



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Emotionaalisen empatian hermostollinen tausta

Peilisolujärjestelmän merkitys empatian ilmenemisessä

Linda Nyström

LuK-tutkielma
Turun yliopisto
Biologian tutkinto-ohjelma
Laajuus: 6 op

08.04.2026
Turku

Pääaine: Biologia

Tekijä: Linda Nyström

Otsikko: Emotionaalisen empatian hermostollinen tausta: peilisolujärjestelmän merkitys empatian ilmenemisessä

Ohjaaja: Tiina Henttinen

Sivumäärä: 19 sivua

Päivämäärä: 08.04.2026

Empatia on keskeinen osa yksilöiden välistä vuorovaikutusta. Siihen liittyy tiedostamattomia prosesseja, joita pyritään ymmärtämään teoreettisen mallintamisen avulla. Affektiivinen eli emotionaalinen empatia on empatian laajempaan käsitteeseen sisältyvä osa-alue, joka viittaa tunnepitoiseen kokemukseen, johon ei liity aikaisempaa tietoa. Aivojen peilisolujärjestelmää pidetään emotionaalisen empatian fysiologisena perustana, mutta se ei yksinään riitä selittämään koko ilmiötä. Peilisolut ovat yksittäisiä visuomotorisia neuroneja, jotka aktivoituvat sekä yksilön suorittaessa tietyn toiminnan että havaitessa toisen suorittavan samankaltaisen liikkeen. Peilisolujärjestelmä koostuu aivojen eri osa-alueiden välille rakentuneesta hermoverkosta, joka mahdollistaa sensoristen ärsykkeiden muuntamisen neuraaliksi aktivaatioiksi, jolloin syntyy automaattinen vaste. Peilisolujärjestelmän roolia on tutkittu useilla menetelmillä, kuten fMRI:llä, EEG:llä ja rTMS:llä. Menetelmien epäspesifisyyttä on kritisoitu, etenkin sellaisissa tutkimuksissa, joissa peilisolujärjestelmän aktivaatio on kytketty suoraan emotionaalisen empatian ilmenemiseen. Tutkimustulokset viittaavat siihen, että peilisolujärjestelmän toimintahäiriöt sekä sen heikentynyt integraatio muihin aivojen hermoverkkoihin voivat liittyä empatiakyvyn häiriöihin. Tällaisia häiriöitä on esimerkiksi autismikirjon häiriössä ja psykopatiassa. Vaikka peilisolujärjestelmän täsmällinen rooli on vielä epäselvä, nykytutkimus osoittaa järjestelmään kuuluvien aivoalueiden aktivoituvan emotionaalisen empatian aikana.

Avainsanat: emotionaalinen empatia, peilisolut, peilisolujärjestelmä, fMRI, EEG, rTMS, autismikirjon häiriö, psykopatia

SISÄLLYSLUETTELO

1	JOHDANTO	1
2	EMOTIONAALINEN EMPATIA PSYKOLOGISENA ILMIÖNÄ	3
2.1	Emotionaalisen empatian keskeiset piirteet	3
2.2	Teoreettiset mallit.....	4
2.3	Empatiakyvyn häiriöt.....	6
3	PEILISOLUJÄRJESTELMÄN FYSIOLOGINEN PERUSTA.....	7
3.1	Hermostollinen rakenne	7
3.2	Peilisolujärjestelmän toiminnot.....	9
3.3	Tutkimuskentän haasteet.....	10
4	PEILISOLUT JA EMOTIONAALISEN EMPATIAN FYSIOLOGIA	12
4.1	Peilisolujärjestelmän merkitys empatian ilmenemisessä	12
4.2	Emotionaalisen empatian viitekehykset.....	14
4.3	Kivun havaitseminen fysiologisena esimerkkinä.....	15
4.4	Peilisolujärjestelmä ja empatiakyvyn poikkeamat	15
5	JOHTOPÄÄTÖKSET.....	18
	TEKOÄLYN KÄYTTÖ TUTKIELMASSA	20
	LÄHDELUETTELO.....	21

1 JOHDANTO

Sosiaalinen vuorovaikutus on olennainen osa sekä ihmisten että muiden eläinten yhteisöjen rakentamisessa. Empatia on tässä suuri tekijä. Se on konseptina monimutkainen, sillä empatiaan liittyy useampi aivojen osa-alue, jotka toimivat yhdessä (Preston & De Waal, 2002). Tutkijat ovat jaotelleet empatian monin eri tavoin. Esimerkiksi Zakin ja Oschnerin (2012) mukaan empatia koostuu kolmesta osa-alueesta: mentalisoinnista eli kognitiivisesta empatiasta, kokemuksen jakamisesta eli emotionaalisesta tai tunnepitoisesta empatiasta ja prososiaalisesta (engl. prosocial) suhtautumisesta eli sympatiasta.

Aivojen peilisolujärjestelmää (engl. mirror neuron system) on ehdotettu sosiaalisen vuorovaikutuksen ja siinä keskeisen empatian hermostolliseksi perustaksi. Peilisolujen karakterisoiminen avasi uuden neurobiologisen näkökulman empatian tutkimukseen, mikä edisti ymmärrystä empatian taustalla olevista mekanismeista. Emotionaalisen empatian prosessi tukee sosiaalista vuorovaikutusta ja mahdollistaa ihmissuhteiden muodostamisen ilman kielellistä viestintää. Peilisolujärjestelmän on ehdotettu olevan yksi tämän prosessin hermostollisista perustoista, sillä se aktivoituu sekä yksilön suorittaessa toimintaa että hänen havaitessaan toisen suorittavan samanlaisen toiminnan. Vaikka peilisolujärjestelmä tarjoaa keskeisen näkökulman empatian mekanismeihin, empatia on monimuotoinen ilmiö, jonka taustalla on useiden aivoverkoston yhteistoimintaa vaativa korkean tason toiminto (engl. high level process).

1990-luvun tutkimuksissa tutkijat kartoittivat *Macaca nemestrina* makakiapinoiden käsien ja suun liikkeiden ohjauksesta vastuussa olevia aivoalueita. Tutkimuksissa huomattiin, että apinoiden samat yksittäiset neuronit aktivoituivat sattumanvaraisesti, kun apinat suorittivat liikkeen itse ja kun ne näkivät toisen yksilön, joko hoitajan tai apinan, suorittavan saman liikkeen. Neuronit "peilasivat" liikettä aktivoimalla aivoissa samat neuronit, jotka olisivat aktivoituneet, jos yksilö suoritti liikkeen itse. Koska ensimmäiset tutkimukset koskivat nimenomaan peilautumista, järjestelmä nimettiin myöhemmin peilisolujärjestelmäksi (Di Pellegrino ym., 1992; Gallese ym., 1996; Rizzolatti ym., 1996; Umiltà ym., 2001). Tutkijat ovat ehdottaneet, että ihmisillä olisi samankaltainen järjestelmä, jossa peilisolut muodostavat hermostollisen rakenteen, joka yhdistää motorisen liikkeen havaitsemisen ja sen suorittamisen (Gallese ym., 1996; Cattaneo & Rizzolatti, 2009). Jäljittelyn taustalla olevista mekanismeista on kertynyt runsaasti uutta tutkimustietoa peilisolujärjestelmän karakterisoinnin jälkeen. On esitetty vahvaa näyttöä siitä, että ihmisillä on peilisolujärjestelmän kaltainen hermostollinen rakenne. Tutkimuksissa on esimerkiksi havaittu, että sekä kivun kokeminen että toisen henkilön kivun havaitseminen aktivoivat samoja aivoalueita (Singer ym., 2004). Epäselvää kuitenkin on, mistä toimintamekanismeista peilisolut vastaavat ja millä aivoalueilla ne sijaitsevat.

Tutkielmassani tarkastelen peilisolujärjestelmän rakennetta, sijaintia ja neurofysiologisia toimintamekanismeja sekä sen mahdollista yhteyttä empatiaan. Lisäksi pohdin peilisolujärjestelmän osallisuutta emotionaalisen empatian ilmenemisessä toisen yksilön ymmärtämisen näkökulmasta sekä siitä, miten se vaikuttaa kykyyn jakaa ja ymmärtää näitä tunnetiloja. Tarkastelen myös, miten empatian fysiologinen perusta voi muuttua tilanteissa, jossa empatiakyky poikkeaa normaalista, ja miten nämä poikkeavuudet mahdollisesti liittyvät peilisolujärjestelmän toimintaan. Tutkielmani keskittyy erityisesti emotionaaliseen empatiaan.

2 EMOTIONAALINEN EMPATIA PSYKOLOGISENA ILMIÖNÄ

Empatia koostuu toisen tunteiden juurisyiden ymmärtämisestä, niiden kokemisesta omana, sekä ymmärryksestä toisen tilanteesta ja siitä syntyvästä omakohtaisesta huolesta. Nämä ulottuvuudet tukevat päätöksentekoa yksilöiden välisissä kohtaamisissa, mahdollistavat kokonaisvaltaisen käsityksen toisen yksilön tunteista ja samalla ne auttavat erottamaan omat kokemukset muiden kokemuksista. Empatia mahdollistaa sosiaalisen vuorovaikutuksen eli yksilöiden välisten suhteiden kehittämisen ja ylläpidon. Empaattinen käyttäytyminen ja prososiaalinen suhtautuminen toisiin yksilöihin ovat olleet evolutiivisesti suotuisia ominaisuuksia, jolloin empaattiset piirteet ovat lajien kehittymisen myötä lisääntyneet. Empatia on mahdollistanut yksilöiden välisten suhteiden kehittämisen ja ylläpidon, mikä on parantanut lisääntymismenestystä ja vanhempien panostusta jälkeläisiinsä. Esimerkiksi Batsonin (1987) empatia-altruismi hypoteesin mukaan empatia suosii prososiaalista käyttäytymistä, jolloin yksilön motivaationa on toisen hyvinvoinnin parantaminen. Empaattiset vasteet kuten sympatia ja altruismi ilmenevät monen eri fysiologisen prosessin kumuloitumana.

Empatia luokitellaan perinteisesti tunteeksi, mutta todellisuudessa se on moniulotteinen prosessi, joka koostuu useasta eri osa-alueesta. Zaki ja Ochsner (2012) jakavat empatian kolmeen osa-alueeseen: mentalisointiin eli kognitiiviseen empatiaan, kokemuksen jakamiseen eli emotionaaliseen tai affektiiviseen empatiaan ja prososiaaliseen suhtautumiseen eli sympatiaan. Useimmiten empatia jaetaan kahteen osa-alueeseen eli kognitiiviseen ja emotionaaliseen empatiaan, joiden ilmenemisestä vastaa erilliset rakenteet ja mekanismit aivoissa (Cox ym., 2012; Nummenmaa ym., 2008; Shamay-Tsoory ym., 2009). Ne toimivat yhdessä, jotta yksilö pystyy kokemaan (emotionaalinen) ja ymmärtämään (kognitiivinen) toisen yksilön tunteet. Tietoisuus ja kyky erottaa omat kokemukset muiden kokemuksista ovat keskeisiä empatian määrittelyssä. On hyvä korostaa, että tunteiden jakaminen yksilöiden välisissä kohtaamisissa ei sellaisenaan johda empatiaan, vaan lopputulos on monen prosessin yhteisvaikutuksen tulos. Kun viitataan emotionaaliseen tai affektiiviseen empatiaan, usein tarkoitetaan tunnepitoista ja mentaalista herkkyyttä toisen yksilön tunnetilalle ilman tietoista vaikutusta omaan tunnereaktioon. Kognitiivisen ja emotionaalisen empatian kokemus johtaa useimmiten sympatiaan, eli tietoiseen huoleen toisen hyvinvoinnista. Tutkielmaani olennaisin on emotionaalinen empatia, sillä peilisolujärjestelmä on mahdollisesti siihen kytkeytynyt. (Decety & Lamm, 2006; Rizzolatti & Sinigaglia, 2010).

2.1 Emotionaalisen empatian keskeiset piirteet

Toisin kuin kognitiivinen empatia, joka on nimenomaan toisen näkökulman ymmärtämistä, emotionaalinen empatia keskittyy toisen tunteiden kokemiseen ja niihin samastumiseen.

Emotionaalinen empatia ilmenee usein nopeana, vaistonvaraisena ja affektiivisena reaktiona, jossa tunteiden jakaminen tapahtuu automaattisesti. Tähän prosessiin on liitetty aivojen peilisolujärjestelmän aktivaatio.

Emotionaalinen empatia ei perustu tietoiseen ajatteluun, vaan se rakentuu automaattisesti yksilön omien fysiologisten reaktioiden pohjalta. Kyky aistia toisen tunnetila ja tämän kokeminen omaan karakterisoi emotionaalisen empatian tason yksilöllä. Yksilö saattaa esimerkiksi itkeä herkästi, kun huomaa toisen surevan, sillä samat aivoalueet aktivoituvat kuin omassa kokemuksessa. Empaattinen kipu mahdollistaa yksilön kokemuksen ja ymmärryksen toisen yksilön kiputilasta kiputilan havaitsemisen seurauksena (Wang ym., 2021). Empaattista kipua stimuloidaan tutkimustilassa esimerkiksi näyttämällä kuvia henkilöistä, joiden ilmeistä voi tulkita kiputilan. Kiputila voi olla esimerkiksi suru, pelko tai kärsimys. Kiputilan tunnistaminen herättää myötätuntoa, joka motivoi auttamaan (Cikara ym., 2014).

Prososiaalinen käyttäytyminen liittyy ihmisen kykyyn tunnistaa itsensä muissa yksilöissä. Empatiaa edeltävä yksinkertaisempi käsite on tunnetartunta (engl. emotional contagion), joka viittaa lähes automaattiseen vasteeseen toisen yksilön tunteisiin. Se tarkoittaa taipumusta tunnistaa ja matkia esimerkiksi toisen yksilön ilmeitä, puhetapaa, asentoa, liikkeitä ja tunnereaktiota myös silloin kun kohdeyksilö ei enää ole läsnä (esim. Dimberg & Thunberg, 2000; Caldarelli ym., 2026). Tunnetartunta mahdollistaa tunnesiteen muodostumisen yksilöiden välille ja se ilmenee, kun yksilö viettää aikaa tietyssä seurassa pidempään. On ehdotettu, että tunnetartunta on kehittynyt evolutiivisessa ympäristössä parantamaan sosiaalista asemaa, jolloin niin sanotulla kameleonttiefektillä on ollut suotuisia vaikutuksia yksilön sosiaaliseen menestykseen ja täten lisääntymismahdollisuuksiin. Empaattiset piirteet on myös liitetty kameleonttiefektin ilmenemiseen, joka voidaan liittää sosiaaliseen älykkyyteen ja täten empatiaan (Chartrand & Bargh, 1999; Madsen ym., 2013). Empatiaan vaikuttaa myös sosiaalipsykologia eli tarkkailijan tunnekokemus ja hänen suhteensa kohteeseen.

2.2 Teoreettiset mallit

Tunteiden käsittelyn yhteydessä aivojen korkean tason toimintojen mallintamiseen on ehdotettu kahta luokittelua tiedonkäsittelymenetelmän perusteella: alhaalta ylös (engl. bottom-up) ja ylhäältä alas (engl. top-down). Nämä mallit kuvastavat aivojen fysiologista tapaa rakentaa ymmärrystä asiasta. Tiedonkäsittelytavat toimivat kuitenkin vuorovaikutuksessa keskenään ja yhdessä mahdollistavat kokonaiskuvan rakentumisen. Alhaalta ylös -tiedonkäsittely liitetään affektiivisiin toimintoihin kuten oppimiseen, havaitsemiseen, muistiin ja siten myös emotionaaliseen empatiaan. Tiedonkäsittelytavassa yksittäisistä sensorisista stimuluksista kerätty tieto rakentuu kohti

korkeamman tason ymmärrystä tapahtumasta. Tapahtuman käsittely tapahtuu alitajuisesti stimulusten perusteella, jolloin syntyy automaattinen vaste eli tapahtumaan reagoidaan nopeasti ja vaistomaisesti ilman tapahtuman tietoista analysointia. Esimerkiksi toisen yksilön kasvojen ilmeen perusteella havaitaan yksilön tunnetila, josta havaittajalle syntyy empaattinen reaktio, mikä voi ilmetä tunnereaktion peilaamisena aivoissa ja jopa omakohtaisena kipukokemuksena. Oma tunnereaktio mielletään tunteen jakamisena, sillä yksilö ei itse ole kokenut asiaa, joka on johtanut tunnereaktioon. Tällöin aktivoituvat affektiivisiin ja motorisiin toimintoihin liittyvät neuraaliset alueet, kuten esimerkiksi mantelitumake.

Ylhäältä alas -tiedonkäsittely liittyy kognitiiviseen empatiaan siten, että yksilön ennakkotiedot ja osaaminen tapahtumasta ohjaavat ärsykkeen tulkintaa. Näin muodostuu kokonaisvaltainen ymmärrys tapahtumasta, mikä mahdollistaa tilanteen mukaisen suhtautumisen siihen. Esimerkiksi tilanteessa, jossa kohdehenkilö itkee usein saavuttaakseen haluamansa, tilanteen havainnut yksilö reagoi tähän eri tavalla kuin tilanteessa, jossa kyseessä on tuntematon henkilö, jonka taustaa ei tunneta. Yksilöllä on täten toiminnallinen hallinta ja kyky säädellä omaa tunnekokemustaan tilanteen aikana. Tällöin aktivoituvat aivojen prefrontaaliset alueet, jotka vastaavat kognitiivisista toiminnoista.

Molemmat tiedonkäsittelytavat ovat riippuvaisia mantelitumakkeesta ja aktivoivat etuotsalohkon alueita. Ochsner ym. (2009) selvittivät toiminnallisella magneettikuvauksella (fMRI), osallistuvatko samat vai erilaiset hermojärjestelmät negatiivisen tunnevasteen syntymiseen alhaalta ylös – ja ylhäältä alas -prosessoinnin kautta. Tunnereaktiot aktivoivat mantelitumaketta molemmissa tiedonkäsittelytavoissa, mutta alhaalta ylös aktivoi sitä enemmän. Ochsnerin tutkimuksessa osoitettiin myös, että alhaalta ylös -prosessointi aktivoi järjestelmiä, jotka käsittelevät ja koodaavat havainto- ja affektiivisiä ärsykkeiden ominaisuuksia, kun taas ylhäältä alas -prosessointi aktivoi etuotsalohkon alueita, jotka vastaavat korkean tason kognitiivisista tulkinnoista. Tulokset osoittivat, että mantelitumake liittyy alhaalta ylös -tiedonkäsittelyyn ja etuotsalohko ylhäältä alas -tiedonkäsittelyyn eli että prosessit hyödyntävät osin samoja mutta myös erillisiä aivoalueita.

Prestonin ja de-Waalin (2002) ehdottama empatian havainto-toimintamalli (engl. Perception-Action Model, PAM) kuvaa, miten yksilö reagoi toisen tunteisiin vaiheittain. Mallin mukaan toisen yksilön tunnekokemukset voidaan käsitellä henkilökohtaisten mallien kautta, mikä mahdollistaa empatian ja kyvyn ymmärtää ja arvioida toisen kärsimystä tarkemmin. Esimerkiksi jos yksilö on aiemmin kokenut kipua, hänellä on malli siitä, miltä tunne tuntuu, mikä mahdollistaa myös tilanteeseen sopivan reaktion syntymisen. Yksinkertaisimmillaan empatia kuvastaa kyvykkyyttä vaikuttua ja jakaa toisen yksilön tunnetila. Tunnetilan havainnointi (perception) aktivoi aivoissa automaattisesti samat tunnekokonaisuudet tai edustukset, jotka vastaavat omaa kokemustamme samanlaisessa tilanteessa. Tunnetilan aktivaatiota seuraa siihen liitetyt autonomiset ja somaattiset vasteet (action),

kuten kasvojen ilmeet tai sydämen sykkeen nousun. Prestonin ja de Waalin mukaan tunnetilan havainto ja sen ymmärrys ovat suoraan verrannollisia tunnetilan aktivaatioon havaitsijan aivoissa. PAM-mallin mukaan yksilöt tunnistavat toisten tunnetiloja, koska jokaisella on omien tunteiden hermostolliset edustukset hermostossa. Mallin mukaan nämä edustukset aktivoituvat automaattisesti eli peilaaminen on tahatonta ja tapahtuu ilman, että tarvitaan tietoista päätöstä ymmärtää toisen yksilön tunnetilaa.

2.3 Empatiakyvyn häiriöt

Toimiva sosiaalinen vuorovaikutus edellyttää empatiakykyä molemmilta osapuolilta, ja sen häiriöt voivat hankaloittaa merkittävästi ihmisten välistä kanssakäymistä. Empatia on keskeinen osa vuorovaikutusta, mutta on olemassa yksilöitä, jotka eivät kykene havaitsemaan tai jakamaan toisen yksilön tunnetiloja tai tuntea empatiaa sen tavanomaisessa muodossa. Näiden yksilöiden aivoissa on havaittu eroavaisuuksia verrattuna tavanomaisen empatiakyvyn omaaviin yksilöihin. Toisaalta yksilö voi olla myös hyperempaattinen eli hän reagoi voimakkaasti kaikkiin ympärillään oleviin tunteisiin, tuntee voimakasta myötätuntoa ja jopa syyllisyyttä esimerkiksi toisten ihmisten kokemasta kivusta tai kärsimyksestä. Empatiankyvyn häiriöt voivat johtua psyykkisistä sairauksista, persoonallisuushäiriöistä tai neurologisista syistä. Käsite 'häiriö' ei määrittele ainoastaan toiminnan vajavuutta, vaan se kattaa myös laajemmat yksilölliset erot ja poikkeamat tavanomaisesta toiminnasta. Empatiakyvyn poikkeavuus saattaa ilmetä esimerkiksi peilisolujärjestelmän ja limbisen järjestelmän integraatio-ongelmana autismikirjon häiriönä (engl. Autism Spectrum Disorder, ASD) (Lv ym., 2026) tai puutteellisesta mantelitumakkeen ja ventromediaalisen etuotsalohkon (engl. ventromedial prefrontal cortex, vmPFC) kommunikaatiosta aiheutuvasta psykopatiasta (Kiehl ym., 2001; Birbaumer ym., 2005; Marsh ym., 2008).

Hyperempatia tai empaattinen ylikuormitus voi myös johtaa ongelmiin yksilöiden välisissä kohtaamisissa sekä altistaa yksilö ylimääräiselle stressille voimakkaan myötätunnon takia. Tällöin yksilön on hankala erottaa omat tunteet toisen yksilön tunteista, mikä voi johtaa esimerkiksi ahdistuneisuus- ja masennusoireiden ilmenemiseen (Bray ym., 2021; Schreiter ym., 2013).

3 PEILISOLUJÄRJESTELMÄN FYSIOLOGINEN PERUSTA

Aivoalueet motorisella aivokuorella ovat vastuussa monenlaisesta sensorimotorisesta integraatiosta eli aivokuori muuttaa aistitoiminnot tarkaksi motoriseksi toiminnaksi. Aivokuori ei pelkästään rekisteröi aistiärsyksiä, vaan muuntaa ne toiminnaksi, joka on suunnattu kohti tavoitetta. Tämä mahdollistaa yksilön ymmärryksen toiminnan tarkoituksesta. Peilisolujärjestelmä, josta käytetään myös termiä peilimekanismi, yhdistää havaitut tapahtumat sisäisiin motorisiin alueisiin siten, että samat hermostolliset alueet aktivoituvat, jotka olisivat vastuussa näiden liikkeiden suorittamisesta. Päätöksentekoon liitetyt motoriset alueet ovat myös kytköksissä peilisolujärjestelmään, sillä ne ovat vastuussa liikkeen aloittamisesta. (Rizzolatti & Luppino, 2001.)

Peilisolujärjestelmä mahdollistaa liikkeiden ennustamisen yhdistämällä näköärsyksen aikaisempaan kokemukseen, jolloin ärsyksen syöttämä tieto muunnetaan liikemalliksi tiedostamatta. Prosessi on kehittynyt ennakoimaan toisten liikkeitä ja eleitä ja vastaamaan niihin automaattisesti. Peilisoluja sisältävät aivoalueet reagoivat liikkeen tarkoituksen tunnistettuaan sen oletettuihin seurauksiin (Iacoboni ym., 2005). Olennaiset aivoalueet tutkielman kannalta ovat ne, jotka vastaanottavat aistihavaintoja ja vastaavat näihin sisäisesti aktivoimalla liikkeen suorittamiseen liittyvät motoriset alueet.

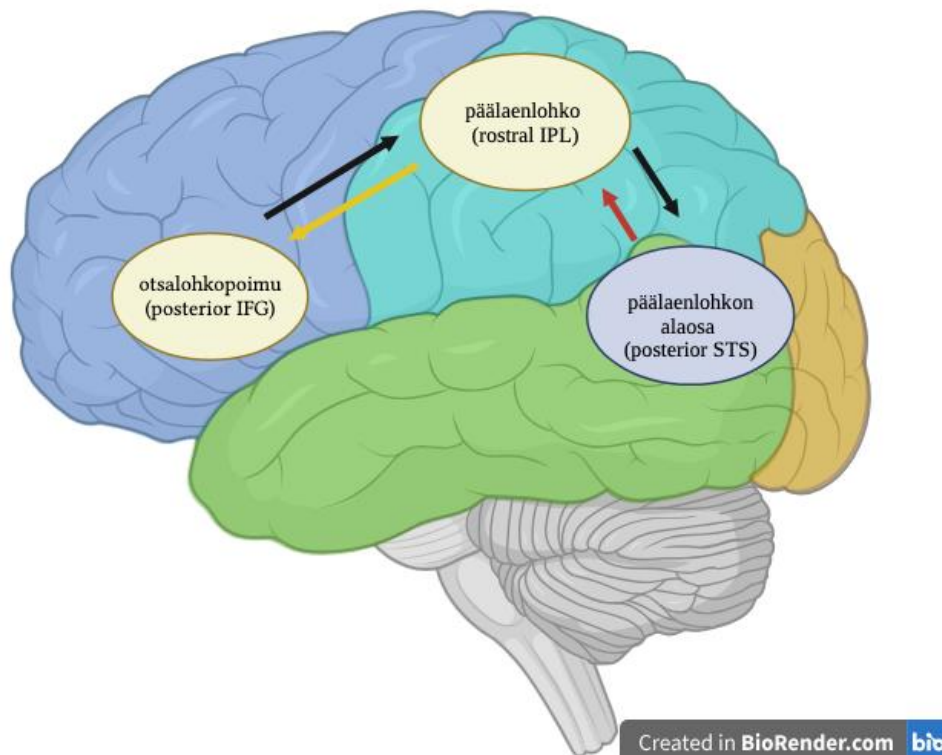
3.1 Hermostollinen rakenne

Peilisolujärjestelmä koostuu soluista, jotka rakentavat hermoverkoston aivojen eri osa-alueiden välille. Peilisolut ovat yksittäisiä visuomotorisia aivosoluja, jotka ovat vastuussa aistihavaintojen muuntamisesta liikemalleiksi aivoissa. Solut aktivoituvat nähdyistä liikkeistä ja itse suoritetuista liikkeistä. Di Pellegrino ym. (1992) tutkivat makakiapinoiden motorisen aivokuoren F5, joka on keskeinen osa peilisolujärjestelmää ja toiminnanohjausta, alueella olevia neuroneita. He totesivat osan neuroneista aktivoituvan peilaavasti yksilön havaitessa hoitajan tekevän liikkeen, vaikka yksilö ei toistanut liikettä itse. Varsinaisesti peilisolut karakterisoitiin myöhemmissä tutkimuksissa, joissa niiden todettiin olevan makakiapinan otsalohkon F5 alueen (Gallese ym., 1996), päälaenlohkon ja primaarisen liikeaivokuoren (Gallese ym., 1996; Fogassi ym., 2005) sekä päälaenlohkon alaosan (Gallese ym., 1996; Iacoboni ym., 1999) visuomotorisia neuroneita.

Tiedetään, että ihmisaivoissa on peilisolujärjestelmän kaltainen rakenne, joka aktivoituu, kun tietty liike joko tehdään tai nähdään. Eri menetelmillä on kyetty osoittamaan, että ihmisen peilisolujärjestelmään kuuluu alueita sekä motorisen että ei-motorisen aivokuoren alueilta (Umiltä ym., 2001; Carr ym., 2003; Gazzola & Keysers, 2009; Mukamel ym., 2010). Peilisolujärjestelmän tutkimukset painottuvat funktionaaliseen magneettikuvantamiseen (fMRI), jolla pystytään

paikantamaan ne aivojen osa-alueet, jotka aktivoituvat koetun stimuluksen seurauksena. Dinstein ym. (2007) selvittivät tarkemmin motorisella aivokuorella aktivoituja alueita. He olettivat peilineuronien lokalisoituvan ainoastaan kortikaalisille alueille, jotka aktivoituvat selektiivisesti joko nähtyihin tai tehtyihin liikkeisiin. Heidän tutkimuksensa osoitti, että peilisoluja voisi sijaita otsalohkon alaosassa sijaitsevassa frontaaliosassa (engl. anterior inferior frontal sulcus, aIFS), ventraalisella premotorisella alueella (vPM), anterioriosassa, superioriosassa ja posterioriosassa intraparietaalisessa uurteessa (engl. anterior, superior and posterior intraparietal sulcus: aIPS, sIPS, pIPS) ja lateraaliosalla okkipitaalisella aluella (engl. lateral occipital, LO). Myös muissa tutkimuksissa on havaittu samojen aivoalueiden aktivoitumista: eli alimmassa otsalohkopöimussa (engl. inferior frontal gyrus, IFG) sijaitseva Brocan alue ja viereinen ventraalinen premotorinen aivokuori (engl. ventral premotor cortex, PMC), päälaenlohkon alue primaarisella aivokuorella (engl. rostral inferior parietal lobule, IPL), päälaenlohkon alaosa (engl. posterior superior temporal sulcus, pSTS) ja aivosarekke (Rizzolatti & Craighero, 2004; Van Der Gaag ym., 2007; Enticott ym., 2012). Ihmisen peilisolujärjestelmä esiintyy molemmissa aivopuoliskoissa, mutta vielä ei tiedetä, painottuuko sen toiminta jommallekummalle puoliskolle vai onko toiminta symmetristä eri tilanteissa.

Peilisolujärjestelmä ei yksinomaan ole vastuussa liikkeen tai eleen ymmärtämisestä. Yhdessä muiden aivoalueiden kanssa se muodostaa ymmärryksen liikkeestä, liikkeen tarkoituksesta ja sen suorittamisen motorisesta perustasta (Thompson ym., 2022). Kuvassa 1 näkyy yksinkertaisesti havainnollistettuna peilisolujärjestelmän sijainti ja toiminta. Ensisijainen näköhavainto tulee päälaenlohkon alaosasta, josta se kulkee peilisolujärjestelmään, joka aktivoi samat alueet kuin jos itse suorittaisi liikkeen. Aivojen imitaatio vaatii tiedonsiirtoa useiden eri aivoalueiden välillä. Päälaenlohkon alaosan STS-alue säätelee esimerkiksi sosiaalista kognitiota ja visuumotorista integraatiota, eli tulkitsee näköhavainnot liikemalleiksi peilisolujärjestelmälle päälaenlohkolla ja Brocan alueella premotorisella aivokuorella (Redcay, 2008).



Kuva 1. Ihmisen peilisolujärjestelmä. Kuvassa näkyy järjestelmän rakenne ja niiden välinen kytkeä. Järjestelmä koostuu taaimmaisesta otsalohkopoimusta (posterior IFG) ja päälaenlohkon alueista (engl. rostral IPL, posterior STS). Ensisijainen näköhavainnoista tuleva tieto tulee päälaenlohkon alaosasta (engl. posterior STS) josta se kulkee päälaenlohkon kautta primaarisella aivokuorella (engl. rostral IPL) sijaitsevaan otsalohkopoimuun. Punainen nuoli kuvastaa tiedon siirtymistä päälaenlohkon alaosasta päälaenlohkon primaarisella aivokuorella sijaitsevaan osaan. Keltainen nuoli kuvastaa tiedonsiirtoa parietaalisesta peilisolujärjestelmästä otsalohkopoimuun, joka vastaa motorisista liikkeistä vastaavien neuronien aktivoinnista. Päälaenlohkon osa primaarisella aivokuorella liittyy liikkeen tarkoituksen tunnistamiseen. Muokattu lähteestä (Iacoboni & Dapretto, 2006). Kuva on tehty BioRenderillä

3.2 Peilisolujärjestelmän toiminnot

Peilisolujärjestelmän toimintoja on tutkittu erityisesti sosiaalisen kognition näkökulmasta. Keskeisiksi toiminnoiksi on ehdotettu muun muassa toiminnan ja sen tarkoituksen ymmärtämistä, imitaatiota sekä empatiaa (Rizzolatti & Craighero, 2004). Tutkijat määrittelevät peilisolujen roolin usein niiden anatomisen sijainnin ja fysiologisten ominaisuuksien perusteella. Tutkijat ovat todenneet toiminnan ymmärtämisen olevan järjestelmän ensisijainen tehtävä (Gallese ym., 2011). Tämä näkemys perustuu pitkälti tutkimuksiin, joiden mukaan visuaalinen stimulus aktivoi premotorisen aivokuoren alueita.

Vannuscorps ja Caramazza (2016) kyseenalaistivat hypoteesin, jonka mukaan käsitteellinen ajattelu ja ymmärtäminen edellyttävät sensorimotoristen mielikuvien aktivoitumista. Heidän tutkimuksensa osoittivat, että henkilöt, jotka ovat syntyneet ilman käsiä kykenevät tunnistamaan näkemiään käsien liikkeitä, vaikka liikkeille ei ole motorista vastinetta yksilöiden omissa aivoissa. Myös aivohalvauspotilaiden on osoitettu kykenevän liikkeen tunnistamiseen, vaikka peilisoluja sisältävät

alueet olisivat vaurioituneet (Bonini & Ferrari, 2011; Tarhan ym., 2015). Nämä tutkimukset eivät kuitenkaan anna täysin yksiselitteistä kuvaa, vaan kirjallisuudessa on myös vastakkaisia tuloksia. Esimerkiksi Urgesi ym. (2014) 11 tutkimuksen meta-analyysissä havaittiin, että motorisista aivovaurioista kärsivillä potilailla esiintyy vaikeuksia liikkeen tunnistamisessa. Tämä tulos tukee näkemystä, jonka mukaan peilisolujärjestelmä on mukana toiminnan havaitsemisessa ja sitä kautta tarkoituksen ymmärryksessä.

Iacoboni ym. (2005) ehdottivat peilisoluja sisältävien alueiden liittyvän sekä liikkeen tunnistamiseen, että sen tarkoituksen ymmärtämiseen. Tämä löydös laajensi merkittävästi käsitystä peilisolujen roolista. Thompson ym. (2019) ovat kuitenkin esittäneet, että peilisoluja sisältävät alueet eivät välttämättä ole vastuussa ensisijaista liikkeen tunnistusta seuraavista monimutkaisemmista toiminnoista. Heidän mukaansa tarkoituksen ymmärtäminen vaatii lisäkäsittelyä mentalisoivilla aivoalueilla. Kyseinen tutkimus kuitenkin vahvistaa aiempia havaintoja siitä, että peilisolualueet osallistuvat ainakin liikkeen perusmuotoiseen tunnistukseen.

Peilisolujärjestelmä on liitetty myös vahvasti imitaatioon. Liikkeen imitaatio yhdistää havaitut motoriset suoritukset monimutkaisiin neuraalisiin edustuksiin aivoissa (Buccino ym., 2004). Tämä näkemys on saanut valtavasti tukea tuoreemmissa tutkimuksissa, joissa on osoitettu, että imitaatio aktivoi samoja alueita kuin liikkeen havaitseminen ja suorittaminen (Schmidt ym., 2021). Lisäksi peilisolujen on esitetty olevan kytkettynä empatiaan muun muassa aivosarekkeen aktivaation kautta, mikä mahdollistaa havaitun toiminnan muuntamisen emotionaaliseksi kokemukseksi (Carr ym., 2003).

3.3 Tutkimuskentän haasteet

Peilisolujärjestelmää ja empatiaa koskeva tutkimus on tuottanut osittain ristiriitaisia tuloksia, mikä tekee kokonaiskuvan muodostamisesta haastavaa. Monet tutkijat ovat kyseenalaistaneet erityisesti peilisolujärjestelmän ja emotionaalisen empatian välisiä kausaalisuhteita koskevat tulkinnat. Keskeinen ongelma on tutkimusasetelmien heterogeenisuus: eri tutkimuksissa on käytetty vaihtelevia tehtäviä, potilasryhmiä ja mittareita, mikä vaikeuttaa tulosten suoraa vertailua. Esimerkiksi Bekkalin ym. (2021) meta-analyysissä korostetaan peilisolujärjestelmää koskevien tutkimusmenetelmien epätarkkuutta ja rajoitteita. Heidän mukaansa muun muassa EEG- ja fMRI-menetelmät havaitsevat vain laajoja aivojen aktivaatioalueita, minkä vuoksi tuloksista on vaikea tehdä johtopäätöksiä. Myös Schmidt ym. (2021) kritisoivat tutkimustiedon prosessointiin liittyviä ongelmia, kuten viereisten aktivaatioalueiden yhdistämistä ja tulosten keskiarvojen laskemista. Tämä vaikeuttaa aktivoivan ärsykkeen varmistamista. Peilisolujärjestelmän tutkimuksessa aktivaation on tapahtuva samoissa neuroneissa joka yksilössä, mutta fMRI-analyyseissa tätä ei voida varmistaa. Tulokset tulkitaan aina

epäsuoriksi viitteiksi peilisolujärjestelmän osallisuudesta. Haasteena on myös solutason tutkimusten vähäisyys, sillä niiden toteuttaminen terveillä koehenkilöillä on lähes mahdotonta. Mukamelin ym. (2010) epilepsiapotilailla suorittamassa tutkimuksessa havaittiin kuitenkin merkittävä määrä soluja, jotka vastaavat sekä itse koettuun että havaittuun stimulaatioon aivojen otsa- ja ohimolohkoissa. Tutkimus on yksi harvoista solutason todisteista, jotka osoittavat suoran yhteyden yksilön oman motorisen suorituksen ja toisen yksilön liikkeen havaitsemisen välillä.

Jacobs (2008) ja Decety (2010) ovat kritisoineet peilisolujärjestelmän laajaa tulkintaa ruumiillisen resonanssin (motor resonance) selittäjänä. Heidän mukaansa tutkimusnäyttö, mikä viittaa peilisolujärjestelmään empatian fysiologiseksi perustaksi, ei ole tarpeeksi vankkaa. Decety korosti, että peilisolujärjestelmän roolia ei voida ymmärtää luotettavasti pelkästään aivokuvantamistutkimusten perusteella, vaan tarvitaan myös leesiötutkimuksia. Peilisolujärjestelmää koskevassa kritiikissä toistuu usein huoli siitä, että aivokuvantamislöydöksiä on tulkittu liian suoraviivaisesti eli että tietyn aivoalueen aktivoituminen merkitsisi automaattisesti peilisolutoimintaa, jos alueen on aiemmin ehdotettu sisältävän peilisoluja. Mahdollisesti peilisoluja sisältävät alueet sisältävät myös muita soluja, joten on vaikea päätellä pelkkien aivokuvantamistulosten perusteella, mikä osuus juuri peilisoluilla on esimerkiksi empatian kaltaisissa ilmiöissä.

4 PEILISOLUT JA EMOTIONAALISEN EMPATIAN FYSIOLOGIA

Kognitiivisen neurotieteen tutkimukset viittaavat siihen, että peilisolujärjestelmä on fysiologisesti osallisena emotionaalisen empatian ilmenemisessä. Samalla aihe on kuitenkin kiistanalainen: yksimielisyyttä sen keskeisestä roolista ole saavutettu tiedeyhteisössä. Osa tutkijoista katsoo, että peilisolujärjestelmä tukee empatiaa vain epäsuorasti, osana laajempaa verkostoa. Ihmisaivojen peilisolututkimus perustuu edelleen laajojen aivoalueiden aktivaatioiden tarkasteluun, sillä nykyiset menetelmät eivät mahdollista yksittäisen peilisolvasteen seuraamista ihmisessä. Peilisolujärjestelmän asemaa emotionaalisen empatian ilmenemisessä pyritään kuitenkin ymmärtämään esimerkiksi emotionaalisen empatian mallintamisella, kivun havaitsemisella ja empatiakyvyn poikkeamilla.

4.1 Peilisolujärjestelmän merkitys empatian ilmenemisessä

Sosiaalisessa kommunikaatiossa keskeinen imitaatio tarvitsee peilisolujärjestelmän, limbisen järjestelmän ja aivosaarekkeen (engl. insula) yhteistyötä (Carr ym., 2003a; Schmidt ym., 2021). Peilisolut välittävät viestin toisen kokemuksesta limbiselle järjestelmälle, mikä osallistuu tunteiden, motivaation, muistin ja autonomisten toimintojen säätelyyn. Esimerkiksi tunnepitoisen ilmeen tunnistus vaatii värttinäpoimun (engl. fusiform gyrus), STS:n, mantelitulmakkeen sekä peilisolu- ja kasvojen tunnistusjärjestelmän aktivoimista. Carrin ym. (2003) mukaan aivosaarekkeella on keskeinen merkitys tiedon välittymisessä motorisista ilmentymisistä emotionaalisiin reaktioihin. Hermostimulaatiolla (engl. high-frequency electrical stimulation, HF-ES) on havaittu, että aivosaarekkeen aktivaatio liittyy voimakkaimmin negatiivisiin tunnetiloihin kuten vihaan, pelkoon ja ahdistukseen. Kun peilisolujärjestelmän mukainen nähdyn liikkeen edustus on aktivoitu, aivot ennustavat suunnitellun imitoidun liikkeen sensoriset seuraukset, jolloin imitaatio voidaan aloittaa.

Wickerin ym. (2003) havaitsivat fMRI:llä, että anteriorinen aivosaareke ja pihtipoimun alueet (engl. anterior cingulate cortex, ACC) aktivoituvat sekä koehenkilön tuntiessa inhoa että kun henkilö näki toisen tuntevan inhoa pahan hajun seurauksena. Anteriorinen aivosaareke ja mantelitulmake tukevat myös jaettuja edustuksia itsen ja toisen välillä havaitessa kipua, mikä liittyy tunteiden tunnistukseen ja emotionaaliseen reaktiivisuuteen (Tan ym., 2024). EEG- ja fMRI-tutkimuksissa havaitut aktivaatioalueet sijaitsevat imitaatioon ja tunnetilan havaitsemiseen liittyvillä alueilla, mikä viittaa peilisolujärjestelmän ja limbisen järjestelmän väliseen korrelaatioon empatian ilmenemisessä.

Nummenmaan ym. (2008) tutkimuksessa paikannettiin terveiden koehenkilöiden emotionaalisen ja kognitiivisen empatian aktivoimat aivoalueet suhteessa motoriseen toimintaan ja imitaatioon. Tutkimuksessa hyödynnettiin kuvia ihmisistä neutraaleissa ja uhkaavissa tilanteissa, mikä paljasti

eroja aivoalueiden aktivaatiokuvioissa. Uhkaavissa tilanteissa emotionaaliseen empatiaan liitetyt alueet aktivoituivat voimakkaasti, jolloin vasteita havaittiin tunteiden prosessointiin kytkeytyvillä limbisillä alueilla, kuten talamuksessa (näkökukkula), sekä aivokuoren alueilla, kuten värttinäpoimussa (engl. fusiform gyrus) ja alemman päälaenlohkon peilisoluja sisältävissä osissa. Tulokset osoittavat, että emotionaalinen empatia aktivoi kognitiivista empatiaa voimakkaammin premotorisen aivokuoren peilisolujärjestelmää, mikä tukee näkemystä, jonka mukaan kyseisellä järjestelmällä voi olla erityinen merkitys nimenomaan emotionaalisen empatian ilmenemisessä. Lisäksi tutkimuksessa havaittiin lisääntyntä toiminallista kytkeytyvyyttä talamuksen ja primaaristen somatosensoristen sekä motoristen aivokuoren alueiden välillä. Emotionaalinen empatia näyttää fasilitoivan somaattisten, sensoristen ja motoristen representaatioiden aktivoitumista, mikä johtaa voimakkaaseen neuraaliseen peilaamiseen tarkastelijan aivoissa.

Samankaltaisia neuraalisia edustuksia on havaittu myös eläinmalleissa. Caldarelli ym. (2026) tutkivat hiirillä toiselle yksilölle aiheutetun kivun (sähköisku häntään) havaitsemista. c-Fos proteiinin kartoitus (engl. c-Fos mapping) ja pupillidilaation mittaus osoittivat, että toisen yksilön kivun tulkitseminen aktivoi laajoja aivoalueita, kuten manteliumakkeen ja aivosaareskeen, ja johti mustuaisen laajenemiseen. Näköhavainnon aktivoima neuraalinen edustus viittaa siihen, että emotionaalisen empatian esiaste, tunnetartunta, toimii peilisolujärjestelmän kaltaisesti. Tämä tukee hypoteesia jaetusta emotionaalisesta tilasta ja osoittaa peilisolujärjestelmän ja affektiivisen resonanssin välistä päällekkäisyyttä.

Peilisolujen tutkimusta on myös hyödynnetty emotionaalisen prosessoinnin ja empatiakyvyn parantamiseen. Jahangardin ym. (2019) tutkimuksessa masennuspotilaiden aivoalueille, joissa tiedetään olevan paljon peilisoluja, kuten vasemmanpuoleisen parietaalilohkon alaosalle (engl. left IPL) kohdistettiin sarjamagneettistimulaatiota (engl. repetitive Transcranial Magnetic Stimulation, rTMS). Tavoitteena oli tehostaa emotionaalista prosessointia ja empatiaa verrattuna standardin aivoalueen (seutu, missä ei tiedettävästi ole peilisoluja) stimulointiin. Verrokkina käytettiin vasemmanpuoleista dorsolateraalista aivojen etuotsalohkon kuorikerrosta (engl. left dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC). Tuloksena tunteiden säätely eli emotionaalinen empatia parani rTMS:n seurauksena vasemmanpuoleisen IPL:n alueella enemmän verrattuna DLPFC:n alueeseen. Vaikka tutkimus ei osoittanut masennuspotilaiden yleisen voinnin paranemista, empaattisen kyvyn muutos viittaa yhteyteen peilisoluja sisältävien alueiden ja emotionaalisen prosessoinnin välillä.

Schmidt ym. (2021) osoittivat kolmen sosiaalikognitiivisen tehtävän ja kolmen menetelmän analyysillä niin kutsutun jaetun edustuksen järjestelmän (engl. system for shared neural representations) olemassaolon. Eri analyysimenetelmien yhdistäminen mahdollisti yhteisen neuraalisen aktivaation havaitsemisen sekä yksilö- että ryhmätasolla. Vaikka tutkimus ei suoraan

todista yksittäisten peilisolujen olemassaoloa ihmisaivoissa, se tarjoaa vahvaa tukea peilausmekanismien osallisuudesta sosiaaliseen kognitioon ja erityisesti emotionaaliseen empatiaan. Tutkijat kykenivät erottamaan eri sosiaalikognitiivisten prosessien neuraaliset aktivaatiot toisistaan, mikä tukee hypoteesia emotionaalisen ja kognitiivisen empatian fysiologisista eroista neuraalisessa edustuksessa. Tutkimustulosten mukaan peilisolujärjestelmä aktivoitui voimakkaammin emotionaalisen kuin kognitiivisen empatian aikana, mikä vahvistaa käsitystä peilisolujärjestelmästä sosiaalisen vuorovaikutuksen hermostollisena perustana.

4.2 Emotionaalisen empatian viitekehykset

Peilisoluja sisältävät aivoalueet aktivoituvat vaihtelevasti emotionaalisen empatian ilmetessä, jolloin voidaan tutkia tunteiden peilaamisen ja empatian välistä yhteyttä. Tutkimuksissa on havaittu aktivoitumista esimerkiksi päälaenlohkon IPL alueella empaattisen huolen seurauksena, ja empatian koettu määrä korreloi aktivoinnin laajuuteen (Plata-Bello ym., 2023). Tunteiden peilaaminen on todennäköisesti peilisolujärjestelmän sisältävän laajemman hermoverkon ominaisuus.

Peilisolujärjestelmän toiminta voidaan tarkastella osana sekä alhaalta ylös -tyyppistä tiedonkäsittelyä että havainto-toimintamallin (PAM) -viitekehystä. Toisen yksilön tunnetilan havaitseminen aktivoi aivojen PAM-järjestelmän, jonka keskeisenä osana peilisolujärjestelmä toimii. Tämän myötä syntyy automaattisia vasteita, jotka ohjaavat yksilöä lähestymään tai välttämään tilannetta, jolloin vaste etenee emotionaalisesta empatiasta kognitiivisen empatian kautta sympatiaksi. Peilisolujärjestelmä integroi visuaalisen ja tunnepitoisen tiedon muodostaakseen kokonaisvaltaisen neuraalisen edustuksen tapahtumasta. Järjestelmän visuomotoriset solut muuntavat havaitun liikkeen sisäiseksi liikevasteeksi, mikä valmistaa aivot ja kehon tarkoituksenmukaiseen toimintaan. PAM-mallin mukainen tahattomuus ja tiedottomuus toisen yksilön tunnetilan ymmärtämisestä tukee peilisolujen fysiologista luonnetta.

Alhaalta ylös -tiedonkäsittelytapa kuvaa myös peilisolujärjestelmän kaltaisia hermostollisia vasteita, jotka käynnistyvät havaitusta ärsykkeestä ilman laajaa ylhäältä ohjautuvaa tulkintaa. Yksilö ei omaa taustatietoja tapahtumasta eikä voi siten ymmärtää toiminnan tarkoitusta. Yksittäisistä sensorisista stimuluksista kerätty tieto käsitellään alitajuisesti, jolloin syntyy automaattinen vaste. Peilisolujärjestelmän luoma automaattinen vaste liittyy näköstimulukseen ja täten toisen yksilön tunnetilan havaitsemiseen. Molempien tuloksena syntyvä reaktio ja “tunteen jakaminen” perustuvat vain yksilön tulkitsemaan tunnetilaan. Peilisolujärjestelmä ja emotionaalinen empatia voidaan liittää toisiinsa, sillä molemmissa on samankaltainen tapa rakentaa tietoa, jolloin peilisolujärjestelmä voidaan mieltää esimerkkinä alhaalta ylös -tiedonkäsittelystä. Peilisoluja sisältävät aivoalueet

liittyvät kuitenkin vain ensisijaiseen liikkeentunnistusprosessiin. Sen sijaan liikkeen tarkoituksen ymmärtäminen edellyttää korkeampaa kognitiivista prosessointia.

4.3 Kivun havaitseminen fysiologisena esimerkkinä

Kivun havaitseminen aktivoi neuraalisia mekanismeja, jotka liittyvät oman kivun kokemiseen sekä tunteen jakamiseen ja säätelyyn. Tutkimus perustuu usein funktionaaliseen magneettikuvaukseen (fMRI), jossa mitataan tietyn kiputilan havaitsemisen seurauksena syntyneitä aivojen aktiivisuuteen liittyviä veren happipitoisuuden muutoksia.

Kipu on paras tapa osoittaa peilisolujen ja muiden alueiden yhteistyö. Empaattisen kivun keskeinen hermoverkko koostuu samoista hermorakenteista, jotka osallistuvat oman kivun kokemiseen, esimerkiksi anteriorisesta aivosaareskeesta, pihtipoimun alueista (ACC) ja otsalohkopoimun (IFG) seuduista. Fyysisen kivun havaitseminen aktivoi empatiaan liitetyt alueet aivoissa, kuten pihtipoimun ja etuotsalohkon sekä liikkeen ymmärrykseen osallistuvan alemman otsalohkopoimun. Aktivoituvat aivoalueet ovat osittain päällekkäisiä niiden alueiden kanssa, jotka on liitetty peilisolujärjestelmään (esim. Suzuki ym., 2024). Rotilla on myös havaittu pihtipoimun ACC:n alueella peilisolujen kaltaista aktivaatiota (Carrillo ym., 2019), mikä tukee ajatusta, että peilisolujärjestelmä on ainakin osittain vastuussa emotionaalisen empatian ilmenemisestä.

Kun kivun aiheuttamia somatosensorisia vasteita on tutkittu magnetoencefalografialla (engl. magnetoencephalography, MEG), on primaarisen somatosensorisen aivokuoren alueella havaittu eroavaisuuksia tilanteissa, joissa seurattiin kipua aiheuttavia ja kipua aiheuttamattomia tilanteita. Perustason verrattuna ~10-Hz värähtelyt vaimenivat kipua aiheuttavissa tilanteissa voimakkaammin, mikä viittaa primaarisen somatosensorisen aivokuoren aktivaatioon seurattessa kipua aiheuttavia tilanteita. Tutkimus tarjoaa tukea näkemykselle, jonka mukaan peilisolujärjestelmään liitetyt sensorimotoriset mekanismit voivat osallistua empatian ilmenemiseen. (Cheng ym., 2008.)

4.4 Peilisolujärjestelmä ja empatiakyvyn poikkeamat

Tavanomaisesta empatiakyvystä poikkeavat häiriöt on liitetty toistuvasti peilisolujärjestelmän toimintaan. Järjestelmän toimintahäiriöiden ymmärtäminen on keskeistä empatiakyvyn poikkeamien tutkimuksessa, sillä järjestelmällä uskotaan olevan olennainen rooli yksilöiden välisessä vuorovaikutuksessa. Tutkimusnäyttö viittaa siihen, että autismikirjon häiriö ja psykopatia liittyvät toisistaan poikkeaviin neuraalisiin järjestelmiin, erityisesti tunteiden käsittelystä vastaavilla aivoalueilla. Siinä missä peilisolujärjestelmän yhteys limbiseen järjestelmään saattaa olla

vaimentunut psykopatiassa, autismikirjolla korostuvat haasteet esiintyvät sosiaalisten vihjeiden integraatiossa ja säätelyssä.

Autismikirjon häiriö eli ASD on keskushermoston kehityksellinen häiriö, joka vaikuttaa yksilön kykyyn havaita, tulkita ja jakaa tunnetiloja. Tämä voi häiritä toisen yksilön tunnetilan käsittämistä tai tämän aikeiden ymmärtämistä erityisesti imitaatiossa (Baron-Cohen & Wheelwright, 2004; Humphreys ym., 2007). Tällöin emotionaaliseen empatiaan liittyvät mekanismit kuten ne, jotka ovat vastuussa monimutkaisten sosiaalisten tunnetilojen jakamisesta, ovat vähemmän aktiivisia autismikirjon henkilöillä.

Krach ym. (2015) havaitsivat, että autismikirjon häiriön omaavilla henkilöillä esiintyi vähäisempää aktiivisuutta etummaisessa aivosaaressa (engl. anterior insular cortex, AIC) ja vastaavasti kohonnutta aktiivisuutta hippokampuksessa. Lvin ym. (2026) tutkimuksessa kuitenkin korostettiin, että ASD:ssä ilmenee usein alentunutta huomiota sosiaalisiin vihjeisiin ja välinpitämättömyyttä sosiaalisille palkkioille. Parietofrontaalisen peilisolujärjestelmän toimintahäiriö tai epänormaali aktivaatio on liitetty autismikirjon häiriöihin (Dapretto ym., 2006; Martineau ym., 2008; Oberman ym., 2005). Lisäksi on osoitettu, että peilisolujärjestelmän toimintahäiriöt eivät yksin selitä ASD:ssä ilmeneviä sosiaalisia puutoksia, vaan ongelma saattaa olla järjestelmissä, jotka säätelevät peilisolujärjestelmää tai kyseisten hermoverkkojen välisessä integraatiossa (Lv ym., 2026). Tällöin emotionaaliseen empatiaan liittyvä tunteen peilaaminen tapahtuu aivoissa, mutta aivot eivät osaa tulkita tätä tarkoituksenmukaiseksi sosiaalisesti toiminnaksi tai motivaatioksi auttaa, mikä aiheuttaa asynkronian aktivaatioalueen ja vasteen välillä.

Sosiaalista kognitiota ja visuomotorista integraatiota säätelevä STS-alue tulkitsee näköhavainnot liikemalleiksi peilisolujärjestelmälle. STS:n aliaktiivisuus on ehkä osallisena empatiakyvyn häiriössä esiintyvien sosiaalisten kohtaamisten vaikeuksissa ASD henkilöillä (Yoo ym., 2025). Aivokuoren on myös havaittu olevan ohuempi STS:n alueella, joka on vastuussa autismikirjon olennaisista piirteistä (Wallace ym., 2012). Ohuempi STS:n harmaa alue viittaa alentuneeseen aktiivisuuteen. Kun STS on vähemmän aktiivinen, se vaikuttaa näköhavaintojen analyysiin ja esimerkiksi silmien liikkeiden tunnistamiseen, jolloin eleiden puutteellinen tulkinta vaikuttaa sosiaalisen kommunikaation laatuun. STS:n alivirittyneisyys voi vaikuttaa peilisolujärjestelmän toimintaan, sillä puutteellinen näköhavainnon vastaanotto vaikuttaa tämän siirtymiseen peilisolujärjestelmän neuraaliseksi edustukseksi, jolloin tuloksena on häiriintynyt tulkinta näköhavainnosta. On kuitenkin hyvä korostaa, että autismikirjon henkilöt elävät hyvin erilaisten oireiden kanssa ja neuraalisen aktiivisuuden ohjaamat fysiologiset muutokset eroavat oireiden perusteella, jolloin suurempi häiriö korreloi alempaan peilisolujärjestelmän aktiivisuuteen.

Psykopatia on oireyhtymä, jossa korostuvat affektiivisen empatian puutteet, heikentynyt kyky tunnistaa ja kokea toisten tunteita sekä taipumus välinpitämättömyyteen tai manipuloivaan vuorovaikutukseen. Psykopatiaan liittyvä korostunut antisosiaalinen käyttäytyminen liitetään matalaan emotionaalisen empatian tasoon. Tutkimuksissa viitataan toistuvasti paralimbisten ja limbisten järjestelmien toimintahäiriöihin keskeisenä tekijänä psykopatian patogeneesissä. Anteriorinen aivosareke, manteliumake ja ventromediaalinen etuoslohko (vmPFC) ovat aivoalueita, joiden poikkeava tai heikentynyt toiminta on toistuvasti liitetty psykopatian piirteisiin (Kiehl ym., 2001; Birbaumer ym., 2005; Marsh ym., 2008). Seara-Cardoson ym. (2016) osoittivat fMRI-menetelmällä, että kun yksilöllä esiintyy paljon psykopaattisia piirteitä kuten vähäistä vastetta tunnepitoisiin ilmeisiin, hänellä havaitaan alentunutta aktiivisuutta aivosarekkeen, manteliumakkeen ja vmPFC:n alueilla. Prefrontaalisen aivokuoren ja paralimbisten alueiden harmaan aineen ohenemista on myös havaittu ainakin psykopatian antisosiaalisessa muodossa sekä lapsilla että aikuisilla, mikä on linjassa peilisolujärjestelmän toimintahäiriöiden kanssa (Ermer ym., 2013; Müller ym., 2008).

Peilisolujärjestelmään vaikuttaa myös aivosarekkeen toimintahäiriöt, jolloin tunteen peilaaminen ei tapahdu normaalisti ärsykkeestä huolimatta. Tällöin yksilö saattaa peilata ilmeen motorisesti, mutta sitä seuraava tunnereaktio ei tapahdu, sillä viesti ei kulje aivosarekkeesta eteenpäin. Yksilö ymmärtää loogisesti mitä toinen tuntee, mutta ei tunne sitä itse. Meffert ym. (2013) havaitsivat, että kun psykopaatteja pyydettiin ymmärtämään toisen yksilön tunnetilaa, peilisoluja sisältävät alueet aktivoituvat. Alueet eivät aktivoituneet automaattisesti, mutta niitä pystyttiin aktivoimaan joissain määrin tahdonalaisesti. Aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu, että psykopatian piirteitä omaavilla henkilöillä esiintyy usein heikentynyt tai vaimentunut vaste emotionaalisiin ärsykkeisiin verrattuna terveisiin yksilöihin.

5 JOHTOPÄÄTÖKSET

Empatian hermostollinen perusta on mielenkiintoinen ja monimuotoinen tutkimuskohde, joka rakentuu useiden aivorakenteiden välisten yhteyksien varaan. Tutkimusnäytön perusteella emotionaalisen empatian voidaan esittää muodostuvan eräänlaisena ketjuna, jonka osana toimii peilisolujärjestelmän suorittama motorinen stimulaatio. Peilisolujärjestelmä sopii erinomaisesti Prestonin ja de-Waalin (2002) ehdottamaan havainto-toimintamalliin empatiasta ja edustaa hyvin alhaalta ylös -tiedonkäsittelytapaa ihmisaivoissa.

Peilisolujärjestelmän toimintaan liitetyt ydinalueet, kuten alempi otsalohkon poimu (IFG) ja alempi päälaenlohkon poimu (IPL) osallistuvat toisen yksilön liikkeiden ja ilmeiden automaattisen mallintamisen aivoissa aistiärsyksen aktivoimana. Motorisen havainnon muuttaminen tunnekokemukseksi vaatii kuitenkin laajempaa verkostoa ja monimutkaisempia prosesseja kuten yhteyden limbiseen järjestelmään. Keskeisessä roolissa tässä integraatiossa on esimerkiksi anteriorinen aivosaareske, joka muuntaa peilisolujärjestelmän tuottaman motorisen tiedon subjektiiviseksi kokemukseksi toisen ihmisen kivusta tai ilosta.

Empatiakyvyn poiketessa tavanomaisesta esimerkiksi psykopatiassa, tämä neuraalinen kytkös on usein vaimentunut. Tällöin informaation siirtyminen muualle aivoihin ei ole tehokasta ja kognitiivinen ymmärrys toisen tilasta säilyy, vaikka yksilö ei koe tunnetta "omanaan". Alentunut hermostollinen aktiivisuus on linjassa peilisolujärjestelmän toimintahäiriöiden kanssa, mikä tukee näkemystä siitä, että psykopatia yhteydessä esiintyvät poikkeamat emotionaalisisessa empatiassa voivat osittain liittyä tämän järjestelmän poikkeavaan toimintaan. Myös autismikirjon häiriössä on osoitettu tavanomaisesta empatiakyvystä poikkeavaa aivotoimintaa. Parietofrontaalisen peilisolujärjestelmän toimintahäiriöt ja STS-alueen heikentynyt aktivaatio voivat yhdessä selittää ASD:ssä esiintyvät sosiaalisen vuorovaikutuksen haasteet.

Useammassa empatiakyvyn häiriössä korostuu hermoverkkojen väliset integraatio-ongelmat, mikä osoittaa, ettei peilisolujärjestelmä ole yksinään vastuussa emotionaalisen empatian ilmenemisestä. On tärkeää korostaa, että ihmisaivojen peilisolujärjestelmän tutkimus perustuu pitkälti fMRI-menetelmään, eikä nykyiset kuvantamismenetelmät vielä mahdollista solutason havainnointia terveillä ihmisillä. Menetelmää on kritisoitu sen rajallisen tarkkuuden vuoksi, minkä seurauksena tutkimuksissa ei ole voitu osoittaa yksittäisiä peilisoluja empatian fysiologiseksi perustaksi. Tällä hetkellä ei ole menetelmää, jolla voitaisiin suoraan mitata yksittäisen peilisolujärjestelmän hermosolun toimintaa terveissä ihmisissä. Vasteita voidaan myös tuottaa useilla eri tavoilla, mikä voi osaltaan selittää tutkimustulosten vaihtelua. Tämän vuoksi peilisolujen ja peilisolujärjestelmän merkitys emotionaalisen empatian ilmenemisessä on vielä epäselvä, vaikka tutkimukset viittaavat

siihen, että peilisolujen kaltainen mekanismi on olemassa ja että se vaikuttaa sosiaaliseen vuorovaikutukseen.

Empatian kaltaisten kognitiivisten prosessien tutkimusta on tärkeä jatkaa, vaikka 1990-luvun löydösten käynnistämä niin sanottu ”peilisolubuumi” onkin laantunut. Näiden prosessien neurobiologisen perustan ymmärtäminen on keskeistä, sillä se lisää tietoa kognitioon vaikuttavista tekijöistä. Tämä voi edistää kognitiivisia toimintoja heikentävien sairauksien ennaltaehkäisyä ja hoitoa. Syvällisempi neurobiologinen ymmärrys mahdollistaisi myös empatiakyvyn häiriöiden tarkemman diagnostiikan ja siirtäisi painopistettä pelkästä oirekuvauksesta kohti fysiologisia ja hermostollisia mittareita diagnostiikan tukena.

TEKOÄLYN KÄYTTÖ TUTKIELMASSA

Tässä kandidaatintutkielmassa on käytetty apuna DeepL-tekoälysovellusta tieteellisten termien kääntämiseen englannista suomeksi. Gemini-tekoälysovellusta (versio Gemini 3 Flash) on käytetty tekstin rakenteen suunnitteluun. Kirjoittaja on tarkistanut kaikki tekoälyn tuottamat käännökset ja vastaa tekstin lopullisesta sisällöstä ja tarkkuudesta.

LÄHDELUETTELO

- Baron-Cohen, S., & Wheelwright, S. (2004). The Empathy Quotient: An Investigation of Adults with Asperger Syndrome or High Functioning Autism, and Normal Sex Differences. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 34(2), 163–175.
<https://doi.org/10.1023/B:JADD.0000022607.19833.00>
- Bekkali, S., Youssef, G. J., Donaldson, P. H., Albein-Urios, N., Hyde, C., & Enticott, P. G. (2021). Is the Putative Mirror Neuron System Associated with Empathy? A Systematic Review and Meta-Analysis. *Neuropsychology Review*, 31(1), 14–57. <https://doi.org/10.1007/s11065-020-09452-6>
- Birbaumer, N., Veit, R., Lotze, M., Erb, M., Hermann, C., Grodd, W., & Flor, H. (2005). Deficient fear conditioning in psychopathy: A functional magnetic resonance imaging study. *Archives of General Psychiatry*, 62(7), 799–805. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.62.7.799>
- Bonini, L., & Ferrari, P. F. (2011). Evolution of mirror systems: A simple mechanism for complex cognitive functions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1225(1), 166–175.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06002.x>
- Bray, K. O., Anderson, V., Pantelis, C., Pozzi, E., Schwartz, O. S., Vijayakumar, N., Richmond, S., Deane, C., Allen, N. B., & Whittle, S. (2021). Associations between cognitive and affective empathy and internalizing symptoms in late childhood. *Journal of Affective Disorders*, 290, 245–253. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2021.04.034>
- Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G. R., Zilles, K., Freund, H.-J., & Rizzolatti, G. (2004). Neural Circuits Underlying Imitation Learning of Hand Actions: An Event-Related fMRI Study. *Neuron*, 42(2), 323–334. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(04\)00181-3](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(04)00181-3)
- Caldarelli, M., Zucca, S., Viglione, A., Stella, A., Nisar, R., Sagona, G., Papini, E. M., Carrara, F., Bovetti, S., Mazziotti, R. M., & Pizzorusso, T. (2026). Pupillometry and brain-wide c-Fos mapping uncover multimodal mirror emotional contagion related networks of mice. *iScience*, 29(2), 114827. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2026.114827>

- Carr, L., Iacoboni, M., Dubeau, M.-C., Mazziotta, J. C., & Lenzi, G. L. (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: A relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(9), 5497–5502. <https://doi.org/10.1073/pnas.0935845100>
- Carrillo, M., Han, Y., Migliorati, F., Liu, M., Gazzola, V., & Keysers, C. (2019). Emotional Mirror Neurons in the Rat's Anterior Cingulate Cortex. *Current Biology*, *29*(8), 1301-1312.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.024>
- Cattaneo, L., & Rizzolatti, G. (2009). The Mirror Neuron System. *Archives of Neurology*, *66*(5), 557–560. <https://doi.org/10.1001/archneurol.2009.41>
- Chartrand, T. L., & Bargh, J. A. (1999). The Chameleon Effect: The Perception-Behavior Link and Social Interaction. *Journal of Personality and Social Psychology: Attitudes and Social Cognition*, *76*(6), 893–910. <https://doi.org/DOI:10.1037/0022-3514.76.6.893>
- Cheng, Y., Yang, C.-Y., Lin, C.-P., Lee, P.-L., & Decety, J. (2008). The perception of pain in others suppresses somatosensory oscillations: A magnetoencephalography study. *NeuroImage*, *40*(4), 1833–1840. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.01.064>
- Cikara, M., Bruneau, E., Van Bavel, J. J., & Saxe, R. (2014). Their pain gives us pleasure: How intergroup dynamics shape empathic failures and counter-empathic responses. *Journal of Experimental Social Psychology*, *55*, 110–125. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2014.06.007>
- Cox, C. L., Uddin, L. Q., Di Martino, A., Castellanos, F. X., Milham, M. P., & Kelly, C. (2012). The balance between feeling and knowing: Affective and cognitive empathy are reflected in the brain's intrinsic functional dynamics. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *7*(6), 727–737. <https://doi.org/10.1093/scan/nsr051>
- Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., Bookheimer, S. Y., & Iacoboni, M. (2006). Understanding emotions in others: Mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nature Neuroscience*, *9*(1), 28–30. <https://doi.org/10.1038/nn1611>

- Decety, J., & Lamm, C. (2006). Human Empathy Through the Lens of Social Neuroscience. *The Scientific World Journal*, 6(1), 280363. <https://doi.org/10.1100/tsw.2006.221>
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91(1), 176–180. <https://doi.org/10.1007/BF00230027>
- Dimberg, U., & Thunberg, M. (2000). Unconscious facial reactions to emotional facial expressions. *Psychological Science (0956-7976)*, 11(1), 86. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00221>
- Dinstein, I., Hasson, U., Rubin, N., & Heeger, D. J. (2007). Brain areas selective for both observed and executed movements. *Journal of Neurophysiology*, 98(3), 1415–1427. <https://doi.org/10.1152/jn.00238.2007>
- Enticott, P. G., Arnold, S. L., Fitzgibbon, B. M., Hoy, K. E., Susilo, D. A., & Fitzgerald, P. B. (2012). Transcranial direct current stimulation (tDCS) of the inferior frontal gyrus disrupts interpersonal motor resonance. *Neuropsychologia*, 50(7), 1628–1631. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.03.016>
- Ermer, E., Cope, L. M., Nyalakanti, P. K., Calhoun, V. D., & Kiehl, K. A. (2013). Aberrant paralimbic gray matter in incarcerated male adolescents with psychopathic traits. *Journal of the American Academy of Child and Adolescent Psychiatry*, 52(1), 94-103.e3. <https://doi.org/10.1016/j.jaac.2012.10.013>
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., & al, et. (2005). Parietal Lobe: From Action Organization to Intention Understanding. *Science*, 308(5722), 662–667.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain: A Journal of Neurology*, 119 (Pt 2), 593–609. <https://doi.org/10.1093/brain/119.2.593>
- Gallese, V., Gernsbacher, M. A., Heyes, C., Hickok, G., & Iacoboni, M. (2011). Mirror Neuron Forum. *Perspectives on Psychological Science*, 6(4), 369–407. <https://doi.org/10.1177/1745691611413392>

- Gazzola, V., & Keysers, C. (2009). The observation and execution of actions share motor and somatosensory voxels in all tested subjects: Single-subject analyses of unsmoothed fMRI data. *Cerebral Cortex*, *19*(6), 1239–1255. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn181>
- Humphreys, K., Minshew, N., Leonard, G. L., & Behrmann, M. (2007). A fine-grained analysis of facial expression processing in high-functioning adults with autism. *Neuropsychologia*, *45*(4), 685–695. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.08.003>
- Iacoboni, M., & Dapretto, M. (2006). The mirror neuron system and the consequences of its dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, *7*(12), 942–951. <https://doi.org/10.1038/nrn2024>
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the Intentions of Others with One's Own Mirror Neuron System. *PLOS Biology*, *3*(3), e79. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030079>
- Iacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., & al, et. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, *286*(5449), 2526–2528.
- Jahangard, L., Tayebi, M., Haghghi, M., Ahmadpanah, M., Holsboer-Trachsler, E., Sadeghi Bahmani, D., & Brand, S. (2019). Does rTMS on brain areas of mirror neurons lead to higher improvements on symptom severity and empathy compared to the rTMS standard procedure? – Results from a double-blind interventional study in individuals with major depressive disorders. *Journal of Affective Disorders*, *257*, 527–535. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2019.07.019>
- Kiehl, K. A., Smith, A. M., Hare, R. D., Mendrek, A., Forster, B. B., Brink, J., & Liddle, P. F. (2001). Limbic abnormalities in affective processing by criminal psychopaths as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Biological Psychiatry*, *50*(9), 677–684. [https://doi.org/10.1016/s0006-3223\(01\)01222-7](https://doi.org/10.1016/s0006-3223(01)01222-7)
- Krach, S., Kamp-Becker, I., Einhäuser, W., Sommer, J., Frässle, S., Jansen, A., Rademacher, L., Müller-Pinzler, L., Gazzola, V., & Paulus, F. M. (2015). Evidence from pupillometry and

- fMRI indicates reduced neural response during vicarious social pain but not physical pain in autism. *Human Brain Mapping*, 36(11), 4730–4744. <https://doi.org/10.1002/hbm.22949>
- Ly, C., Song, D., Ni, J., Qing, H., & Quan, Z. (2026). Multiple neural networks from cognition to motivation of prosocial behaviour in rodents: Potential mechanism between empathy and autism spectrum disorder. *Progress in Neurobiology*, 259, 102892. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2026.102892>
- Madsen, E. A., Persson, T., Sayehli, S., Lenninger, S., & Sonesson, G. (2013). Chimpanzees Show a Developmental Increase in Susceptibility to Contagious Yawning: A Test of the Effect of Ontogeny and Emotional Closeness on Yawn Contagion. *PLoS ONE*, 8(10), e76266. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076266>
- Marsh, A. A., Finger, E. C., Mitchell, D. G. V., Reid, M. E., Sims, C., Kosson, D. S., Towbin, K. E., Leibenluft, E., Pine, D. S., & Blair, R. J. R. (2008). Reduced amygdala response to fearful expressions in children and adolescents with callous-unemotional traits and disruptive behavior disorders. *The American Journal of Psychiatry*, 165(6), 712–720. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.2007.07071145>
- Martineau, J., Cochin, S., Magne, R., & Barthelemy, C. (2008). Impaired cortical activation in autistic children: Is the mirror neuron system involved? *International Journal of Psychophysiology*, 68(1), 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2008.01.002>
- Meffert, H., Gazzola, V., den Boer, J. A., Bartels, A. A. J., & Keysers, C. (2013). Reduced spontaneous but relatively normal deliberate vicarious representations in psychopathy. *Brain*, 136(8), 2550–2562. <https://doi.org/10.1093/brain/awt190>
- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., & Fried, I. (2010). Single-Neuron Responses in Humans during Execution and Observation of Actions. *Current Biology*, 20(8), 750–756. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.045>
- Müller, J. L., Gänßbauer, S., Sommer, M., Döhnell, K., Weber, T., Schmidt-Wilcke, T., & Hajak, G. (2008). Gray matter changes in right superior temporal gyrus in criminal psychopaths.

- Evidence from voxel-based morphometry. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, *163*(3), 213–222. <https://doi.org/10.1016/j.psychresns.2007.08.010>
- Nummenmaa, L., Hirvonen, J., Parkkola, R., & Hietanen, J. K. (2008). Is emotional contagion special? An fMRI study on neural systems for affective and cognitive empathy. *NeuroImage*, *43*(3), 571–580. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.08.014>
- Oberman, L. M., Hubbard, E. M., McCleery, J. P., Altschuler, E. L., Ramachandran, V. S., & Pineda, J. A. (2005). EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders. *Cognitive Brain Research*, *24*(2), 190–198. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.01.014>
- Ochsner, K. N., Ray, R. R., Hughes, B., McRae, K., Cooper, J. C., Weber, J., Gabrieli, J. D. E., & Gross, J. J. (2009). Bottom-Up and Top-Down Processes in Emotion Generation: Common and Distinct Neural Mechanisms. *Psychological Science* (0956-7976), *20*(11), 1322–1331. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02459.x>
- Plata-Bello, J., Privato, N., Modroño, C., Pérez-Martín, Y., Borges, Á., & González-Mora, J. L. (2023). Empathy Modulates the Activity of the Sensorimotor Mirror Neuron System during Pain Observation. *Behavioral Sciences*, *13*(11), 947. <https://doi.org/10.3390/bs13110947>
- Preston, S. D., & De Waal, F. B. M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Sciences*, *25*(1), 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0140525X02000018>
- Redcay, E. (2008). The superior temporal sulcus performs a common function for social and speech perception: Implications for the emergence of autism. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *32*(1), 123–142. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.06.004>
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). THE MIRROR-NEURON SYSTEM. *Annual Review of Neuroscience*, *27*(Volume 27, 2004), 169–192. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230>

- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research, Mental representations of motor acts*, 3(2), 131–141. [https://doi.org/10.1016/0926-6410\(95\)00038-0](https://doi.org/10.1016/0926-6410(95)00038-0)
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The Cortical Motor System. *Neuron*, 31(6), 889–901. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00423-8](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00423-8)
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: Interpretations and misinterpretations. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(4), 264–274. <https://doi.org/10.1038/nrn2805>
- Schmidt, S. N. L., Hass, J., Kirsch, P., & Mier, D. (2021). The human mirror neuron system—A common neural basis for social cognition? *Psychophysiology*, 58(5), e13781. <https://doi.org/10.1111/psyp.13781>
- Schreier, S., Pijnenborg, G. H. M., & aan het Rot, M. (2013). Empathy in adults with clinical or subclinical depressive symptoms. *Journal of Affective Disorders*, 150(1), 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2013.03.009>
- Seara-Cardoso, A., Sebastian, C. L., Viding, E., & Roiser, J. P. (2016). Affective resonance in response to others' emotional faces varies with affective ratings and psychopathic traits in amygdala and anterior insula. *Social Neuroscience*, 11(2), 140–152. <https://doi.org/10.1080/17470919.2015.1044672>
- Shamay-Tsoory, S. G., Aharon-Peretz, J., & Perry, D. (2009). Two systems for empathy: A double dissociation between emotional and cognitive empathy in inferior frontal gyrus versus ventromedial prefrontal lesions. *Brain*, 132(3), 617–627. <https://doi.org/10.1093/brain/awn279>
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2004). Empathy for Pain Involves the Affective but not Sensory Components of Pain. *Science*, 303(5661), 1157–1162. <https://doi.org/10.1126/science.1093535>

- Suzuki, C., Ikeda, Y., Tateno, A., Okubo, Y., Fukayama, H., & Suzuki, H. (2024). Tramadol Effects on Brain Activity During Cognitive and Emotional Empathy for Pain: A Randomized Controlled Study. *The Journal of Pain*, 25(12), 104672.
<https://doi.org/10.1016/j.jpain.2024.104672>
- Tan, H., Zeng, X., Ni, J., Liang, K., Xu, C., Zhang, Y., Wang, J., Li, Z., Yang, J., Han, C., Gao, Y., Yu, X., Han, S., Meng, F., & Ma, Y. (2024). Intracranial EEG signals disentangle multi-areal neural dynamics of vicarious pain perception. *Nature Communications*, 15(1), 5203.
<https://doi.org/10.1038/s41467-024-49541-1>
- Tarhan, L. Y., Watson, C. E., & Buxbaum, L. J. (2015). Shared and Distinct Neuroanatomic Regions Critical for Tool-related Action Production and Recognition: Evidence from 131 Left-hemisphere Stroke Patients. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 27(12), 2491–2511.
https://doi.org/10.1162/jocn_a_00876
- Thompson, E. L., Bird, G., & Catmur, C. (2022). Mirror neuron brain regions contribute to identifying actions, but not intentions. *Human Brain Mapping*, 43(16), 4901–4913.
<https://doi.org/10.1002/hbm.26036>
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., & Rizzolatti, G. (2001). I Know What You Are Doing: A Neurophysiological Study. *Neuron*, 31(1), 155–165.
[https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00337-3](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00337-3)
- Urgesi, C., Candidi, M., & Avenanti, A. (2014). Neuroanatomical substrates of action perception and understanding: An anatomic likelihood estimation meta-analysis of lesion-symptom mapping studies in brain injured patients. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00344>
- Van Der Gaag, C., Minderaa, R. B., & Keysers, C. (2007). Facial expressions: What the mirror neuron system can and cannot tell us. *Social Neuroscience*, 2(3–4), 179–222.
<https://doi.org/10.1080/17470910701376878>

- Vannuscorps, G., & Caramazza, A. (2016). Typical action perception and interpretation without motor simulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(1), 86–91. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516978112>
- Wallace, G. L., Shaw, P., Lee, N. R., Clasen, L. S., Raznahan, A., Lenroot, R. K., Martin, A., & Giedd, J. N. (2012). Distinct Cortical Correlates of Autistic versus Antisocial Traits in a Longitudinal Sample of Typically Developing Youth. *The Journal of Neuroscience*, *32*(14), 4856–4860. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6214-11.2012>
- Wang, P., Zhu, M., Mo, S., Li, X., & Wang, J. (2021). The effect of somatosensory alpha transcranial alternating current stimulation on pain empathy is trait empathy and gender dependent. *CNS Neuroscience & Therapeutics*, *27*(6), 687–693. <https://doi.org/10.1111/cns.13631>
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J.-P., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2003). Both of Us Disgusted in My Insula: The Common Neural Basis of Seeing and Feeling Disgust. *Neuron*, *40*(3), 655–664. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(03\)00679-2](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00679-2)
- Yoo, G. E., Lee, E. Y., & Lee, E. (2025). Neural correlates of social motor coordination in autism: A systematic review and meta-analysis of fNIRS studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *177*, 106347. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2025.106347>
- Zaki, J., & Ochsner, K. N. (2012). The neuroscience of empathy: Progress, pitfalls and promise. *Nature Neuroscience*, *15*(5), 675–680. <https://doi.org/10.1038/nn.3085>