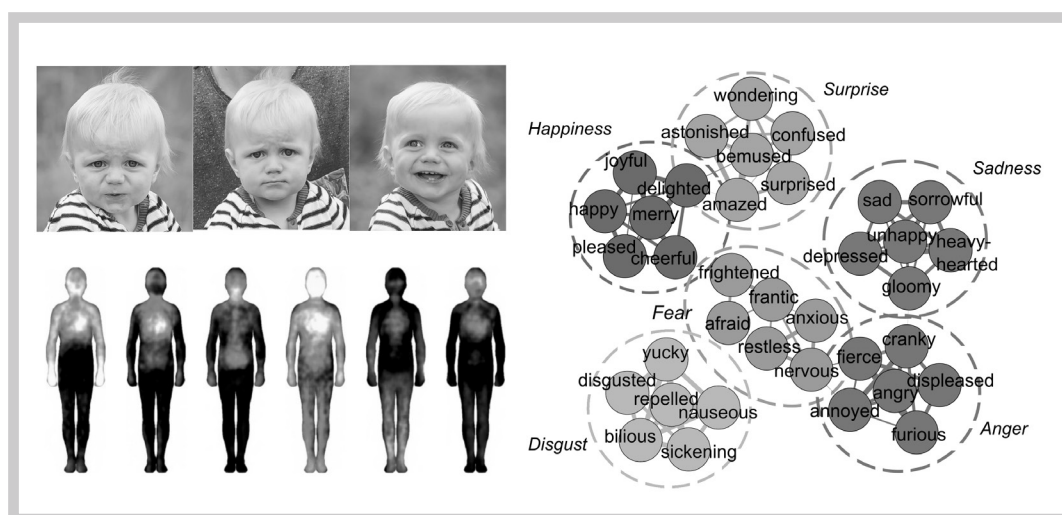
KUVIO 1.

moston tilana, jonka aiheuttaa jokin sisäinen muisto tai ulkoinen ympäristön ärsyke ja joka säätelee joukkoa monimutkaisia muutoksia esimerkiksi käyttäytymisessä, ajattelussa ja kehossa (Kuvio 1; Adolphs, 2017; Damasio, 1999; Scherer, 2005). Kun puhun tunnetilasta, tarkoitan siis keskushermoston senhetkistä tilaa. Tässä viitekehyksessä yksittäisiä tunteita kuvaavia tunnesanoja käytetään kuvaamaan tietoisesti koettu osa tunnetilaamme. Se puolestaan muodostuu joko sisäisen tai ulkoisen ympäristömme tilasta, jolle olemme antaneet merkityksen. Tunnetila välittyy toisille tunneilmaisun kuten kasvonilmeiden, äänenpainojen tai eleiden kautta.

Kiinnostus tunteiden biologiaa kohtaan virisi jo 1800-luvulla, kun Darwin vertaili eri eläinlajien ja ihmisten tunteiden ilmaisua. Hän havaitsi, että tiettyihin tunteisiin, kuten vihaan, liittyy sekä ihmisillä että eri eläinlajeilla samantyyppisiä kasvonilmeitä. Samoihin aikoihin kiinnostus aivoja kohtaan alkoi kasvaa: vähitellen alettiin ymmärtää, että ihmismielen ohjailusta vastaavat erityisesti aivot. Aivotutkimusmenetelmien kehitys kiihtyi 1900-luvun loppua kohden, ja erityisesti aivojen toiminnallisen magneettikuvauksen käyttöönotto 1990-luvun alussa käynnisti toden teolla tunteiden aivomekanismien tutkimisen terveillä henkilöillä.

Mihin tunteiden aivotutkimusta sitten tarvitaan? Moniin mielen sairauksiin sekä vaikkapa muistisairauksiin liittyy myös tunne-elämän häiriöitä. Näillä on vaikutuksia paitsi yksilöiden omaan elämään, myös heidän lähipiiriinsä ja koko yhteiskuntaan. Eri tunteiden aivomekanismien parempi ymmärtäminen voi tällöin auttaa hoidon suunnittelemisessa ja oikeanlaisessa kohdentamisessa.

Olen myös väitöstutkimukseni aikana iloisena seurannut, kuinka Suomessakin on herätty puhumaan tunteista ja niiden merkityksestä toimintaamme. Lueimme kirjoja, joiden perusteella pyrimme ymmärtämään omia tunteitamme ja niiden taustaa. Keskustelemme tunnekasvatuksen merkityksestä esimerkiksi varhaiskasvatuksessa ja koulussa. Tutkimalla tunteita ja niiden aivomekanismeja on mahdollista lisätä ymmärrystä tunteista ja niiden aiheuttamista muutoksista niin aivoissa, kehossa kuin toiminnassamme. Parempi käsitys tunnereaktion synnystä ja sen vaikutuksista mielessä ja kehossa voi auttaa kehittämään omaa tunnesäätelyä vaikkapa auttamalla ymmärtämään tunteiden perustavanlaatuisia biologista roolia. Tämä samainen tunne-mekanismien ymmärrys voi auttaa meitä myös sosiaalisessa vuorovaikutuksessa: käsitys toisten ihmisten tunteista ja niiden taustalla vaikutta-



KUVIO 2. Kehokartat: Nummenmaa, Glerean, Hari & Hietanen, 2014. Kokemuskartat: Saarimäki ym., 2016.

vista tekijöistä parantaa keskinäistä ymmärrystämme ja lisää empatiaa.

Tunteita voidaan tunnistaa ja erotella esimerkiksi kasvonilmeiden, kehon tuntemusten ja yksilöllisten kokemusten perusteella (Kuvio 2; Nummenmaa & Saarimäki, 2019). Toistaiseksi kuitenkin ei tiedetä, onko eri tunteilla myös niin erilainen aivoperusta, että tunteita voitaisiin erotella toisistaan pelkän aivojen toiminnan pohjalta.

Eri tunteiden aivomekanismien erillisuus on ollut tunnetutkimuksessa pitkällisen kiistan kohteena. Niin kutsuttujen perusemootioteorioiden mukaan on olemassa joukko perustunteita, jotka ovat ainakin osittain biologisesti määräytyneitä (Ekman & Cordaro, 2011; Tracy & Randles, 2011). Perustunteiden tarkka lukumäärä hieman vaihtelee määrittelijästä riippuen, mutta yleensä niitä on noin kuusi: ilo, suru, pelko, viha, inho ja hämmästyminen. Perustunteiden väitetään usein esiintyvän kaikissa kulttuureissa sekä myös eri eläinlajeilla, ja niille voidaan määritellä esimerkiksi omat tyypilliset kasvonilmeensä, fysiologiset reaktionsa ja subjektiiviset kokemuksensa. Nämä tunteet ovat kehittyneet evoluutiossa varmistamaan eloonjäämisemme erilaisissa ympäristöissä, ja tämän takia niille todennäköisesti on kehittynyt omat erilliset aivomekanisminsa (Damasio, 1999; Ekman, 1999; Panksepp, 1982).

Toisaalta perustunteet eivät kata koko tunne-elämäämme vaan voidaan nimetä lukematon joukko muitakin eri tunnetiloja. Muita tunne-luokituksia ovat esimerkiksi sosiaaliset tunteet, kuten rakkaus, syyllisyys, häpeä, ylpeys, kiitollisuus ja paheksunta, joiden ajatellaan liittyvän erityisesti sosiaalisiin tilanteisiin ja toisiin ihmisiin. Perustunteisiin verrattuna nämä sosiaaliset tunteet vaativat enemmän sosiaalisen ympäristön ja muiden ihmisten mielen tilojen prosessointia (Adolphs, 2002; Damasio, 1999).

Perusemootioteorioiden mukaan siis ainakin perustunteilla on myös omat, erilliset aivomekanisminsa. Perusemootioteorioita kohtaan on esitetty voimakastakin kritiikkiä. Viime vuosina äänekkäimmät vastalauseet ovat tulleet niin kutsuttujen konstruktivistien taholta. Konstruktivististen emootioteorioiden mukaan kaikki tunnetilat aiheutuvat samojen aivomekanismien aktivoitumisesta (esim. Barrett, 2006). Nämä mekanismit eivät ole välttämättä pelkkien tunteiden

prosessointiin erikoistuneita, vaan ne liittyvät muuhunkin kognitioon. Synnynnäisiä tunteita ei ainakaan joidenkin konstruktivistien mukaan ole, vaan tunteet opitaan sosiaalisessa vuorovaikutuksessa. Konstruktivististen teorioiden mukaan emme siis voisi erottaa erillisiä aivomekanismeja eri tunteille.

Tunteet asettavat hermostollista taustaansa kartoittavalle aivotutkimukselle omat menetelmälliset haasteensa. Tunteet syntyvät nopeasti mutta voivat kestää minuuttejakin. Ne muokkaavat koko aivojen toimintaa, myös syvimpien alueiden, joiden aktivaatioon emme kaikilla aivokuvantamismenetelmillä pääse käsiksi. Lisäksi tunteita voi olla haastavaa tuottaa rajoitetuissa laboratorio-olosuhteissa.

Nämä rajoitukset huomioiden käytetyimmäksi menetelmäksi on muodostunut toiminnallinen magneettikuvaus eli fMRI. Se mittaa muutoksia veren happipitoisuuksissa ja toimii siten aivotoinnin epäsuorana mittarina. fMRI:n toiminta perustuu oletukseen siitä, että hermosolujen aktivoituminen edellyttää suurempaa verenvirtausta näille aktiivisille alueille, jolloin myös hapekkaan veren osuus aktivoituneilla aivoalueilla kasvaa (Logothetis, 2008). Koska hapekkaalla ja ei-hapekkaalla verellä – tai oikeammin hemoglobiinilla – on erilaiset magneettiset ominaisuudet, magneettikuvantamisella voidaan mitata, mitkä aivoalueet ovat aktiivisia (Ogawa, Lee, Kay & Tank, 1990).

fMRI-mittauksen aikana osallistuja makaa mahdollisimman liikkumatta kapeassa putkessa. Tämä asettaa omat rajoituksensa sille, kuinka luonnollisia tunteita voimme tutkia. Voimme kuitenkin esittää esimerkiksi ääni- ja videoärsykeitä. Niin kutsutut luonnollisenkaltaiset ärsykkeet ovat yleistyneet aivokuvantamistutkimuksissa uusien laskennallisten analyysimenetelmien kehittymisen myötä (Hasson, Nir, Levy, Fuhrmann & Malach, 2004; Jääskeläinen ym., 2008). Voimme esittää osallistujille esimerkiksi elokuvia tai tarinoita. Aiemmat tutkimukset ovat osoittaneet, että esimerkiksi juuri elokuvaan ja tarinoiden eläytyminen saa osallistujissa aikaan voimakkaita tunnekokemuksia. Vaikutusta voidaan vahvistaa ohjeistamalla osallistujaa eläytymään tilanteeseen.

Aiemmista tutkimuksista on saatu ristiriitais-ta tietoa eri tunnetilojen aivomekanismien eroista

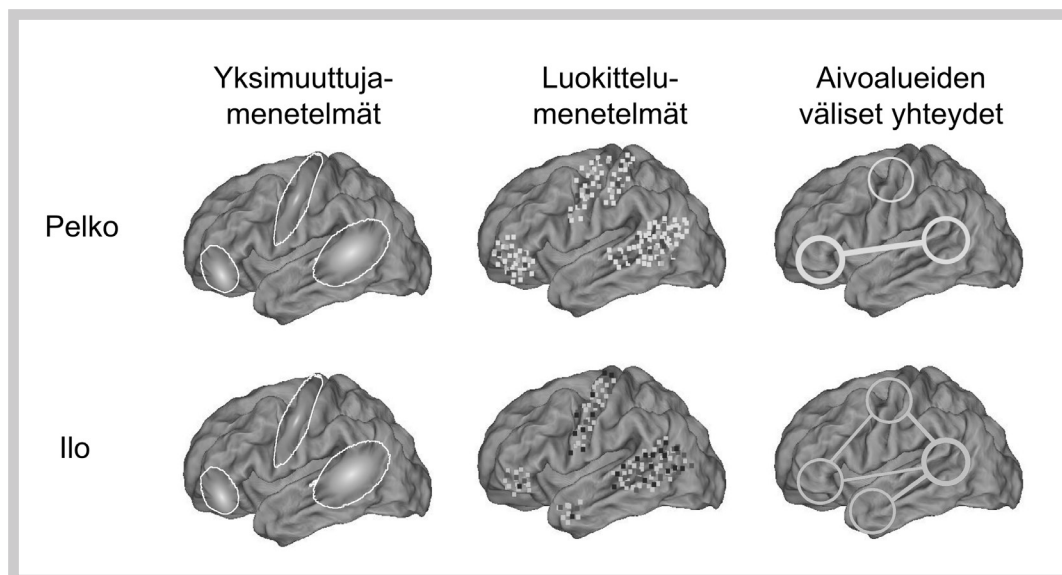
(esim. Lindquist, Wager, Kober, Bliss-Moreau & Barrett, 2012; Vytal & Hamann, 2010). Tämä voi toki johtua siitä, että eri tunteilla ei ole erillistä aivoperustaa, mutta toisaalta erojen puute voi johtua aiempiin tutkimuksiin liittyneistä rajoituksista. Ensinnäkin, yhdessä tutkimuksessa on yleensä keskitytty vain kahteen tai korkeintaan kolmeen tunteeseen. Toiseksi, perinteisesti tunteiden fMRI-tutkimuksessa käytetyt menetelmät eivät voi erotella päällekkäisille alueille paikantuvia tunteita, eivätkä ne huomioi eri aivoalueiden välisiä yhteyksiä ja niiden muutoksia eri tunnetiloissa.

Perinteisesti fMRI-tutkimuksissa on käytetty niin kutsuttuja yksimuuttujamenetelmiä (Kuvio 3), joilla lasketaan kullekin vokselille tilastollinen todennäköisyys sille, että se aktivoituu esimerkiksi tietyn tunnetilan aikana. Vokseli on fMRI-tutkimuksessa käytetty nimitys kolmiulotteisesta pikselistä, joka kuvaa tietyn, muutaman kuutiomillimetrin kokoisen kohdan aivoista. Olennaista on, että tässä huomioidaan kuitenkin vain kukin vokseli erikseen ja että lopputuloksena saatavissa aivokartoissa aktivaatiot esimerkiksi kahden eri tunnetilan välillä saattavat näyttää hyvin samantaisilta.

Väitöskirjatutkimukseni alkaessa niin kutsuttujen koneoppimismenetelmien avulla oli osoi-

tettu, että aivojen aktivaatiosta voidaan suoraan luokitella esimerkiksi mihin kategoriaan kuuluvia kuvia, kuten taloja tai autoja, henkilö katselee tai jopa kuvittelee, tai mitä sanakategorioita henkilö ajattelee (Haxby ym., 2001; Mitchell ym., 2008). Väitöskirjatyöni lähtökohtana oli ajatus siitä, että koska myös tunteet muodostavat kategorioita kokemuksen tasolla, pystymme mahdollisesti luokittelemaan tunteita myös suoraan aivojen toiminnasta. Voidaan olettaa, että jos eri tunteiden taustalla vaikuttavat erilliset aivomekanismit, tunteita voidaan luokitella koneoppimismenetelmin. Koska luokittelualgoritmi huomioi sekä hienojakoisia eroja saman alueen sisällä että useiden alueiden vokselien yhteisvaikutuksen, voimme tällä menetelmällä selvittää, vaikuttavatko eri tunteiden taustalla kuitenkin erilliset mekanismit, vaikka keskimääräinen aktivaatio näyttäisi samalta.

Lisäksi koska aiempien tutkimusten perusteella tiedetään, että tunnetila vaikuttaa laajasti aivojen eri osiin ja että aivot toimivat eri alueiden muodostamana verkostona (esim. Kober ym., 2008), on myös mahdollista, että tunnetila muokkaa aivoalueiden välisiä yhteyksiä. Näitä muutoksia eri tunnetiloissa ei kuitenkaan ole juurikaan aiemmin tutkittu.



KUVIO 3.

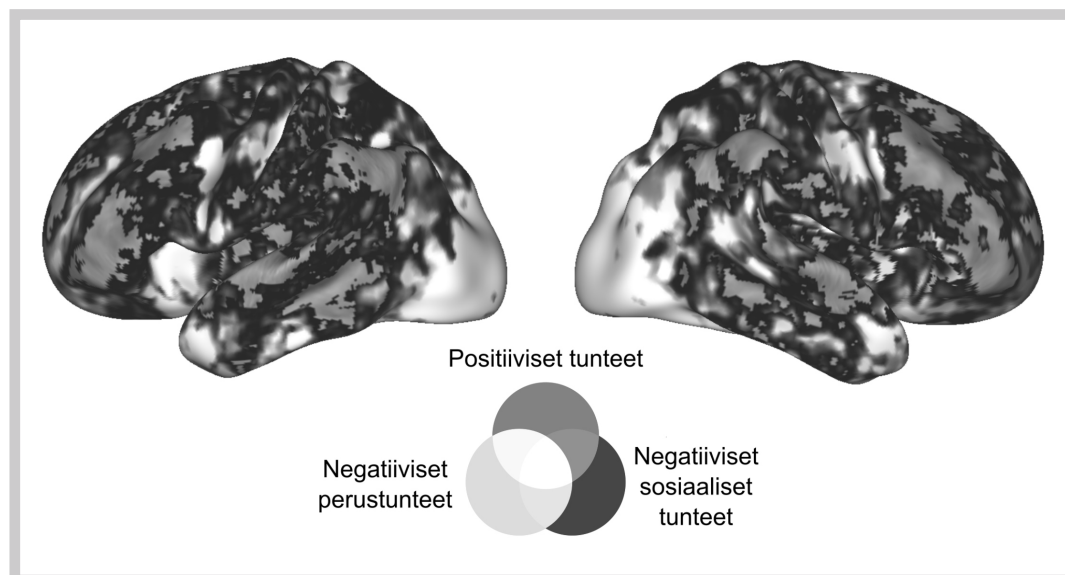
Yksi avoin kysymys tunteiden aivotutkimuksessa on myös, miten tietoinen tunnekokemus syntyy. Jos aivojemme tila viittaa pelkoon, miten osaamme tietoisesti tunnistaa tämän juuri peloksi? Tietoisesta tunnekokemuksesta on todennäköisesti hyötyä oman toiminnan säätelyssä (Damasio, Everitt & Bishop, 1996). Tätä tietoisesta tunnekokemuksen ja tunteiden aivomekanismin yhteyttä ei ole juurikaan tutkittu. Kokemuksen tasolla tietyt tunteet, kuten vaikkapa ilo ja rakkaus, tuntuvat usein samankaltaisemmilta kuin esimerkiksi ilo ja pelko. Yksi mahdollinen tapa tutkia tietoista tunnekokemusta onkin vertailla, onko samankaltaisina koetuilla tunteilla myös keskenään samankaltaisempi aivoperusta.

Väitöskirjassa tutkittiin eri tunnetilojen vaikutuksia aivojen toimintaan ja eri aivoalueiden välisiin yhteyksiin. Väitöskirjan viisi osajulkaisua vastasivat näihin neljään tutkimuskysymykseen: 1) Onko eri tunteilla – perus- ja sosiaaliset tunteet huomioiden – toisistaan erillinen aivoperusta? 2) Miten eri tunteet näkyvät aivoissa? 3) Miten eri tunteet muokkaavat aivoalueiden välisiä yhteyksiä? 4) Ovatko samankaltaisimmiksi koetut tunteet myös aivomekanismeiltaan samankaltaisimpia? Väitöskirjan osatutkimuksissa mitattiin elokuvien, tarinoiden ja hen-

kilökohtaisten muistojen herättämien tunnetilojen vaikutuksia aivojen toimintaan ja eri aivoalueiden välisiin yhteyksiin yhdistämällä koneoppimismenetelmiä aivojen toiminnalliseen magneettikuvaukseen.

Väitöskirjatyössäni tunteiden aivomekanismin erillisyyttä tutkittiin tunnetutkimuksen saralla uusien menetelmin. Osatutkimuksissa tutkimme laajaa joukkoa eri tunteita: käytettyjä perus- ja sosiaalisia tunteita oli tutkimuksessa yhteensä 14 erilaista. Aivokuvantamistieteen analyysissa käytettiin erityisesti koneoppimisesta tuttuja luokittelualgoritmeja sekä aivoalueiden välisten yhteyksien kartoitusta.

Tulokset osoittivat, että eri tunnetiloille voidaan eritellä omat aivomekanisminsa (Kuvio 4). Nämä näkyvät sekä tunnekohtaisina aktivaatioina eri alueilla että eri aivoalueiden välisissä yhteyksissä. Tunteiden toisistaan erillinen aivoperusta yleistyy henkilöstä toiseen, eli etenkin perustunteiden osalta aivomme aktivoituvat samalla tavoin. Toisaalta taas aivomekanismit ovat samankaltaisia riippumatta siitä, miten tunnetila saadaan aikaan – elokuvia katselemalla tai omiin muistoihin eläytymällä. Tunteiden taustalla voidaan tunnistaa aktivaatiota esimerkiksi toimintaamme säätelävillä motorisilla alueilla, aistialueilla, kuten



KUVIO 4.

tunto-, näkö- ja kuuloaivokuorella, syvällä aivoissa sijaitsevilla subkortikaalisilla alueilla sekä aivojen keskilinjassa, jossa käsitellään muun muassa omaan itseen liittyvää tietoa.

Lisäksi aivojen aktivaatioiden vertailu samantyyppisiksi koettujen tunteiden välillä osoitti, että mitä samankaltaisemmaksi kaksi tunnetta koetaan, sitä samankaltaisempi aivotoiminta niihin liittyy. Vaikka suurin osa tunteista liittyy päällekkäisten aivoalueiden hienojakoisiin eroihin, tunteita voidaan ryhmitellä pelkän aivotoiminnan perusteella Kuvion 4 mukaisesti. Positiiviset tunteet, kuten ilo, kiitollisuus, rakkaus, ylpeys ja haikeus, aktivoivat tiettyjä alueita erityisesti aivojen etuosassa. Negatiiviset perustunteet, kuten pelko, suru ja inho, liittyivät erityisesti subkortikaalisten alueiden ja tuntoaivokuoren aktivaatioon. Negatiivisilla sosiaalisissa tunteilla, kuten paheksunnalla, vihalla ja syyllisyydellä, oli taipumus aktivoida muita enemmän motorista ja sosiaalista tietoa käsitteleviä alueita. Tunteiden erillisyyden havaittiin ilmenevän eri osa-alueilla, kuten kasvonilmeissä, kehon tuntemuksissa, tunnesisällön arvioinnissa, yksilöllisessä tunnekokemuksessa sekä aivomekanismeissa.

Yhteenvetona voidaankin todeta, että eri tunteisiin liittyy kullekin tunteelle tyypillinen aivoalueiden toiminta ja näiden alueiden väliset yhteydet. Tunteet muokkaavat koko aivojen toimintaa ja eri aivoalueiden välisiä yhteyksiä ja vaikuttavat sitä kautta kaikkeen kehomme ja mieleemme toimintaan.

Väitöskirjan tulokset valottavat erilaisten tunteiden aivomekanismeja sekä niiden yhteyksiä tietoisiin tunnekokemuksiimme. Ne lisäävät ymmärrystämme eri tunteiden merkityksestä ja taustasta sekä niiden vaikutuksesta kehoomme ja mieleemme. Tietoa voidaan hyödyntää myös erilaisten tunne-elämän häiriöiden hoidossa.

Mitä aivoissa sitten tapahtuu eri tunteiden seurauksena? Kun tunnetila aktivoituu, joukko automaattisia muutoksia tapahtuu sekunnin murto-osassa: muutokset kasvojen ilmeissä ja äänessä, motorisessa toiminnassa, autonomisessa hermostossa kuten sydämensykkeessä ja hengityksessä sekä muissa kehon toiminnoissa, käyttäytymistä säätelevissä järjestelmissä, muistojen ja odotusten aktivoitumisessa sekä tulkinnessa omasta ja ympäristön tilanteesta. Samalla näitä kaikkia mieleemme ja kehomme eri osa-alueita käsittelevät aivomekanismit aktivoituvat kullekin tunteelle tyypillisellä tavalla, jolloin tunnetilan vaikutukset näkyvät muutoksina koko aivojen tilassa.

Toisaalta taas voimme olettaa, että näiden kaikkien eri osatoimintojen aktivoituminen yhdessä tuottaa koetun tunnetilamme. Näin ollen väitöskirjassani ehdotetaan, että tunteet voidaan parhaiten ymmärtää eri aivoalueiden muodostaman verkoston yhteistoimintana.

Tunnetutkimuksen alalla väitöskirjatutkimus vastaa erittäin ajankohtaiseen kiistaan tunnetilojen erillisyydestä aivoissa. Tutkimukset osoittavat, että sekä perusemootiot teoriat että konstruktivistiset teoriat ovat osittain oikeassa. Ne eivät myöskään ole toisensa poissulkevia. Ainakin perustunteilla – mutta myös muilla tunteilla – on toisistaan erillinen aivoperustansa, kuten perusemootiot teoriat ehdottavat. Tunteet kuitenkin aktivoivat pitkälti samoja aivoalueita, jotka liittyvät muihin kognition osa-alueisiin, kuten konstruktivistiset teoriat ehdottavat: tunnetila syntyy esimerkiksi aistialueiden, motoristen alueiden, muistijärjestelmien ja monien muiden alueiden tunnekohtaisista aktivaatioista, jotka yhdessä tulkitaan tunteeksi. Tunne voidaan siis helpoiten määritellä koko aivojen hetkellisenä tilana, joka syntyy eri aivoalueiden yhteisaktivaation summana.

Heini Saarimäen kognitiivisen neurotieteen väitöskirja "Decoding emotions from brain activity and connectivity patterns" tarkastettiin Aalto-yliopistossa 16.2.2018. Vastaväittäjänä toimi Christian Keysers (Netherlands Institute for Neuroscience) ja kustoksena Mikko Sams (Aalto-yliopisto).

Lähteet

- Adolphs, R. (2002). Recognizing emotion from facial expressions: Psychological and neurological mechanisms. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 1, 21–62.
- Adolphs, R. (2017). How should neuroscience study emotions? By distinguishing emotion states, concepts, and experiences. *Soc Cogn Affect Neur*, 12, 24–31.
- Anderson, D. J. & Adolphs, R. (2014). A framework for studying emotions across species. *Cell*, 157, 187–200.
- Barrett, L. F. (2006). Are emotions natural kinds? *Perspect Psychol Sci*, 1, 28–58.
- Damasio, A. R. (1999). *The feeling of what happens: Body and emotion in the making of consciousness*. New York: Harcourt Brace.
- Damasio, A. R., Everitt, B. J. & Bishop, D. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos T Roy Soc B*, 351, 1413–1420.
- Ekman, P. (1999). Facial expressions. Teoksessa T. Dalgleish & M. Power (toim.), *Handbook of cognition and emotion* (s. 301–320). New York: John Wiley & Sons Ltd.
- Ekman, P. & Cordaro, D. (2011). What is meant by calling emotions basic. *Emot Rev*, 3, 364–370.
- Hasson, U., Nir, Y., Levy, I., Fuhrmann, G. & Malach, R. (2004). Intersubject synchronization of cortical activity during natural vision. *Science*, 303, 1634–1640.
- Haxby, J. V., Guntupalli, J. S., Connolly, A. C., Halchenko, Y. O., Conroy, B. R., Gobbini, M. I., ... & Ramadge, P. J. (2011). A common, high-dimensional model of the representational space in human ventral temporal cortex. *Neuron*, 72, 404–416.
- Jääskeläinen, I. P., Koskentalo, K., Balk, M. H., Autti, T., Kauramäki, J., Pomren, C. & Sams, M. (2008). Inter-subject synchronization of prefrontal cortex hemodynamic activity during natural viewing. *Open Neuroim J*, 2, 14–19.
- Kober, H., Barrett, L. F., Joseph, J., Bliss-Moreau, E., Lindquist, K. & Wager, T. D. (2008). Functional grouping and cortical-subcortical interactions in emotion: A meta-analysis of neuroimaging studies. *Neuroimage*, 42, 998–1031.
- Lang, P. J. (1995). The emotion probe – Studies of motivation and attention. *Am Psychol*, 50, 372–385.
- LeDoux, J. (2012). Rethinking the emotional brain. *Neuron*, 73, 653–676.
- Levenson, R. W. (2003). Blood, sweat, and fears – The autonomic architecture of emotion. Teoksessa P. Ekman, J. J. Campos, R. J. Davidson & F. B. M. DeWaal (toim.), *Emotions inside out: 130 years after Darwin's The expression of emotions in man and animals* (2. painos, 348–366). New York: New York Acad Sciences.
- Lindquist, K. A., Wager, T. D., Kober, H., Bliss-Moreau, E. & Barrett, L. F. (2012). The brain basis of emotion: A meta-analytic review. *Behav Brain Sci*, 35, 121–143.
- Logothetis, N. K. (2008). What we can do and what we cannot do with fMRI. *Nature*, 453, 869–879.
- Mitchell, T. M., Shinkareva, S. V., Carlson, A., Chang, K. M., Malave, V. L., Mason, R. A. & Just, M. A. (2008). Predicting human brain activity associated with the meanings of nouns. *Science*, 320, 1191–1195.
- Nummenmaa, L., Glerean, E., Hari, R. & Hietanen, J. (2014). Bodily maps of emotions. *Proc Natl Acad Sci*, 111, 646–651.
- Nummenmaa, L. & Saarimäki, H. (2019). Emotions as discrete patterns of systemic activity. *Neurosci Lett*, 693, 3–8.
- Ogawa, S., Lee, T. M., Kay, A. R. & Tank, D. W. (1990). Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *P Natl Acad Sci USA*, 87, 9868–9872.
- Panksepp, J. (1982). Toward a general psychobiological theory of emotions. *Behav Brain Sci*, 5, 407–422.
- Panksepp, J. & Watt, D. (2011). What is basic about basic emotions? Lasting lessons from affective neuroscience. *Emot Rev*, 3, 387–396.
- Saarimäki, H., Gotsopoulos, A., Jääskeläinen, I. P., Lampinen, J., Vuilleumier, P., Hari, R., ... & Nummenmaa, L. (2016). Discrete neural signatures of basic emotions. *Cereb Cortex*, 26, 2563–2573.
- Scherer, K. R. (2005). What are emotions? And how can they be measured? *Social Science Information*, 44, 695–729.
- Tracy, J. L. & Randles, D. (2011). Four models of basic emotions: A review of Ekman and Cordaro, Izard, Levenson, and Panksepp and Watt. *Emotion Review*, 3, 397–405.
- Vytal, K. & Hamann, S. (2010). Neuroimaging support for discrete neural correlates of basic emotions: A voxel-based meta-analysis. *J Cogn Neurosci*, 22, 2864–2885.