

Riitta Hari

Puuttuuko tiedonmurusia vai koko tukiranka?

Tiedämmekö miten ihmisaivot toimivat?

Kokeelliset aivotutkimustulokset lisääntyvät nopeammin kuin ymmärryksemme siitä, miten ihmisaivot toimivat. Pirstaleisen detaljitiedon rungoksi tarvitaan sen vuoksi aivotoiminnan yleisperiaatteita. Käsittelen tässä artikkelissa aivojen toimintaa käyttäytymisen tasolla, jolloin tärkeitä toimintaperiaatteita ovat muun muassa aivojen ja luonnollisen ympäristön välinen suhde, ajallisen tiedonkäsittelyn vaatimukset ja rajoitteet sekä sosiaalisen vuorovaikutuksen keskeisyys aivotoimintojen muovaautumisessa ja ylläpidossa. Aistimisen ja motoriikan kannalta tärkeimmät aikaikkunat ulottuvat millisekunneista sekunteihin.

Ihmisaivoissa on noin 86 miljardia hermosolua ja saman verran tukisoluja, joten ei ole ihme, että tämän keskusprosessorimme salaisuudet eivät ole vielä läheskään avautuneet (1). Neurotieteen alan tärkeimpään kokoukseen osallistuu vuosittain noin 25 000 tutkijaa, ja koko neurotiedeyhteisö tuottaa uusia tiedonmurusia kiihtyvällä vauhdilla. Kuitenkin aivojen toiminnan ymmärrys etenee kiusallisen hitaasti.

Jatkotutkimusten ryhdistämiseksi tarvitsemme teoreettisen kehikon, johon pirstaleinen aivotutkimustieto voidaan ankkuroida. Ei ole niinkään vaarallista, jos tämä kehikko on vielä puutteellinen tai liian yksinkertainen; vahingollisempaa on, jos minkäänlaista kehikkoa ei ole.

Esitän lukijan pohdittavaksi muutaman mahdollisen toimintaperiaatteen: aivojen ja luonnollisen ympäristön välisen suhteen evoluutiossa ja yksilön elinaikana, ajallisen tiedonkäsittelyn vaatimukset aivotoiminnoille ja rajoitukset käyttäytymiselle sekä sosiaalisen vuorovaikutuksen keskeisyyden aivotoiminnoissamme.

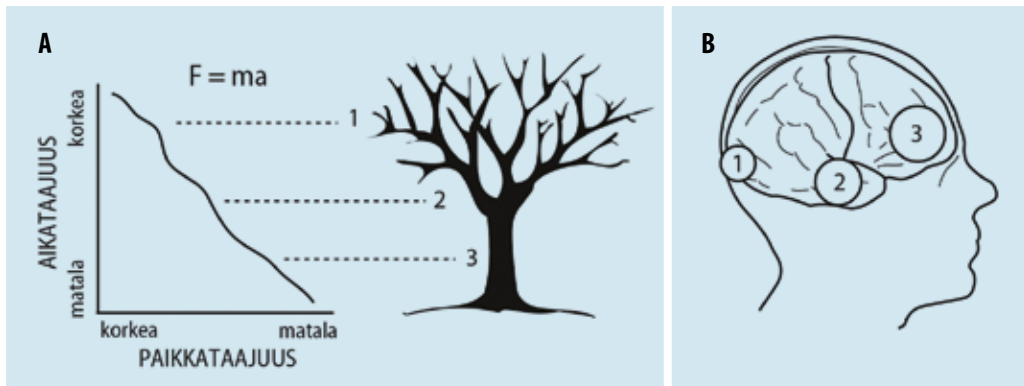
Ihmisaivojen toiminnan tärkein tulos on käyttäytyminen, jonka relevantit aikaskaalat aistimisen ja motoriikan kannalta ulottuvat millisekunneista sekunteihin (2). Käyttäytymistä

säätelevät myös monet hitaammat ilmiöt, kuten muisti ja mieliala, kukin omalla luonteenomaisella aikakäyttäytymisellään. Esimerkiksi suru voi kestää päiviä tai jopa vuosia, kun taas nälkä ensin syntyy ja sitten päättyy äkisti jopa useita kertoja vuorokaudessa.

Ympäristö muovaa meitä ja me ympäristöämme

Theodosius Dobzhansky (1900–1975) mukaan biologia on ymmärrettävissä vain evoluution valossa. Evoluution aikana ympäristö on jättänyt jälkensä aivojen rakenteeseen ja toimintaan. Selkein esimerkki tästä on maapallon pyörimisajan muovaama uni-valverytmi, mutta muutkin ympäristön säännönmukaisuudet näkyvät aivoissamme, vaikka niitä harvemmin pohditaan.

Ajatellaanpa esimerkiksi Newtonin toista mekaniikan lakia, jonka mukaan voima on massan ja kiihtyvyyden tulo ($F = ma$). Tämä tarkoittaa sitä, että tuuli saa pienet oksat liikkumaan nopeammin kuin suuret puunrungot, joten korkeat aikataajuudet (nopeat liikkeet) ja korkeat paikkataajuudet (pienet ulottuvuudet) ovat luonnossa toisiinsa tiukasti kytköksissä (KUVA 1 A) (3). Nämä ympäristön säännönmu-



KUVA 1. A) Mekaniikan toisen peruslain ($F = ma$) mukaiset tuulen vaikutukset puuhun ja sen oksiin (F = voima, m = massa ja a = kiihtyvyys). Aika- ja paikkataajuuksien riippuvuus on esitetty eri kohdissa puuta ohuista oksista paksuun runkoon (kohdat 1, 2 ja 3). B) Kaavamainen esitys visuaalisten reseptiivisten kenttien suurenemisesta primaariselta projektiotalueelta (kohta 1) hierarkiassa korkeammille prosessointialueille, jolloin samalla ajalliset taajuudet pienenevät. Kohdat 1–3 vastaavat A-osion vastaavia kohtia (3).

kaisuudet ovat johtaneet ajallisten ja paikallisten skaalojen järjestykseen ja kytköksiin myös kyseisessä ympäristössä kehittyneissä aivoissa: mitä lähempänä primaarista aistinaivokuorta ollaan, sitä pienempiin objekteihin ja nopeampiin muutoksiin aivoalue reagoi (KUVA 1 B) (2–5).

Aistiva ja liikkuva on elossa

Yksilön hengissä säilymisen ensisijainen vaatimus on homeostaasin (lämpötila, pH, metabolinen tasapaino) ylläpito. Kemoreseptio tuntoaistin alkeellisena ja interoseptiksi kehittyneenä muotona tuottaa keskeistä informaatiota, johon alkeellinenkin eliö voi reagoida etenemällä kohti ravintoa tai pakenemalla vahingollista ympäristöä (6).

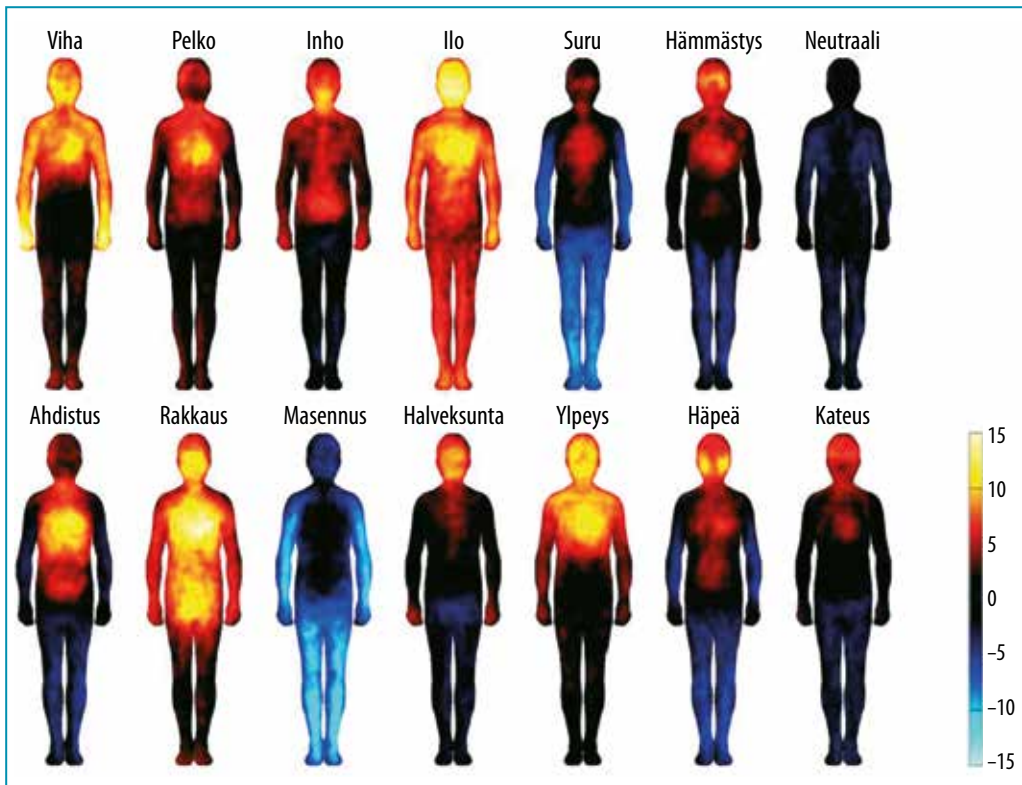
Liikkuva eliö on elossa. Motoriikka on niin keskeinen toiminto, että todennäköisesti vain itsestään liikkuville eliöille on kehittynyt mieli, ei esimerkiksi reaktiivisesti liikkuville kasveille (7). Toisen ihmisen aikeista ja mielenisällöistäänkin saamme tietoa tarkkailemalla motoriikkaa ja sen tuotteita – liikkeitä, eleitä, katseen suuntaa ja puhetta (8). Motoriikan tärkeyttä tukee sekin, että pikkuaivojen koko suhteessa neokorteksiin on suurempi isoilla apinoilla ja ihmisillä kuin muilla kädellisillä, vaikka suurin ero näiden lajien välillä on kognitiivisissa kyvyissä (9). Ihminen toimii jatkuvassa vuorovaikutukses-

sa ympäristön kanssa kehonsa – siis aistien ja motoriikan – välityksellä. Yksinkertaisimmassa muodossaan tämä toimintasilmukka (action–perception loop) yhdistää liikkeen siitä odotettuun aistinpalauteeseen (10,11).

Monta kertaa toistettuna toimintasilmukka automatisoituu, mikä johtaa taitojen ja tapojen muodostumiseen sekä ajatteluun. William Jamesin (1842–1910) mukaan elävät olennot ovatkin tapakimppuja, joiden automatisoituneet käyttäytymisketjut pienet ärsykkeet liipaisevat ilman sen suurempaa ponnistelua. Rutiinit helpottavat ja yksinkertaistavat elämää, mutta automaattisuutensa vuoksi ne urauttavat käyttäytymistä. Niinpä lukemaan oppinut ei voi sammuttaa taitoaan vaan lukee valomainoksetkin öisellä kadulla, halusipa tai ei. Samoin voimme lukkiutua muihin havainto- ja toimintatapoihimme.

Toimintasilmukassa työkalut sulautuvat kehon osiksi, joiden ulottuvuudet tunnetaan sen enempää ajattelematta. Näin onnistuu lusikan, kävelykepin ja tennismailan käyttö. Vaatteetkin sulautuvat kehonkuvaan. Koko ympäristö, luonnonmukainen ja rakennettu, muokkaa aivoja ja mieltä koko ajan. Työkalujen, kalenterien, kellojen ja karttojen – muista ihmisistä puhumattakaan – tuki on erityisen tärkeää silloin, kun kognitio ja muisti ovat heikentyneet (11).

Toimintasilmukan kontekstissa on selvää, että pelkät aivot eivät ”ajattele”, ”havaitse”, tai



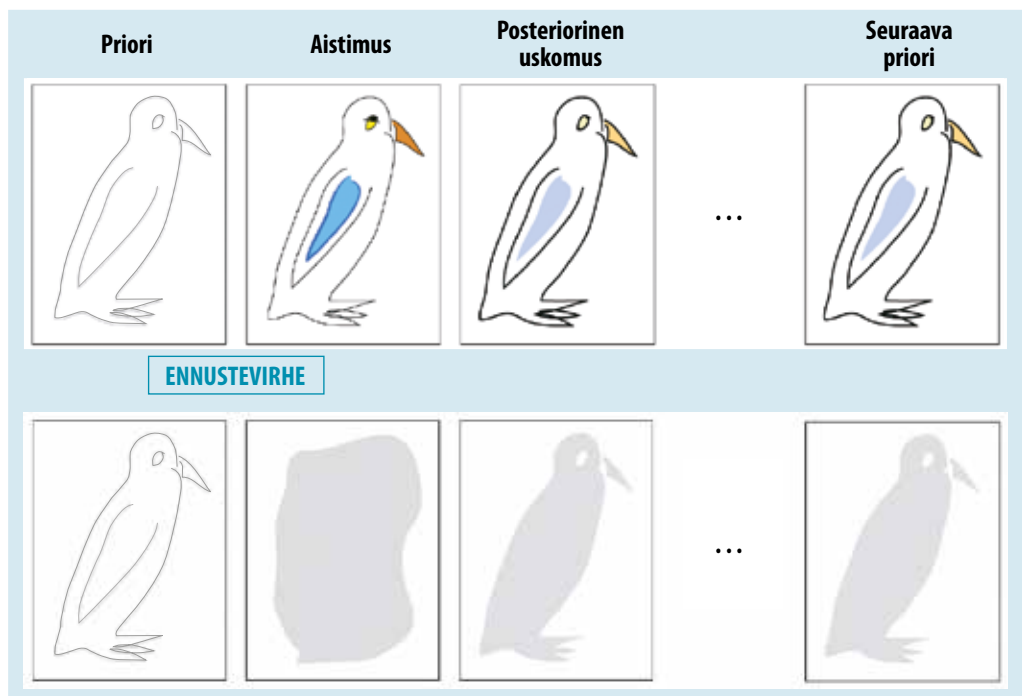
KUVA 2. Tunteiden kehokartat. Keholliset tuntemukset perustunteiden (yläriivi) ja sosiaalisten tunteiden (alariivi) yhteydessä. Kartat perustuvat verkkopohjaiseen tutkimukseen, jossa 773 koehenkilöä väritti kehokaavioita tuntemustensa mukaan. Lämpimät värit osoittavat alueita, joilla tutkittavat kokivat aktiivisuuden lisääntyvän, ja viileät värit alueita, joilla aktiivisuus tuntui vähenevän kunkin tunteen aikana. Väripylväs osoittaa tilastollisen merkitsevyyden (t-statistiikka) (12).

”halua”, sillä systeemin (tässä ihmisen ja ihmismielen) ominaisuutta ei voida antaa sen jollekin osalle (esimerkiksi aivoille tai taiteilijoiden kielenkäytössä usein käsillekin).

Ihminen toimii aina kehollisesti. Hyvä esimerkki ovat tunteet, joita ”kaiutetaan” kehossa. **KUVASSA 2** esitetään 773 henkilön itse raportoitamat keholliset tuntemukset 14 tunteen yhteydessä (12). Nämä todennäköisesti interoseptiivisen järjestelmän välittämät tuntemukset ovat selvästi erilaisia eri tunteiden yhteydessä, mutta hyvin samantapaisia suomalaisilla, ruotsalaisilla ja taiwanilaisilla (6,12). Tunteet eivät ole siis kehosta irrallisia mielen ja aivojen tiloja tai pelkkiä aivojen reaktioita ulkoisiin ärsykeisiin, vaan niihin liittyy aina kehon toiminnan muutoksia, joita aivot sekä liipaisevat että monitoroivat.

Hitailla aivoilla nopeita havaintoja ja toimintaa

Ihmisaivot ovat tietokoneisiin ja metallijohtimiin verrattuna harmillisen hitaita. Vaikka nopeampi tiedonsiirto lyhentäisi reaktioaikoja, pääkoppaan ei mahdu nykyistä paljoa enemmän paksuja, nopeasti johtavia säikeitä. Yksinkertaiset ärsykkeet saavuttavat aivokuoren kymmenissä millisekunneissa, ja nopeimmillaan reagoimme noin 200 millisekunnissa. Mutta miten voimme reagoida niin nopeasti polulla luikertelevaan käärmeseen tai aistia välittömästi suuren katedraalin tunnelman? Kuinka monta ärsykepiirrettä on sitä ennen pitänyt prosessoida? Kuinka olemme valinneet tärkeimmät piirteet monimutkaisesta maailmastamme? Ainakin seuraavia mahdollisuuksia kannattanee miettiä.



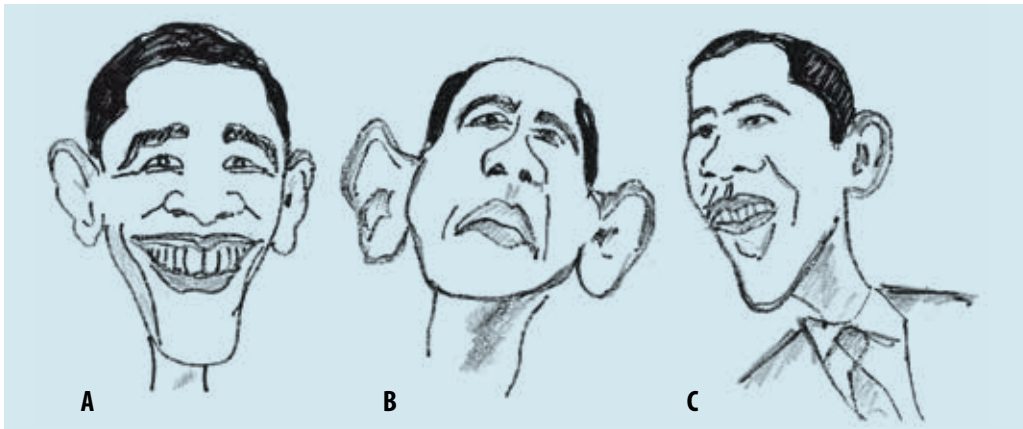
KUVA 3. Ennustavan koodauksen periaate. Prioria, joka muodostuu ennakkotiedoista ja kokemuksista, verrataan aisti-informaatioon ja päivitetään ennustevirheen perusteella, jolloin syntyy posteriorinen uskomus. Näin seuraava prior on jo lähempänä aisti-informaatiota. Alarivissä aisti-informaatio on pelkkää kohinaa, joka kuitenkin vahvan priorin vuoksi tuntuu vahvistavan ennakko-odotuksia.

Ympäristömme on yksinkertaisempi kuin otaksumme. Monimutkaisten maisemien havaitsemista tutkittaessa on oletettu, että aivojen kokonaistila määräytyy näkökentän yksittäisten pikselien prosessoinnin summana. Kuvan piirteitä ja aivosignaaleja korreloimalla onkin pystytty menestyksekkäästi selvittämään, mikälaista maisemaa koehenkilö kullakin hetkellä katseli (13). Luonnollisen ympäristön vierekäiset kohdat eivät kuitenkaan ole riippumattomia, kuten tässä lähestymistavassa ajatellaan, vaan luonnollinen ympäristö on yksinkertaisempi (sen dimensionaalisuus on alhaisempi), koska sillä on selvä rakenne jatkuvuuksineen: on puita, rakennuksia ja esineitä, jotka hahmotamme kokonaisuuksina (14). Aivojen toiminta voikin monimutkaisessa ympäristössä perustua luotettaviin mutta huomattavan yksinkertaisiin piirteisiin, jotka mahdollistavat tilanteeseen sopivan ripeän reagoinnin (15).

Reagoimme muutoksiin, emme ärsykeisiin sinänsä. Kaikki aivoihimme jälkensä jättäneet ympäristön ominaisuudet synnyttävät

ennakko-odotuksia, ”prioreita”, jotka toimivat viitekehyksinä ja oletuksina vastaisille aistimuksille. Priorien merkitys tulee erityisen selväksi erilaisissa illuusioissa. Esimerkiksi puoliksi varjostettu (kaksiulotteinen) ympyrä tulkitaan joko koveraksi tai kuperaksi (kolmiulotteiseksi) pinnaksi varjostuksen sijainnin mukaan, koska valon otaksutaan automaattisesti tulevan ylhäältä eli auringosta.

Priorit muodostavat keskeisen osan niin sanotusta ennustavan koodauksen (predictive coding) periaatteesta, jossa oletetaan ihmisten ennustavan tulevaisuutta entisen ja koetun perusteella (priorit) ja sitten reagoivan erityisesti odotuksista poikkeaviin ilmiöihin (16). Aisti-informaation ja priorin eroa sanotaan ennustevirheeksi (KUVA 3). Sisäisiä malleja päivitetään ennustevirheiden perusteella niin, että seuraavat ärsykkeet yllättäisivät vähemmän. Aivohierarkian ylemmät tasot lähettävät ennusteita alemmille tasoille ja alemmat tasot ennustevirheitä takaisin ylöspäin. Mallien päivitys vaatii synapsien muovautuvuutta.



KUVA 4. Karikatyyrimaailmojen periaate kasvokarikatyyreillä esitettynä. Kolmet karikatyyriksavot esittävät kolmen henkilön (A–C) näkemystä tietystä henkilöstä. Kaikki kuvat ovat vääristyneitä todelliseen kohteeseen nähden, mutta niistä saattaa saada selville sen, ketä ne esittävät (3).

Jotkut ihmiset painottavat aistimisessaan enemmän prioreita, toiset taas aisti-informaatiota. Esimerkiksi psykoottiset henkilöt toimivat terveitä enemmän odotustensa kuin aistiensa kautta saadun tiedon varassa (17). Toisaalta autistiset henkilöt hämmästyvät neurotyypillisiä henkilöitä vähemmän, jos heidän odotuksensa eivät toteudukaan, aivan kuin heidän maailmansa olisi koko ajan muutoksen tilassa (18). Voimakkaiden priorien vuoksi myös kohinasta voi ilmaantua hahmoja, jolloin ihminen saattaa luulla nähneensä aaveita (KUVA 3, alaosa).

Vahvat priorit ja niukka aistitieto synnyttävät ”karikatyyrimaailmoja”. Jokaisella ihmisellä on oma historiansa (priorit) ja myös oma tapansa aistia ympäristöä. Näin syntyy välttämättä yksilöllisiä käsityksiä todellisuudesta, ”karikatyyrimaailmoja”, joissa kussakin korostuvat selvimmät erot kyseisen henkilön odotuksiin nähden (3).

Ihmiset voivat tulkita ympäristöään varsin osuvasti jo yllättävän niukan aistitiedon perusteella. Esimerkiksi 15 pimeässä liikkuvaa valopistettä voidaan tulkita ihmisen liikkeiden synnyttämiksi, ja niistä voidaan päätellä jopa liikkujan sukupuoli ja mieliala (19).

Niukka informaatio yhdistettynä vahvoin priorieihin selittää myös sen, että yhdelläkin vilkaisulla voi saada hyvän käsityksen ympäröivästä tilasta tai esimerkiksi potilaasta sen perusteella, kuinka hän liikkuu ja reagoi toisiin ihmisiin.

Ympäristön nopeassa havaitsemisessa tär-

keässä asemassa on perifeerinen näkö, joka usein jää vähälle huomiolle. Sen karkea summastatistiikka auttaa hahmottamaan näkökentän kokonaisuuden siitä huolimatta, että ääreisnäön tarkkuus on verkkokalvon keskikuopan (fovea centralis) tarkkuutta huonompi (20).

Vaikka identtiset ärsykkeet aktivoivat eri ihmisten aivoja eri tavoin, useimpien henkilöiden aivot toiminta on karkeasti samantapaista eri aistien projektiaivokuorilla monimutkaisissakin tilanteissa, esimerkiksi elokuvaa katsottaessa (21,22). Tämä yksilöiden välinen synkronia luo pohjan yhteisen todellisuuden muodostumiselle. Niinpä eri yksilöiden yksilölliset karikatyyrimaailmat ovat (useimmiten) sen verran samanlaisia, että yhteisestä maailmasta voidaan järkevästi keskustella ja siinä voidaan toimia. KUVA 4 esittää karikatyyrimaailman idean: kolme kasvokarikatyyriä ovat kuin kolmen henkilön näkemykset samasta henkilöstä (3). Kuvat poikkeavat toisistaan ja korostavat eri piirteitä, mutta ovat kuitenkin niin samankaltaisia, että kyseisestä henkilöstä voidaan yhdessä keskustella.

Sosiaalisen vuorovaikutuksen keskeisyys

Suurimman osan ajastamme aprikoimme sitä, mitä muut ihmiset tekevät, mitä he aikovat, mitä he ajattelevat meistä ja voimmeko luottaa heihin. Katseemme suuntautuu erityisesti tois-

Ydinasiat

- » Aivot ovat kehittyneet vuorovaikutuksessa ympäristön kanssa.
- » Kokemuksen muovaamat ennakko-odotukset (priorit) ja aisti-informaatio mahdollistavat ympäristön nopean hahmotuksen.
- » Ennustevirheet vaikuttavat monin tavoin aivojen muovautumiseen.
- » Ihminen toimii omassa priorien ja niukan aisti-informaation muodostamassa karikatyyritodellisuudessaan.
- » Sosiaalinen vuorovaikutus saattaa osoittaa aivotoiminnan oletusarvoksi.

ten ihmisten kasvoihin, käsiin ja tarkkaavaisuuden kohteisiin. Yhteisössä selviämisen kannalta on tärkeää seurata ja ennakoida toisten yksilöiden aikomuksia, tekoja ja mielialoja. Suurella sosiaalisessa ryhmässä syntyy runsaasti eri yksilöiden välisiä vuorovaikutustilanteita, joten prosessoitavaa riittää. Onkin esitetty, että ihmisaivojen ja erityisesti neokorteksin suurenemista ovat vauhdittaneet sosiaalisen vuorovaikutuksen vaatimukset eivätkä niinkään ympäristöön liittyvät tiedolliset ja taidolliset ongelmanratkaisuhaasteet (23). Aivot ovat metabolisesti niin kallis elin, että ne tuskin ovat suurentuneet vain sattuman oikusta, vaan taustalla on ollut valintapaine ja jokin käyttäytymisen kannalta tärkeä etu.

Ihmiset keskustelevat ja juoruilevat keskenään enemmän kuin tiedonvälitys vaatisi, samaan tapaan kuin apinat sukivat toisiaan huomattavasti pitempään kuin ihonhoito edellyttäisi. Sosiaaliset suhteet koetaan yleensä palkitsevina (24), kun taas sosiaalisen vuorovaikutuksen vaikeutuminen luonnehtii monia psykiatrisia sairauksia. Yksinäisyys voi jopa lisätä kuolleisuutta (25).

Vuorovaikutuksen yhteydessä toisen henkilön liikkeitä voidaan lähteä automaattisesti matkimaan, ”peilaamaan”, ja liikkeet, äänenkorkeus ja puheen rytmi voivat synkronoitua toisen henkilön kanssa (7,26,27). Monimutkaisuus-

teensa nähden sosiaalinen vuorovaikutus ja yhteistyö sujuvat hämmästyttävän helposti: kaksi henkilöä voi kantaa pöytää kapeassa ja mutkittelevassa käytävässä sanaakaan lausumatta.

Vuorovaikutukseen liittyy selkeitä vuoronvaihtoja, joista alkeellisimmat esiintyvät jo rintaruokinnan aikana. Muutaman kuukauden iässä alkavassa protokeskustelussa lapsen ja hoitajan välillä vuoronvaihdot ovat jo hyvin järjestyneitä eleineen ja ääntelyineen. Keskustelu on malliesimerkki sujuvasta vuorovaikutuksesta, sillä useimmat vuoronvaihdot tapahtuvat jopa sekunnin kymmenesosan aikana – käytetystä kielestä riippumatta. Keskustelu ei muistuta pöytätennispeliä, jossa lähetellään ja vastaanotetaan koodattuja sanomia, vaikka puheviestinnän tutkimuksessa näin on usein otaksuttu. Osuvampi vertaus on kolmijalkainen kilpajuoksu, jossa kaksi toisesta jalastaan yhteen sidottua kilpailijaa yrittää yhteistuumin edetä kohti maalia (28).

Jännittävä mutta varteenotettava mahdollisuus on, että sosiaalinen vuorovaikutus olisi biologinen oletusarvo, joka mahdollistaa muunlaisen sosiaalisen kognition kehittymisen ja toisen ihmisen ymmärtämisen (24,29). Onkin ehdotettu, että ihmiset ovat kehittyneet enemmänkin dialogien kuin monologiin taitajiksi (30).

Sosiaalinen vuorovaikutus on kahden henkilön muodostaman parin, dyadin, ominaisuus, joka kylläkin riippuu molemmista osapuolista, mutta seuraa silti aivan omaa rataansa. Vuorovaikutus on siten autonominen ja dyadin yhteistoiminnassa itseorganisoituva prosessi. Niinpä nykyinen aivokuvantaminen, jossa tutkitaan vain yhtä henkilöä kerrallaan, saattaa antaa puutteellisia tai joskus jopa harhaanjohtavia tuloksia, sillä oikeaa sosiaalista vuorovaikutusta ei näissä tilanteissa esiinny. Tätä tutkimusaluetta yritetään kohentaa orastavalla kahden henkilön neurotieteellä, jossa mitataan samanaikaisesti kahden ihmisen aivotoimintoja luonnollisissa vuorovaikutustilanteissa (24).

Lopuksi

Neurotieteilijä Rodolfo Llinasin (1934) mukaan tiedämme aivoista melkein kaiken, paitsi sen, miten ne toimivat. On epätodennäköistä,

että ymmärrys kokonaisten aivojen toiminnasta voitaisiin jonakin päivänä koostaa yksittäisten neuronien ominaisuuksista, tunnetaan ne miten hyvin tahansa. Tarvitsemme lisäymmärrystä ainakin aivotointojen dynamiikasta suhteessa sekä ulkomaailmaan että yksilön omaan ja muiden henkilöiden toimintaan, evolutiologistista otetta unohtamatta. Osaamme jo analysoida aivosignaaleja paljon tarkemmin kuin tutkittavien henkilöiden käyttäytymistä, saati ympäristön monimutkaisuutta, joten tutkittavaa kyllä riittää. Entä ymmärtäisimmekö monia aivotointojamme paremmin, jos olettaisimme niiden syntyneen ensisijaisesti sosiaalisessa

vuorovaikutuksessa? Ihmisaivojen toiminnan ymmärtämiseksi ei riitä vain uusien tiedonmu-
rusten haaliminen, vaan koko tutkijayhteisön täytyy ponnistella teoreettisen tukirangan rakentamiseksi. ■

* * *

Tätä työtä on tukenut Suomen Kulttuurirahasto (Eminentia-apuraha, Ester ja Uuno Kokin rahasto).

RIITTA HARI, akateemikko, emeritaprofessori, LKT, klinisen neurofysiologian erikoislääkäri
Taiteen laitos, Aalto-yliopisto

SIDONNAISUUDET

Apuraha (Suomen Kulttuurirahasto), tekijänpalkkio (Gaudeamus Oy), korvaukset koulutus- ja kongressikuluista (Louis Jeantet Foundation)

KIRJALLISUUTTA

1. Herculano-Houzel S. The remarkable, yet not extraordinary, human brain as a scaled-up primate brain and its associated cost. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2012; 109(Suppl 1):10661–8.
2. Hari R, Parkkonen L, Nangini C. The brain in time: insights from neuromagnetic recordings. *Ann NY Acad Sci* 2010;1191:89–109.
3. Hari R. From brain-environment connections to temporal dynamics and social interaction: principles of human brain function. *Neuron* 2017;94:1033–9.
4. Hasson U, Yang E, Vallines I, ym. A hierarchy of temporal receptive windows in human cortex. *J Neurosci* 2008;28:2539–50.
5. Lerner Y, Honey CJ, Silbert LJ, ym. Topographic mapping of a hierarchy of temporal receptive windows using a narrated story. *J Neurosci* 2011;31:2906–15.
6. Craig AD. How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nat Rev Neurosci* 2002; 3:655–666.
7. Hari R, Järvinen J, Lehtonen J, ym. Ihmisen mieli. Helsinki: Gaudeamus 2015.
8. Hari R. Ihmisaivojen peilaautumismisjärjestelmät. *Duodecim* 2007;123:1565–73.
9. Barton RA, Venditti C. Rapid evolution of the cerebellum in humans and other great apes. *Curr Biol* 2014;24:2440–4.
10. Hari R, Kujala MV. Brain basis of human social interaction: from concepts to brain imaging. *Physiol Rev* 2009;89:453–79.
11. Hari R. Aivojen vuosikymmeneltä mielen vuosituhannelle. *Suom Lääkäril* 2009; 64:2400–4.
12. Nummenmaa L, Glerean E, Hari R, Hietanen JK. Bodily maps of emotions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2014;111:646–51.
13. Kay KN, Naselaris T, Prenger RJ, Gallant JL. Identifying natural images from human brain activity. *Nature* 2008;452:352–5.
14. Chandler DM, Field DJ. Estimates of the information content and dimensionality of natural scenes from proximity distributions. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 2007;24:922–41.
15. Berthoz A. *Simplexity: simplifying principles for a complex world*. New Haven: Yale University Press 2012.
16. Friston KJ, Stephan KE, Montague R, ym. Computational psychiatry: the brain as a phantastic organ. *Lancet Psychiatry* 2014; 1:148–58.
17. Teufel C, Subramaniam N, Dobler V, ym. Shift toward prior knowledge confers a perceptual advantage in early psychosis and psychosis-prone healthy individuals. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2015;112:13401–6.
18. Lawson RP, Mathys C, Rees G. Adults with autism overestimate the volatility of the sensory environment. *Nat Neurosci* 2017; 20:1293–9.
19. Blake R, Shiffrar M. Perception of human motion. *Annu Rev Psychol* 2007;58:47–73.
20. Rosenholtz R. Capabilities and limitations of peripheral vision. *Annu Rev Vision Sci* 2016;2:437–57.
21. Hasson U, Nir Y, Levy I, Fuhrmann G, ym. Intersubject synchronization of cortical activity during natural vision. *Science* 2004;303:1634–40.
22. Nummenmaa L, Glerean E, Viinikainen M, ym. Emotions promote social interaction by synchronizing brain activity across individuals. *Proc Nat Acad Sci USA* 2012; 109:9599–604.
23. Dunbar RIM. The social brain hypothesis. *Evol Anthropol* 1998;6:178–90.
24. Hari R, Henriksson L, Malinen S, ym. Centrality of social interaction in human brain function. *Neuron* 2015;88:181–93.
25. Holt-Lunstad J, Smith TB, Baker M, ym. Loneliness and social isolation as risk factors for mortality: a meta-analytic review. *Perspect Psychol Sci* 2015;10:227–37.
26. Stevanovic M, Himberg T, Niinisalo M, ym. Sequentiality, mutual visibility, and behavioral matching: body sway and pitch register in the context of joint decision making. *Res Lang Soc Interact (ROLS)* 2017;50:33–53.
27. Himberg T, Hirvenkari L, Mandel A, ym. Word-by-word entrainment of speech rhythm during joint story building. *Front Psychol* 2015;6:797.
28. Hari R, Sams M, Nummenmaa L. Attending to and neglecting people: bridging neuroscience, psychology and sociology. *Phil Trans Royal Soc B* 2016;371:1–9.
29. Di Paolo E, De Jaegher H. The interactive brain hypothesis. *Front Hum Neurosci* 2012;6:163.
30. Garrod S, Pickering MJ. Why is conversation so easy? *Trends Cogn Sci* 2004;8:8–11.

SUMMARY

How does the human brain work? Do we miss pieces of data or the whole theoretical framework?

Experimental data on brain function increase much faster than does our understanding of how the human brain works. This review argues that progress in understanding brain function requires a solid theoretical framework, at this stage even an incomplete one, to organize the fragmentary experimental data. I discuss human brain function at the level of behavior and suggest that it is important to explore in more detail (1) the relationship between brain evolution/development and the characteristics of natural environment, (2) the constraints to brain structure and function by the needs of temporal processing, and (3) the centrality of social interaction in brain function. The relevant time scales for perception and action discussed here range from milliseconds to seconds.