

De psychologie van denken en doen

De psychologie van denken en doen

De hogere functies van cognitie

Durk Talsma

| OWL PRESS |

Voorwoord

Dit tweede deel van de herziene editie van *De psychologie van denken en doen* gaat verder met de bespreking van de kernprocessen van de cognitieve psychologie en pikt de draad weer op waar Deel 1 stopte. Hoewel het onderscheid subtiel en enigszins impliciet blijft, zouden we kunnen stellen dat het kernthema van Deel 1 vooral het 'doen' betrof, terwijl dit voor het huidige Deel 2 het 'denken' betreft. Het feit dat de beide woorden in omgekeerde volgorde in de hoofdtitel staan lijkt misschien wat ongelukkig, maar heeft wel een praktische reden: de omgekeerde volgorde klinkt gewoon niet goed.

Deel 1 werd gekenmerkt door een belangrijk centraal thema, al bleef dat soms misschien ook wat impliciet, namelijk dat belangrijke aspecten van menselijke cognitie verklaard kunnen worden vanuit een evolutionair principe: simpele mechanismen om gevaar te ontwijken en kansen te benutten resulteerden gaandeweg in steeds complexere processen die onze evolutionaire voorouders in staat stelden om steeds complexere beslissingen te nemen en daarmee over steeds grotere tijdsschalen vooruit te denken. Om dit adequaat te kunnen doen hebben we uiteraard een geavanceerd geheugen nodig en het is op dit punt dat we in Deel 2 het verhaal weer oppikken. De drie hoofdstukken over het geheugen kunnen in dit opzicht misschien als kern van dit werk gezien worden. We zullen dan ook bespreken hoe zintuiglijke

informatie in het geheugen kan worden vastgelegd en hoe deze informatie meer of minder prioriteit krijgt, afhankelijk van de emotionele impact of van het belang ervan voor de doelen van het individu.

Het geheugen zelf vormt vervolgens weer een cruciaal startpunt voor de daaropvolgende thema's. Al onze in het geheugen opgeslagen kennis vormt namelijk een cruciale basis voor vaardigheden die we als 'hogere cognitie' kunnen omschrijven. Taalvaardigheden zijn intrinsiek gelinkt aan het verkrijgen van kennis en aan het delen ervan. Dit geldt ook voor onze hogere cognitieve functies: al onze denk- en redeneervaardigheden, alsook ons vermogen om puzzels op te lossen, creatieve oplossingen te vinden, te rekenen, objecten te categoriseren, of om expertise te ontwikkelen zouden nooit hebben kunnen bestaan zonder ons vermogen om nieuwe kennis op te slaan.

Een tweede kernthema dat in de beide delen aan bod komt, wordt gevormd door de *predictive coding*-theorie. Hoewel deze theorie ook in de eerste editie al vrij prominent aanwezig was, bleef dat daar vooral beperkt tot de eerste 12 hoofdstukken; de hoofdstukken die nu Deel 1 vormen. Deze nieuwe editie bespreekt veel nieuwe ontwikkelingen die het plausibel maken dat predictieve processen, en met name de verwerking van predictiefouten, belangrijke verklarende

mechanismen kunnen vormen voor veel hogere cognitieve processen. Dit laatste vormde dan ook een mooie gelegenheid om een van de belangrijkste omissies van de eerste editie te corrigeren: de vraag wat de aard van een representatie was, werd daar wat stiefmoederlijk beschreven. Het was destijds, begin 2018, een van de eerste stukken die voor de originele editie tot stand kwam en een volledige integratie met de rest van het werk kwam nooit volledig tot zijn recht. In deze nieuwe editie wordt deze vraag echter veel uitgebreider behandeld en ingebed in het predictive coding-raamwerk, waardoor een beter gebalanceerde visie ontstaat.

Deze nieuwe editie introduceert dan ook veel nieuwe ontwikkelingen. Zo zijn de afgelopen zes jaar belangrijke nieuwe inzichten over het functioneren van het geheugen in de literatuur verschenen. Inzichten die de klassieke geheugentheorieën serieus ter discussie stellen en die een mogelijke neurale basis voor de werking van het geheugen verder in detail uitwerken. Binnen de taalpsychologie is er veel aandacht voor de vraag hoe menselijke taalverwerking zich verhoudt tot die van generatieve artificiële intelligentie (AI). Deze discussie krijgt ook een plaats in het taalhoofdstuk. Daarnaast wordt er ook meer ingegaan op de ontwikkeling van taalvaardigheden. Tenslotte zijn er de afgelopen zes jaar veel baanbrekende inzichten over de neurale basis van deze processen gepubliceerd en deze ontwikkelingen worden ook besproken.

Sinds de COVID-19-crisis en de aanhoudende geopolitieke instabiliteit die daarop volgde, is de vraag hoe mensen overtuigingen kunnen vormen en hoe deze overtuigingen soms sterk beïnvloed kunnen worden door nepnieuws of andere vormen van misinformatie, weer bijzonder actueel geworden. De gevoeligheid voor *fake-news* en de (in)validiteit van drogredeneringen zijn dan ook belangrijke onderwerpen die in het thema hogere cognitie aan bod komen. Hier komt nu, onder andere, het onderscheid tussen valide en drogredeneringen aan de orde en ook de vraag wat het verschil is tussen kennis en overtuigingen. Ook hier spelen de predictieve eigenschappen van het brein weer een cruciale rol. Tot slot zijn een aantal belangrijke nieuwe thema's toegevoegd. Zo is het hoofdstuk over probleemoplossen en de ontwikkeling van expertise uitgebreid met een stuk over creativiteit; een belangrijke menselijke vaardigheid, waarover nog veel te weinig bekend is, en waarbij het onderzoek hierover pas in de laatste jaren weer een beetje vlot getrokken is.

Een laatste ontwikkeling, die ook al kort in Deel 1 werd geïntroduceerd, is de introductie van AI in het dagelijks leven. Deze introductie, die ook in de context van taalpsychologie al even werd genoemd, heeft echter ook belang-

rijke maatschappelijke consequenties en implicaties voor menselijke cognitie. Daarnaast is het echter belangrijk om deze ontwikkelingen te kaderen in een historische context. Deze belangrijke thema's worden binnen het thema "Hogere cognitie" verder uitgewerkt in verschillende kaderstukjes.

Een belangrijke discussie binnen de universitaire gemeenschap is momenteel in hoeverre AI gebruikt mag worden en wat de eventuele consequenties van AI kunnen zijn. Dit doet misschien ook de vraag reizen in hoeverre AI is gebruikt bij het schrijven van dit werk. In principe is het hele werk het resultaat van handarbeid en alle gedachtenstreepjes (*em-dashes*; vaak gezien als een teken van AI-gebruik) zijn van mijzelf afkomstig. Toch zijn er misschien een paar hele indirecte reflecties van AI in de tekst terug te vinden. In de zomer van 2025, 15 jaar na de start van mijn aanstelling als lesgever, raakte ik stevig gepikeerd door een verzoek van de centrale administratie van mijn universiteit om mijn beheersing van het Nederlands formeel te bewijzen middels een taalattest, met een tijdelijke obsessie voor de Nederlandse taalregels als gevolg. Daardoor heb ik steekproefsgewijs een paar paragrafen door *ChatGPT* laten controleren op stilistische en grammaticale consistentie, om vervolgens te concluderen dat ik mij meestal niet kon vinden in de voorgestelde aanpassingen en ik die dan ook grotendeels verworpen heb. Wel werd een deel van de literatuur die in hoofdstuk 12 wordt besproken gevonden via google scholar labs; de AI-variant van google scholar.

Dit laatste hoofdstuk is voor deze editie dan ook grotendeels opnieuw geschreven. Hoewel het in de eerste editie persoonlijk een van mijn favoriete hoofdstukken was, bleek het qua onderwerpen te weinig focus te hebben en daarmee ook niet goed aan te sluiten bij de andere hoofdstukken. In de nieuwe editie is de focus verlegd naar het snijvlak van fundamenteel en toegepast cognitief psychologisch onderzoek en biedt het daarmee ook een kijkje in de toepassingsmogelijkheden van de cognitieve psychologie.

De eerste editie van het handboek eindigde met de woorden: "De cognitieve psychologie is [...] spannender dan ooit". Deze woorden zijn in principe nog steeds van toepassing. Veel van de belangrijke maatschappelijke veranderingen die recent plaatsvonden hadden 6 jaar geleden niet voorzien kunnen worden, dus het is nog steeds een belangrijke (maar ook bijna een onmogelijk te beantwoorden) vraag wat de toekomst gaat brengen inzake onderzoek. Eén belangrijke ontwikkeling die in de eerste editie werd genoemd is de verschuiving van laboratorium- naar online onderzoek. Door de COVID-19-crisis is deze ontwikkeling in een versnelling terechtgekomen, maar mogelijk zien we de komende jaren

weer een terugkeer naar klassieke laboratoriumstudies nu blijkt dat AI in staat is om menselijke responsen zodanig te emuleren dat ze niet van menselijke proefpersonen te onderscheiden zijn.

De afgelopen decennia werden gekenmerkt door een bijzonder sterke groei van de neurowetenschappen, maar het is de vraag of dit momentum de komende tijd volgehouden kan worden. Het huidige politieke klimaat is – met name in de Verenigde Staten – het onderwijs en wetenschappen niet erg gunstig gezind en op het moment dat dit voorwoord geschreven wordt, wordt het nieuws overheerst door de Amerikaanse aanvallen op Iran en de globale tekorten aan fossiele brandstoffen die daar het gevolg van zijn. Zal dit resulteren in een globale economische crisis? Of zal die nog op tijd worden afgewend? Het menselijk brein probeert het verleden te gebruiken om de toekomst te voorspellen, maar op dit moment kan geen enkele glazen bol in ons hoofd voorspellen hoe de wereld er het komende decennium voor zal staan. De tijden blijven spannend, maar ik blijf optimistisch.

Uiteraard wens ik nogmaals iedereen te bedanken die ik ook Deel 1 heb genoemd. Daarnaast ben ik ook veel dank verschuldigd aan de leden van de opleidingscommissie psychologie voor hun akkoord om deze nieuwe editie vorm

te geven en om mijn opleidingsonderdelen een mooie plaats te geven in de herziene bachelor psychologie. Ook wil ik graag Johan Braeckman bedanken: Johan, je introductie tot het werk van John von Neumann is bijzonder invloedrijk geweest voor delen van deze revisie, en ook je evolutionaire kijk op de mens en diens gedrag heeft dit aspect ook sterker benadrukt. En uiteraard ook mijn familie, vrienden en collega's die op de een of andere wijze hebben bijgedragen. Tot slot aan Juliette: het waren hectische tijden voor ons allebei. Een boekrevisie en het afronden van een doctoraat laten zich eigenlijk niet combineren, maar toch is het ons gelukt! Deel 1 is daarom ook aan jou opgedragen! Deel 2 wil ik graag opdragen aan iedereen die mij geïnspireerd heeft om een wetenschappelijke carrière te kiezen en trouw te blijven aan mijn principes.

Gent, 30 maart 2026,
Durk Talsma

Scan deze QR-code als je tussentijdse updates over de inhoud van dit boek wil raadplegen.



*So many things I think about
When I look far away
Things I know, things I wonder
Things I'd like to say*

– Neil Peart (Rush) – Mystic Rhythms

INHOUD

THEMA 1. LEREN EN GEHEUGEN

HOOFDSTUK 1

De architectuur van het geheugen

1	INLEIDING	25	7	HET SEMANTISCH GEHEUGEN	44
2	DE NEURALE BASIS VAN HET GEHEUGEN	27	7.1	HIËRARCHIE VAN CONCEPTEN	45
2.1	MODULARITEIT	27	7.2	DE AARD VAN CONCEPTEN	46
2.2	CONSOLIDATIE	28	7.2.1	De neuronale codering van concepten	48
2.3	DE DUURZAAMHEID VAN HERINNERINGEN	29	7.2.2	Het hub-en-spaakmodel	48
2.3.1	Consolidatie en slaap	29	7.3	SCHEMA'S EN SCRIPTS	49
2.3.2	Synaptische plasticiteit	31	8	HET NON-DECLARATIEVE GEHEUGEN	51
3	OVERZICHT VAN LANGETERMIJN-GEHEUGENSYSTEMEN	32	9	VOORBIJ HET ONDERSCHIED TUSSEN DECLARATIEF EN NON-DECLARATIEF	52
4	AMNESIE	33	9.1	EEN VAGE GRENS TUSSEN IMPLICIETE EN EXPLICIETE GEHEUGENPROCESSEN	53
5	HET DECLARATIEF GEHEUGEN	36	9.2	PROCESMODELLEN	53
5.1	OVEREENKOMSTEN TUSSEN HET EPISODISCH EN SEMANTISCH GEHEUGEN	38	9.2.1	Henkes procesmodel	53
6	HET EPISODISCH GEHEUGEN	39	9.2.2	Het componentenmodel van Cabeza en Moscovitch	54
6.1	DE PERMASTORE	39	10	BESLUIT	57
6.2	HERKENNING VS. HERINNERING	40	11	SAMENVATTING	57
6.3	HET BINDING OF ITEM AND CONTEXT-MODEL	41	12	AANBEVOLEN LITERATUUR	59
6.4	HERINNERING	42			
6.5	HET CONSTRUCTIEVE GEHEUGEN	42			

De dynamiek van ons geheugen

1	INLEIDING	61	4.3	DOMEINSPECIFIEK OF -GENERIEK?	76
2	HET MULTISTORE-GEHEUGENMODEL	62	4.4	AANDACHT, PERCEPTIE EN LANGETERMIJNGEHEUGEN	76
2.1	SENSORISCHE OPSLAGPLAATSEN	62	4.4.1	Enkelvoudige opslagmodellen	77
2.1.1	Sperlings partial report studies	62	4.4.2	Enkelvoudige opslagmodellen: de rol van de hippocampus	77
2.1.2	Het visueel-sensorisch geheugen	63	4.4.3	Het drie-componentenmodel	78
2.1.3	Het auditief-sensorisch geheugen	63	4.4.4	De regio van directe toegang	79
2.2	HET KORTETERMIJNGEHEUGEN	64	4.4.5	De nauwe focus van aandacht	79
2.2.1	De geheugenspanne	64	4.5	DE NEURALE BASIS VAN HET WERKGEHEUGEN	80
2.2.2	De seriële positiecurve	64	4.6	GEHEUGENREACTIVATIE HERBEKEKEN	81
2.2.3	Geheugenverlies	65	4.7	WERKGEHEUGEN: BESLUIT	81
2.2.4	Vergeeten in het kortetermijsgeheugen	65	5	LEREN EN VERGETEN	83
3	HET WERKGEHEUGEN	66	5.1	NIVEAUS VAN VERWERKING	83
3.1	COMPONENTEN VAN HET WERKGEHEUGEN	67	5.1.1	Distinctiviteit	84
3.1.1	Fonologische buffer	67	5.1.2	Het effect van relevantie	84
3.1.2	Het visuospatiale kladblok	68	5.2	LEREN DOOR OPHALING	85
3.1.3	De episodische buffer	70	5.2.1	Het testing-effect	85
3.1.4	De central executive	70	5.2.2	Leren en predictiefouten	86
3.2	WERKGEHEUGEN EN BEWUSTE ERVARING	71	5.3	VERGETEN	87
3.3	WERKGEHEUGENCAPACITEIT	71	5.3.1	Ebbinghaus' bespaarmethode	87
3.3.1	De leesspanne	71	5.3.2	Vergeetcurves	87
3.3.2	De operatiespanne	71	5.3.3	Verval	88
3.3.3	De N-backtaak	71	5.4	INTERFERENTIETHEORIE	88
3.3.4	Werkgeheugencapaciteit en suppressie van irrelevantie informatie	72	5.4.1	Proactieve interferentie	88
3.4	OBJECTEN, EIGENSCHAPPEN EN DETAIL	73	5.4.2	Retroactieve interferentie	89
3.5	SLOT PLUS AVERAGING-MODEL	74	5.4.3	Interferentie en de hippocampus	90
3.6	ONZEKERHEID EN PRIORITEIT	74	5.5	GEMOTIVEERD VERGETEN	91
4	HET WERKGEHEUGEN HERBEKEKEN	75	5.6	CUE-AFHANKELIJK VERGETEN	91
4.1	WERKGEHEUGEN ALS EEN EMERGENTE EIGENSCHAP VAN HET BREIN	75	5.7	ACTIEF VERGETEN	92
4.2	WERKGEHEUGEN EN DE ENCODERING VAN GEBEURTENISSEN	76	6	BESLUIT: DYNAMISCHE ENGRAMMEN, CONSOLIDATIE EN HERCONSOLIDATIE	92
			7	SAMENVATTING	93
			8	AANBEVOLEN LITERATUUR	95

Het alledaags geheugen

1	INLEIDING	97	5.9.5	Visuele inbeelding	109
2	VERSCHILLENDE BENADERINGEN VOOR GEHEUGENONDERZOEK	98	5.9.6	Monitoring op accuraatheid	109
2.1	DE TRADITIONELE BENADERING	98	6	OOGGETUIGENVERKLARINGEN	110
2.2	ALLEDAAGS-GEHEUGENBENADERING	98	6.1	DE FEILBAARHEID VAN HET GEHEUGEN	110
3	DE KNEEDBAARHEID VAN ONS LANGETERMIJNGEHEUGEN	99	6.1.1	Het misinformatie-effect	112
4	ONDERZOEKSMETHODES	99	6.1.2	Beïnvloeding door de situatie	113
4.1	DAGBOEKSTUDIES	99	6.1.3	Verwachting en bedreiging	114
4.2	BEPERKINGEN VAN DAGBOEKSTUDIES	100	6.2	PROBLEMEN BIJ DADERIDENTIFICATIE	114
5	HET AUTOBIOGRAFISCH GEHEUGEN	102	6.2.1	Gezichtsherkenning en line-ups	114
5.1	AUTOBIOGRAFISCH VERSUS EPISODISCH GEHEUGEN	102	6.2.2	Het andere-raseffect	115
5.2	HET ZELF-GEHEUGENSYSTEEM	102	6.2.3	Herkenning en familiariteit	115
5.2.1	Autobiografische kennisdatabase	102	6.2.4	Geheugen en veroudering	116
5.2.2	Het werkende zelf	103	6.3	VERBETEREN VAN OOGGETUIGENVERSLAGEN	116
5.3	REUKZIN EN GEHEUGEN	103	6.3.1	Aanpassing in line-upprocedures	116
5.4	FLASHBULB MEMORIES	104	6.3.2	Verbeteren van de ondervragingsprocedures	116
5.4.1	Zijn flashbulb memories speciaal?	104	6.3.3	Focus op eerste indruk	117
5.4.2	Levendigheid	105	7	FALSE MEMORIES	117
5.5	HERINNERINGEN EN LEVENSLLOOP	106	8	PROSPECTIEF GEHEUGEN	121
5.6	KINDERAMNESIE	106	8.1	PROCESSEN DIE BETROKKEN ZIJN BIJ HET PROSPECTIEF GEHEUGEN	121
5.6.1	Een onvolgroeid brein	106	8.2	TWEE VERSCHILLENDE VORMEN	122
5.6.2	Repressie	107	8.3	PROSPECTIEF GEHEUGEN IN HET DAGELIJKS LEVEN	122
5.6.3	Het cognitieve zelf	107	8.3.1	Interrupties	122
5.6.4	Sociaal-culturele ontwikkeling	107	8.3.2	Het onderbreken van gewoontes	123
5.6.5	Twee-stadiatheorie	107	8.3.3	Gewoontevorming	123
5.6.6	Neurogenesis	107	8.3.4	Multitasking	123
5.7	REMINISCENTIEBULT	108	8.4	THEORETISCHE PERSPECTIEVEN	123
5.7.1	Het levensscript	108	8.4.1	PAM-theorie	124
5.7.2	Onverwachtheid en het gevoel van controle	108	8.4.2	Multiprocess-theorie	124
5.8	DE NEURALE BASIS VOOR HET OPHALEN VAN AUTOBIOGRAFISCHE HERINNERINGEN	109	8.5	LATERE THEORETISCHE ONTWIKKELINGEN	125
5.9	HET MODEL VAN CABEZA EN ST. JACQUES	109	8.5.1	Dynamic multiprocess framework	125
5.9.1	Zoeken en gecontroleerde verwerking	109	8.5.2	Prospective memory decision control theory	125
5.9.2	Zelfreferentiële processen	109	8.6	RECENTE ONTWIKKELINGEN	126
5.9.3	Recollectie	109	8.7	EPISODIC FUTURE THINKING	126
5.9.4	Emotionele verwerking	109	8.8	PROSPECTIEF GEHEUGEN: BESLUIT	127
			9	SAMENVATTING	127
			10	AANBEVOLEN LITERATUUR	129

THEMA 2. TAALPSYCHOLOGIE

HOOFDSTUK 4

Functies van taal

1	INLEIDING	133	8	SOCIALE INTERACTIE IN ONLINE MEDIA	145
2	WAT IS TAAL?	134	8.1	ZELFMONITORING	146
2.1	IS TAAL EEN UNIEK MENSELIJKE EIGENSCHAP? ..	134	8.2	TAALPERCEPTIE EN PREDICTIVE CODING	147
2.2	IS TAAL AANGEBOREN?	135	9	PRAGMATIEK	148
2.3	PIDGINTALEN	135	9.1	THEORETISCHE BENADERINGEN	149
2.4	GENETISCH ONDERZOEK	135	10	VERHAALVERWERKING	153
2.5	DE ONTWIKKELING VAN TAALVAARDIGHEDEN ..	136	10.1	INFERENTIES	153
3	BEÏNVLOEDT TAAL ONS DENKEN? ..	136	10.1.1	Logische inferenties	153
4	VOOR- EN NADELEN VAN MEERTALIGHEID	137	10.1.2	Overbruggende inferenties	153
5	TAALPSYCHOLOGIE ALS WETENSCHAPPELIJKE DISCIPLINE ..	138	10.1.3	Uitgebreide inferenties	153
5.1	EIGENSCHAPPEN VAN TAAL DIE WOORDHERKENNING BEÏNVLOEDEN	138	10.1.4	Complexe inferenties	153
5.2	ONDERZOEKSMETHODES	138	10.2	INFERENTIES: THEORETISCHE BENADERINGEN ..	154
5.3	GROTE TAALMODELLEN	138	10.2.1	Constructionistische benadering ..	154
6	SPRAAK ALS COMMUNICATIE-MIDDEL	139	10.2.2	Minimalistische benadering	155
6.1	GRICEAANSE STELREGELS	140	10.2.3	Geheugengebaseerde benadering ..	155
6.2	GEMEENSCHAPPELIJKE GROND	140	10.2.4	Search after meaning	155
6.2.1	Audience design: het perspectief van de spreker	140	10.2.5	Individuele verschillen en werkgeheugencapaciteit	155
6.2.2	Perspectief van de luisteraar	142	10.2.6	Integratie van zinsbetekenis en context	155
6.3	HET BEËINDIGEN VAN EEN CONVERSATIE	143	10.3	SCHEMATHEORIEËN	156
7	NON-VERBALE COMMUNICATIE	143	10.3.1	Strategische inferenties	157
7.1	HET WISSELEN VAN SPREKERS	144	10.4	HET CONSTRUCTIE-INTEGRATIEMODEL VAN KINTSCH	158
7.2	GEBAREN	144	10.5	SITUATIEMODELLen	160
7.3	PROSODISCHE CUES	144	10.6	EVALUATIE	161
7.4	DISCOURSEMARKERINGEN	144	11	SCHRIJVEN: HET CREËREN VAN KENNIS	162
7.5	GEBARENTAAL	145	12	SAMENVATTING	162
			13	AANBEVOLEN LITERATUUR	164

Taalperceptie en -begrip

1	INLEIDING	167	6.3	PROCESSEN DIE SPRAAKHERKENNING VERBETEREN	184
2	LEZEN EN LUISTEREN: VERSCHILLEN EN OVEREENKOMSTEN	167	6.3.1	Segmentatie	184
3	LEZEN VAN LOSSE WOORDEN	168	6.3.2	Fonemisch restauratie-effect	184
3.1	WOORDHERKENNING	168	6.3.3	Categorische perceptie en de lexicale identificatieshift (Ganong-effect)	184
3.1.1	Het interactieve activatiemodel	168	7	GESPROKEN-WOORDHERKENNING: THEORIEËN	185
3.1.2	Positiecodering	169	7.1	MOTORTHEORIE	185
3.1.3	De invloed van betekenis en verwachting	170	7.2	COHORTMODEL	186
3.1.4	Priming en verwachting	170	7.3	HET TRACE-MODEL	188
3.1.5	De rol van fonologie	171	8	NEUROPSYCHOLOGIE: GESPROKEN- WOORDHERHALING	189
4	HARDOP LEZEN VAN GESCHREVEN WOORDEN	172	8.1	HET DRIE-ROUTERAAMWERK	189
4.1	DYSLEXIE	173	8.1.1	Auditieve-analysesysteem	189
4.1.1	Oppervlaktedyslexie	173	8.1.2	Lexicons en semantische systemen	190
4.1.2	Fonologische dyslexie	173	8.1.3	Fonemische responsbuffer	190
4.2	THEORETISCHE BENADERINGEN	174	8.1.4	Drie routes	190
4.2.1	Analogiemodellen	174	8.2	STOORNISSEN IN HET HERHALEN VAN WOORDEN	190
4.2.2	Het triangle-model	174	8.2.1	Woordbetekenisdoofheid	190
4.2.3	Dual-route cascade-model	175	8.2.2	Transcorticale sensorische afasie	191
4.2.4	Grafeem-foneemconversie (route 1)	176	8.2.3	Diepe dysfasie	191
4.2.5	De lexicale routes	176	9	ZINSONTLEDING	191
4.2.6	Convergerende ideeën	177	9.1	DE INVLOED VAN SYNTAX EN SEMANTIEK	191
5	HET LEZEN VAN ZINNEN	177	9.1.1	Syntactische ambiguïteit	191
5.1	OOGBEWEGINGEN	178	9.2	PROSODIE EN LEESTEKENS	192
5.2	EZ-READER	178	9.3	THEORIEËN OVER ZINSONTLEDING	193
5.2.1	Parallele versus seriële processen	180	9.3.1	Het garden path-model	193
5.2.2	Evaluatie	180	9.3.2	Minimal attachment	193
6	LUISTEREN NAAR SPRAAK	182	9.3.3	Late closure	193
6.1	SPRAAKHERKENNINGSPROCESSEN: EEN OVERZICHT	182	9.3.4	Constraint-based theorieën	194
6.2	BELANGRIJKE PERCEPTUELE FENOMENEN	182	9.3.5	Unrestricted race-model	196
6.2.1	Het segmentatieprobleem	182	9.4	GOED-GENOEGREPRESENTATIES	196
6.2.2	Contexteffecten	183	9.5	PREDICTIEMODELLEN	198
6.2.3	Coarticulatie	183	10	SAMENVATTING	198
6.2.4	Accenten en individuele verschillen	183	11	AANBEVOLEN LITERATUUR	199

Taalproductie

1	INLEIDING	201	5	SPRAAKPRODUCTIE: NEUROPSYCHOLOGIE	219
2	SPREKEN EN SCHRIJVEN: OVEREENKOMSTEN EN VERSCHILLEN	202	5.1	AFASIE	219
2.1	OVEREENKOMSTEN	202	5.1.1	Broca's afasie	220
2.2	VERSCHILLEN	202	5.1.2	Wernickes afasie	220
3	SPRAAKPRODUCTIE	202	5.1.3	Broca's versus Wernickes afasie	220
3.1	BASALE EIGENSCHAPPEN VAN GESPROKEN TAAL	202	5.1.4	Niet vloeiende afasie: agrammatisme	220
3.2	PLANNING VAN SPRAAK	203	5.1.5	Vloeiende afasie: anomie	222
3.3	VERSPREKINGEN	205	5.1.6	Vloeiende afasie: jargonafasie	223
3.3.1	Woordverwisselingsfouten	205	5.2	NEURALE BASIS VOOR SPRAAKPRODUCTIE	224
3.3.2	Spoonerismen	205	6	SCHRIJVEN	226
3.3.3	Morfeemverwisselingsfouten	205	6.1	SCHRIJFPROCESSEN	226
3.3.4	Getalovereenkomstfouten	205	6.1.1	Onderzoek naar schrijfvaardigheid	227
3.3.5	Semantische substituties	205	6.2	SCHRIJVEN VERSUS TYPEN	227
3.3.6	Freudiaanse versprekingen	205	6.2.1	Handschrift en motorcommando's	228
3.4	LEREN SPREKEN	207	6.2.2	Typen	229
4	SPRAAKPRODUCTIETHEORIEËN	209	6.2.3	Typen en taal	230
4.1	SPREADING ACTIVATION-THEORIE	209	7	SPELLING	231
4.1.1	Evidentie	211	7.1	EEN NEUROPSYCHOLOGISCH SPELLINGSMODEL	231
4.1.2	Foutdetectiemechanismen	212	7.1.1	Fonologische dysgrafie	231
4.2	WEAVER++	212	7.1.2	Oppervlaktedysgrafie	232
4.2.1	Evidentie: toegang tot grammaticale en fonologische informatie	213	7.1.3	Onafhankelijke verwerking?	232
4.2.2	Evidentie: puntje van de tong	214	7.2	EEN OF TWEE ORTHOGRAFISCHE LEXICONS?	232
4.2.3	Evidentie: competitie	215	8	SAMENVATTING	233
4.2.4	Evidentie: lemmaselectie	216	9	AANBEVOLEN LITERATUUR	235
4.2.5	Beperkingen	216			
4.3	NIEUWE SPRAAKPRODUCTIEMODELLEN	216			
4.4	'GOED GENOEG' TAALPRODUCTIE	218			

THEMA 3. HOGERE COGNITIE

HOOFDSTUK 7

Mentale representaties en redeneervaardigheid

1	INLEIDING	239	7.4	WASONS SELECTIETAAK	256
2	ZIJN MENTALE REPRESENTATIES NOODZAKELIJK?	239	7.4.1	Mogelijke oorzaken voor een lage prestatie	256
3	WAT IS DE AARD VAN EEN REPRESENTATIE?	240	7.5	SOCIAALCONTRACTTHEORIE	257
3.1	BEELDENDE REPRESENTATIES	241	7.5.1	Relevantietheorie	257
3.2	CONCEPTUELE REPRESENTATIES	241	8	DEDUCTIEF REDENEREN: SYLLOGISMEN	258
3.3	STATISTISCHE PATRONEN IN NEURALE NETWERKEN	242	8.1	SYLLOGISTISCHE FOUTEN	258
3.4	EENHEID EN DIVERSITEIT VAN REPRESENTATIES IN HET PREDICTIEVE BREIN	242	9	DEDUCTIEF REDENEREN: BEPERKENDE FACTOREN	259
3.5	HOE WORDT EEN CONCEPT GEREPRÉSENTEERD? ..	243	9.1	WERKGEHEUGENCAPACITEIT	259
3.6	TAAL EN CONCEPTEN	245	9.2	HET WAARHEIDSPRINCIPE	259
3.7	DE ONTWIKKELING VAN CONCEPTEN IN HET OPGROEIENDE BREIN	246	9.3	GELOOFWAARDIGHEIDSBIAIS	260
4	DE ROL VAN MENTALE REPRESENTATIES IN REDENEERPROCESSEN	247	9.4	FEELING OF RIGHTNESS EN INTUÏTIEVE LOGICA ..	260
5	DUALE SYSTEEMTHEORIEËN	249	10	DE NEURALE BASIS VAN FORMEEL REDENEREN	261
6	INDUCTIEF REDENEREN	251	10.1	STADIA	262
6.1	DE KALKOEN VAN RUSSELL	251	10.2	INDIVIDUELE VERSCHILLEN	263
6.2	HYPOTHESETOETSING	251	11	INFORMEEL REDENEREN	264
6.3	DE 2-4-6-TAAK	251	11.1	DEDUCTIEF VERSUS INFORMEEL REDENEREN ...	264
6.4	GESIMULEERDE ONDERZOEKSOMGEVINGEN ...	252	11.1.1	Motivatie	264
7	DEDUCTIEF REDENEREN: CONDITIONELE LOGICA	253	11.1.2	Waarschijnlijkheid	265
7.1	EEN KORTE INTRODUCTIE IN DE KLASSIEKE LOGICA	253	12	BESLUIT: ZIJN MENSEN RATIONEEL?	267
7.1.1	Conditioneel redeneren	253	12.1	HET DUNNING-KRUGER-EFFECT	267
7.1.2	Conditionele redeneerproblemen ..	254	12.2	WAT IS RATIONALITEIT	268
7.2	BEÏNVLOEDING DOOR IRRELEVANTE CONTEXT ..	254	12.3	WAARHEIDSBEOORDELINGEN	270
7.3	CONDITIONEEL REDENEREN: STRATEGIEËN	256	13	SAMENVATTING	270
			14	AANBEVOLEN LITERATUUR	272

Getal en categorie

1	INLEIDING	275	4	CATEGORISCHE REPRESENTATIE	294
2	NUMERIEKE COGNITIE	276	4.1	DE AARD VAN CONCEPTEN EN CATEGORIEËN	294
2.1	DE REPRESENTATIE VAN GROOTTE	278	4.2	CATEGORIEËN GECLASSIFICEERD	297
3	GETALSREPRESENTATIE	279	4.3	CONCEPTIDENTIFICATIE	297
3.1	HET VERWERKEN VAN GETALLEN	280	4.3.1	Associatievorming versus hypothesetoetsing	297
3.2	HET SYMBOLISCHEAFSTANDSEFFECT	280	4.3.2	Het effect van feedback	298
3.3	DE APPREHENSIESPAN	280	4.3.3	Het hypothesenbestand	299
3.4	SUBITEREN	281	5	REPRESENTATIE VAN SLECHT GEDEFINIEERDE CONCEPTEN	300
3.4.1	Werkgeheugencapaciteit	281	5.1	TYPEREENDHEID	300
3.4.2	De wet van Weber	281	5.2	MULTIDIMENSIONALE STIMULI	300
3.4.3	Patroonherkenning	282	5.2.1	Integratie van informatie	301
3.4.4	Biologische basis van subiteren	282	5.2.2	Multidimensionale eigenschappen van natuurlijke stimuli	302
3.5	SCHATTEN	283	5.2.3	Het categoriseren van emoties	302
3.6	IS ER EEN ONDERSCHIED TUSSEN SUBITEREN EN SCHATTEN?	283	5.2.4	Neuropsychologische en neuroimaging-data	302
3.7	TELLEN	284	5.3	THEORETISCHE BENADERINGEN	303
3.7.1	Strategieën	284	5.3.1	Integratie van informatie	303
3.7.2	Hardop tellen	284	5.3.2	Prototypemodellen	304
3.8	HET SNARC-EFFECT	285	5.3.3	Exemplaarmodellen	304
3.9	GETALSREPRESENTATIE IN HET WERKGEHEUGEN: DE MENTAL NUMBER LINE	285	5.3.4	Beslissingsmodellen	304
3.10	REKENEN	286	5.3.5	De neurale basis van categorisatie	304
3.10.1	Eenvoudig hoofdrekenen	286	5.4	VARIABILITEIT EN CATEGORIEGRENZEN	305
3.10.2	Het probleemgrootte-effect	287	5.5	HET EENVOUDSPRINCIPE	306
3.10.3	De rol van het werkgeheugen	287	5.5.1	Regels en uitzonderingen	307
3.10.4	Het COMP-model	287	6	SAMENVATTING	308
3.10.5	Complex hoofdrekenen	288	7	AANBEVOLEN LITERATUUR	309
3.11	HOOFDREKENEN: THEORETISCHE BENADERINGEN	289			
3.11.1	Het abstract code model	289			
3.11.2	Het triple code model	289			
3.11.3	Het encoding complex model	289			
3.11.4	Neurale basis voor rekenvaardigheid	290			
3.12	DYSCALCULIE	291			

Beoordelen en beslissen

1	INLEIDING	311	7	ONDERZOEK NAAR BESLISSEN	324
2	BEOORDELINGSPROCESSEN	312	7.1	BESLISSEN EN DE ACCUMULATIE VAN EVIDENTIE	324
2.1	INTUÏTIEVE STATISTIEK EN NUMERIEKE VAARDIGHEDEN	312	7.2	UTILITEITSTHEORIE	326
2.2	HET THEOREMA VAN BAYES	313	7.3	PROSPECTTHEORIE	326
2.3	HET TAXIPROBLEEM	313	7.3.1	Het dominantieprincipe	327
2.4	BEOORDELINGEN GEBASEERD OP HEURISTIEKEN	315	7.3.2	Het framingeffect	328
3	HEURISTIEKEN EN BIASES	315	7.3.3	Het verzonken-kosteneffect	329
3.1	LINDA EN DE CONJUNCTIEDWALING	315	7.3.4	Neurale correlaten van winst, verlies en verwachting	331
3.2	JAWS EN DE BESCHIKBAARHEIDSHURISTIEK	316	7.3.5	Verliesaversie in het dagelijks leven	331
3.3	ONDERSTEUNING-THEORIE	317	7.3.6	Prospecttheorie: beperkingen	332
3.4	BIASES EN NORMATIEVE THEORIEËN	318	7.3.7	Prospecttheorie: nieuwe varianten	332
4	WERKEN MET CONCRETE EENHEDEN: NATUURLIJKE-FREQUENTIEHYPOTHESE	319	8	EMOTIONELE FACTOREN	333
4.1	EVIDENTIE	320	8.1	IMPACTBIAS	333
4.2	BIASED SAMPLING	320	8.2	OMISSIEVOORKEUR	334
5	CAUSALE MODELLEN	321	8.3	STATUS-QUOBIAS	334
6	SNELLE EN ZUINIGE HEURISTIEKEN	321	8.4	EEN RATIONEEL-EMOTIONEEL MODEL VOOR BESLISSINGSVERMIJDING	335
6.1	NEEM DE BESTE	321	8.5	DE SOCIAAL-FUNCTIONALISTISCHE BENADERING	335
6.2	HERKENNINGSHURISTIEK	322	9	COMPLEXE BESLISSINGEN	337
6.3	DE HIAATHEURISTIEK	322	9.1	DE MEERVOUDIGE-ATTRIBUTEN-UTILITEITSTHEORIE	337
6.4	REDUNDANTIE VAN INFORMATIE	322	9.2	GEBONDEN RATIONALITEIT	338
6.5	COGNITIEVE ZUINIGHEID	323	9.2.1	Predictie en rationaliteit	338
6.6	BIASES EN DEBIASING-STRATEGIEËN	323	9.2.2	Eliminatie-door-aspectentheorie	338
			9.3	BESLISSINGSSTRATEGIEËN	339
			10	SAMENVATTING	340
			11	AANBEVOLEN LITERATUUR	342

Probleemoplossing, creativiteit en expertise

1	INLEIDING	345	7	STRATEGIEËN VOOR PROBLEEMOPLOSSING	360
2	PROBLEEMOPLOSSING	346	7.1	DE GENERAL PROBLEM SOLVER	360
2.1	KENMERKEN VAN PROBLEEMOPLOSSING	346	7.2	TYPES VAN PROBLEMEN	360
2.1.1	Goed gedefinieerde versus slecht gedefinieerde problemen	346	7.2.1	Toren van Hanoi	360
2.1.2	Kennisarme versus kennisrijke problemen	346	7.2.2	Rivieroversteekpuzzels	360
2.1.3	Doelgerichtheid	347	7.3	HEURISTIEKEN EN ALGORITMES	361
2.1.4	Betrokkenheid van Systeem 2-processen	347	7.3.1	Means-ends-analyse	361
2.1.5	Onmiddellijke oplossing kan niet worden gevonden	347	7.3.2	Hill climbing	362
2.2	PRODUCTIEF VERSUS REPRODUCTIEF DENKEN	347	7.3.3	Voortgangsmonitoring	362
3	INZICHT	348	7.4	PLANNING	362
3.1	INZICHT: ALLES OF NIETS?	348	7.4.1	Hoe ver plannen we vooruit?	362
3.2	DE NEURALE BASIS VAN INZICHT	349	7.4.2	Cognitieve gierigheid	363
3.3	INZICHT EN ERVARING	349	8	PROBLEEMOPLOSSING OP BASIS VAN ANALOGIEËN	363
3.3.1	Functionele gefixeerdheid	350	8.1	HET STRALINGSPROBLEEM VAN DUNCKER	364
3.3.2	Einstellung	350	8.2	OVEREENKOMSTEN TUSSEN DE PROBLEMEN	364
4	REPRESENTATIONELE VERANDERINGSTHEORIE	351	9	DE ONTWIKKELING VAN EXPERTISE	367
4.1	HET MONITOREN VAN DE VOORTGANG	351	9.1	SOORTEN EXPERTISE	368
4.2	PROCESSEN BETROKKEN BIJ REPRESENTATIONELE VERANDERING	352	9.1.1	Schaakexpertise	368
4.3	EVIDENTIE	352	9.1.2	Medische expertise	368
4.4	ZOEKEN NA INZICHT	353	9.2	SCHAAKEXPERTISE	368
5	INCUBATIE	355	9.2.1	Chunking-theorie	369
5.1	INCUBATIE EN SLAAP	355	9.2.2	Sjabloontheorie	369
5.2	VERGETEN EN HET INCUBATIE-EFFECT	355	9.3	MEDISCHE EXPERTISE	372
6	CREATIVITEIT	356	9.3.1	Impliciete versus expliciete redeneringen	372
6.1	KLASSIEKE CREATIVITEITSTHEORIEËN	356	9.3.2	Efficiëntie van herkenningsprocessen	374
6.2	EEN PREDICTIVE CODING-BENADERING VAN CREATIVITEIT	357	9.3.3	Patroonherkenning en beslissingsprocessen	374
6.3	INZICHT, CREATIVITEIT EN GEHEUGEN	359	9.3.4	Ervaring versus expertise	375
			9.3.5	Doelbewust oefenen	375
			10	SAMENVATTING	377
			11	AANBEVOLEN LITERATUUR	379

THEMA 4. VERBREIDING

HOOFDSTUK 11

Sociale cognitie

1	INLEIDING	383	5	EEN INTEGRATIEF MODEL VOOR SOCIALE COGNITIE	397
2	IMPLICIETE SOCIALE COGNITIE	384	5.1	THEORY OF MIND	397
3	SOCIALE PRIMING	385	5.2	SOCIALE HERINNERINGEN	398
4	DE NEURALE BASIS VAN SOCIALE COGNITIE	387	5.3	MENTALISATIE	399
4.1	SOCIALE PERCEPTIE	387	6	JOINT ACTION	403
4.2	SOCIALE UITSLUITING	387	6.1	JOINT ATTENTION: GEDEELDE REPRESENTATIES .	404
4.3	PLAATSVERVANGENDE PIJN	387	6.2	ACTIEOBSERVATIES	404
4.4	AANRAKING VAN EEN ANDER	388	6.3	TAKEN DELEN	404
4.5	AFLEIDEN VAN INTENTIES EN EMOTIES	388	6.4	ACTIECOÖRDINATIE	405
4.5.1	De amygdala en de sociale beoordeling van gezichten	389	6.5	AGENCY	406
4.5.2	De ventromediale prefrontale cortex: sociaal redeneren en beslissen	390	7	SOCIAAL BESLISSSEN	406
4.5.3	De somatosensorische cortex: empathie en simulatie	390	7.1	NEUROECONOMICS	409
4.6	HET SPIEGELNEURONENSYSTEEM	391	7.2	SOCIALE DILEMMA'S	409
4.6.1	Spiegelneuronen en het begrip van acties: evidentie	392	7.3	VERTROUWEN	410
4.6.2	Spiegelneuronen en actiebegrip: beperkingen	393	8	MORELE DILEMMA'S	410
4.6.3	Spiegelneuronen en emoties	393	9	SAMENVATTING	414
4.6.4	Spiegelneuronen en gebarentaal ...	395	10	AANBEVOLEN LITERATUUR	415
4.6.5	Spiegelneuronen en predictive coding	395			
4.6.6	Mirror touch synesthesia	397			

Cognitieve psychologie in de praktijk

1	INLEIDING	417	6	BALANS EN ORIËNTATIE	435
2	HUMAN FACTORS: COGNITIEVE PSYCHOLOGIE OP DE WERKVLOER	417	6.1	WANDELEN WE IN CIRKELS WANNEER WE VERDWAALD ZIJN?	435
2.1	MEDISCHE BLUNDERS DOOR SOFTWAREPROBLEMEN	418	6.2	ORIËNTATIE EN ACTIE IN GEWICHTSLOOSHEID	436
2.2	VERSCHILLENDE TYPES FOUTEN	419	7	SPORTPSYCHOLOGIE	438
2.3	FOUTEN VERSUS SCHENDINGEN	419	8	COGNITIE EN EDUCATIE	441
2.4	LATENT VERSUS ACUUT FALEN	420	9	GEZONDHEIDSZORG EN REVALIDATIE	442
2.5	VERTROUWEN OP AUTOMATISCHE SYSTEMEN	421	9.1	COGNITIEVE VEROUDERING	442
3	COGNITIEVE ERGONOMIE	422	9.2	MENTAAL WELZIJN EN REVALIDATIE	443
3.1	MENTALE BELASTING, SOFTWARE EN GEBRUIKSVRIENDELIJKHEID	423	9.3	COCHLEAIRE IMPLANTATEN EN SENSORISCHE SUBSTITUTIE	444
3.2	FEEDBACK EN SITUATIEBESEF	423	9.4	BREIN-COMPUTERINTERFACES	444
3.3	VISUELE LAY-OUT VAN DE INTERFACE	424	10	COGNITIE EN RECHT	445
3.4	ROUTINEMATIGE HANDELINGEN	425	11	SAMENVATTING	446
3.5	CONSISTENTE PROTOCOLLEN	425	12	AANBEVOLEN LITERATUUR	447
3.6	SCREENING VAN BAGAGE EN VISUEEL ZOEKEN	425			
4	MENTALE VERMOEIDHEID	426			
5	VERKEERSPSYCHOLOGIE	429			
5.1	ALCOHOL, DRUGS EN VERKEER	430			
5.2	SIGNALISATIE EN HERKENNING	430			
5.3	DE NOODZAAK VOOR VERKEERSBORDEN	431			
5.4	AANRAAKSCHERMEN EN VERKEERSVEILIGHEID	431			
5.5	RIJHULPSYSTEMEN	431			
5.6	SNELHEIDSOVERTREDINGEN	432			
5.7	WEGONTWERP EN VERKEERSVEILIGHEID	433			
5.8	GPS-NAVIGATIE EN COGNITIEVE KAARTEN	434			
5.9	WANDELROUTES EN VOORKEUREN	434			
	APPENDIX: BAYESIAANSE INFERENTIE	448			
	BEGRIPPENLIJST	452			
	LITERATUUR	468			





THEMA 1

LEREN EN GEHEUGEN

HOOFDSTUK 1

De architectuur van het geheugen

HOOFDSTUK 2

De dynamiek van ons geheugen

HOOFDSTUK 3

Het alledaags geheugen

De architectuur van het geheugen

1 INLEIDING

Terwijl je bij je ouders op zolder tussen je oude spullen aan het rommelen bent, kom je een doos met schoolfoto's tegen waarvan je dacht dat ze al lang verloren waren gegaan. Terwijl je de foto's doorneemt, valt het je op dat je medeleerlingen er zoveel jonger uitzien dan ze in je herinnering waren. Het zien van de foto's doet je terugdenken aan het begin van je middelbareschooltijd. Je gedachten gaan terug naar die tijd en verschillende herinneringen komen weer boven. Terwijl je de foto's overloopt, komen de namen van je klasgenoten weer terug en herinner je je weer de eindeloze pauzes die je doorbracht met je vriendenclubje, die ene jongen aan wie je zo'n hekel had en die ene keer toen je – volslagen onterecht – de les uitgestuurd werd. Hoe heette die leraar en welk vak gaf hij ook alweer? Je denkt aan de goede en de slechte momenten: die bijzondere keer toen op het examen precies datgene werd gevraagd wat je had geleerd, waardoor je een heel hoog cijfer haalde. Maar, wat had je toen ook alweer geleerd? Je denkt aan de tekenlessen waarbij je altijd zo snel doorhad hoe je een bepaalde techniek moest toepassen, of aan de zwemles, waar je er ondanks de beste intenties maar niet in slaagde om de hand-en-beencoördinatie onder de knie te krijgen. Totdat je op een gegeven moment, zonder dat je wist wat je anders deed, de juiste slag te pakken had.

Dit scenario illustreert de complexiteit van ons geheugen: hoewel we denken dat informatie die eenmaal in

ons **langetermijngeheugen** is opgeslagen, permanent is vastgelegd, zien we dat onze herinneringen regelmatig vertekend worden, zoals het feit dat je klasgenoten er zoveel jonger uitzagen dan je je herinnert. Alle herinneringen aan persoonlijke episodes uit je leven, zoals de herinnering aan de pauzes, medeleerlingen of specifieke incidenten, zijn opgeslagen in het **episodisch geheugen**. Deze herinneringen worden echter apart opgeslagen van de feiten die je hebt geleerd op school. Die laatste bevinden zich in het **semantisch geheugen** en het feit dat je je niet meer kunt herinneren welk vak die ene vervelende leraar ook alweer gaf, impliceert dat het semantische en het episodische geheugen twee aparte geheugensystemen vormen.

Beide geheugensystemen zijn onderdeel van het expliciete, **declaratieve geheugen**. Dat is het geheugen waar het bewustzijn expliciete toegang toe heeft. Aan de andere kant kennen we ook een **non-declaratief** geheugen. Dat is het geheugen waar vaardigheden, zoals het gebruik van schildertechnieken of zwemslagen, in opgeslagen zijn. In tegenstelling tot het declaratieve geheugen hebben we geen bewuste toegang tot dit non-declaratieve geheugen. We kunnen vaardigheden daarom ook alleen maar leren door ze heel vaak gecontroleerd te herhalen. Het leren van deze vaardigheden blijft impliciet, zoals blijkt uit het voorbeeld van de zwemles waarin je je niet kunt herinneren hoe je de slag in kwestie hebt geleerd.

Het hiervoor geschetste onderscheid tussen de verschillende geheugensystemen werd in de periode tussen ongeveer 1950 en de vroege jaren zeventig gevormd op basis van het werk van onder anderen de Canadese neuropsychologe Brenda Milner (1962, 1963), in het bijzonder haar studies bij de beroemde geheugenpatiënt HM (ZIE KADER 1.1), en de

Canadees-Estlandse geheugenonderzoeker Endel Tulving (1972). In het huidige en in het volgende hoofdstuk zullen we uitgebreid bespreken hoe deze systemen zich manifesteren en hoe ze verband met elkaar houden, maar laten we, voordat we daaraan beginnen, eerst starten met de vraag hoe een herinnering in het geheugen opgeslagen kan worden.

KADER 1.1

HET SUCCES VAN HENRY MOLAISON'S GEFAALDE HERSENOPERATIE

Op 1 september 1953 voerde de Amerikaanse neurochirurg William Scoville een experimentele operatie uit op de toen 27-jarige Henry Molaison (ZIE FIGUUR). Met behulp van een handboor en een vacuümbuis verwijderde hij het deel van Molaisons brein dat bekendstaat als de hippocampus. De jonge Molaison had twintig jaar eerder een ernstige schedelfractuur opgelopen als gevolg van een fietsongeluk en hij had sindsdien last van zware epileptische aanvallen, die regelmatig leidden tot black-outs en verlies van controle over zijn lichaamsfuncties.

Scoville, in die tijd een van de bekendste neurochirurgen in de Verenigde Staten, had een intuïtief vermoeden dat de hippocampus, een hersengebied dat onderdeel is van wat destijds het limbisch systeem werd genoemd, betrokken was bij de aanvallen. Het limbisch systeem werd in die tijd geassocieerd met emoties, maar over de precieze werking was nog weinig bekend. De operatie was gedeeltelijk succesvol, in de zin dat de epileptische aanvallen drastisch waren verminderd. Al spoedig bleek Molaison echter een veel groter probleem te hebben: hij bleek niet meer in staat te zijn om nieuwe persoonlijke herinneringen vast te houden, om zich nieuwe feiten te herinneren, en ook zijn herinneringen aan de periode tot enkele jaren voor de operatie waren in meer of mindere mate aangetast.

Toen Scoville zich de consequenties van de operatie realiseerde, informeerde hij de vooraanstaande geheugen-expert Wilder Penfield hierover. Penfield gaf vervolgens een beginnende doctoraatsstudente, Brenda Milner, de opdracht om Molaison te onderzoeken. Uit de resultaten die Milner verzamelde, bleek dat Molaison nog wel in staat was om informatie gedurende een aantal minuten vast te houden, maar dat hij deze informatie vergat zodra zijn aandacht ervan werd afgeleid. De nieuwe informatie kon dus wel gedurende een korte tijd worden vastgehouden, maar niet meer permanent in het geheugen worden opgeslagen. Een van de belangrijke uitzonderingen hierop was Molaisons vermogen om nieuwe vaardigheden te leren. Toen Milner hem vroeg om een stervormig patroon na te tekenen, waarbij Molaison zijn hand alleen maar kon zien via een spiegel, was zijn prestatie aanvankelijk zeer slecht. Na een aantal dagen van oefening bleek Molaisons vaardigheid om deze taak uit te voeren echter enorm te verbeteren.

Op basis van de studies van Milner en diverse andere onderzoekers die patiënt HM (zoals Molaison tijdens zijn leven bekendstond in de neuropsychologische literatuur) bestudeerden, is onze kennis over het menselijk geheugen

drastisch herzien (Squire, 2009). Voor de fatale operatie werd het menselijke geheugen als een enkelvoudig systeem beschouwd, waarbij de hele cortex betrokken leek te zijn; tegenwoordig kunnen we een onderscheid maken tussen het lange- en het kortetermijngeheugen. Hierbij kunnen we het langetermijngeheugen opdelen in een declaratief geheugensysteem waarin onze bewuste herinneringen opgeslagen zijn, en een non-declaratief of impliciet geheugen waar procedures en vaardigheden die we ons onbewust aangeleerd hebben, opgeslagen liggen.

Patiënt HM heeft van deze ontwikkelingen allemaal weinig meegekregen. Vanaf de operatie in 1953 tot zijn overlijden op 2 december 2008 heeft hij, afgezien van het incidentele bezoek van een van de meer dan honderd neurowetenschappers die hem bestudeerden, een rustig leven geleid. In zijn latere jaren leefde hij in een verzorgings-tehuis, waar hij zijn dagen sleet met het herbekijken van filmklassiekers – steeds weer opnieuw voor de eerste keer. Toch herinnerde Molaison zich af en toe iets wat gerelateerd was aan een latere periode uit zijn leven. Vijf jaar na zijn operatie verhuisde hij, samen met zijn ouders, en tijdens een van de vele studies waar Molaison aan meewerkte, bleek hij in staat om een plattegrond van zijn nieuwe woning te reproduceren. Ook was hij in staat om mensen te herkennen die pas na zijn operatie publiekelijk bekend werden, zoals John F. Kennedy, Ray Charles of George Bush. Na zijn overlijden werd Molaisons brein gedoneerd aan de wetenschap en in minutieus detail gereconstrueerd. Op basis van deze reconstructie was het mogelijk om precies na te gaan hoe Scoville de operatie had uitgevoerd. Verrassend genoeg bleek een deel van de hippocampus van Molaison niet verwijderd tijdens de operatie, en werd bijkomende schade geconstateerd aan delen van de frontaalschors (Dossani, Missios & Nanda, 2015). Deze feiten vereisen dat we de oorspronkelijke resultaten van Milner en collega's kritisch herbekijken. Hierdoor blijft de opmerkelijke casestudy van Henry Molaison nog steeds zijn stempel drukken op de wetenschappelijke inzichten omtrent het geheugen.



FIG. Een gedurfde hersenoperatie bleek fataal voor de jonge Henry Molaison, maar leverde de wetenschap een schat aan informatie over het geheugen op.

2 DE NEURALE BASIS VAN HET GEHEUGEN

De eerste resultaten die ons inzicht gaven in de werking van het geheugen, verschenen tegen het midden van de twintigste eeuw. In 1950 publiceerde de Amerikaanse psycholoog en behaviorist Karl Lashley namelijk een rapport over de dertigjarige zoektocht naar de locatie van het geheugen in het brein (Lashley, 1950). Het idee dat een herinnering een fysieke manifestatie in het brein had, werd voor het eerst geopperd door evolutiebioloog Richard Semon, die hiervoor het begrip **engram** introduceerde (Schacter, Eich & Tulving, 1978). Lashley was er oorspronkelijk van overtuigd dat engrammen op specifieke locaties in het brein zijn opgeslagen. Hij probeerde deze locaties te vinden door ratten te trainen om een weg door een doolhof te vinden en vervolgens laesies aan te brengen in hun cortex. Lashley veronderstelde dat wanneer het deel van de cortex waar de herinnering aan het doolhof lag opgeslagen, beschadigd was, dit gekenmerkt zou worden door een sterk verminderde

prestatie. Ondanks de zeer extensieve laesies die Lashley aanbracht, kon hij geen evidentie vinden voor dit idee en na een zoektocht van dertig jaar concludeerde hij dan ook dat herinneringen niet op één specifieke locatie zijn opgeslagen, maar dat ze diffuus over de hele cortex zijn verdeeld (FIG. 1.1).

Lashley vond namelijk dat een laesie in een lokaal deel van de cortex nauwelijks een effect had op de wijze waarop de ratten hun weg door het doolhof vonden, maar dat de taakprestatie geleidelijk afnam naarmate grotere delen van de cortex beschadigd werden. Om dit effect te kunnen verklaren, formuleerde Lashley twee nieuwe theorieën: die van **equipotentialiteit** en die van **mass action**. Equipotentialiteit omschrijft het idee dat ieder deel van de cortex in gelijke mate kan bijdragen aan de opslag van een herinnering. *Mass action* refereert aan het idee dat de snelheid van leren afhankelijk is van de hoeveelheid cortex die beschikbaar is. Meer specifiek: Lashley en collega's vonden dat de vermindering van de taakprestatie evenredig afhankelijk was van de hoeveelheid cortex die beschadigd was, en niet zozeer van de locatie (ZIE FIG. 1.1). Bovendien vonden Lashley et al. dat de verloren vaardigheden opnieuw aangeleerd konden worden, maar dat de tijd die hiervoor nodig was, ook lineair samenhang met de hoeveelheid beschadigd corticaal weefsel. Omdat het geheugen diffuus verdeeld lijkt te zijn over de cortex is het begrip engram grotendeels in onbruik geraakt en spreken geheugenonderzoekers tegenwoordig liever over **geheugensporen** (Engels: *memory trace*).

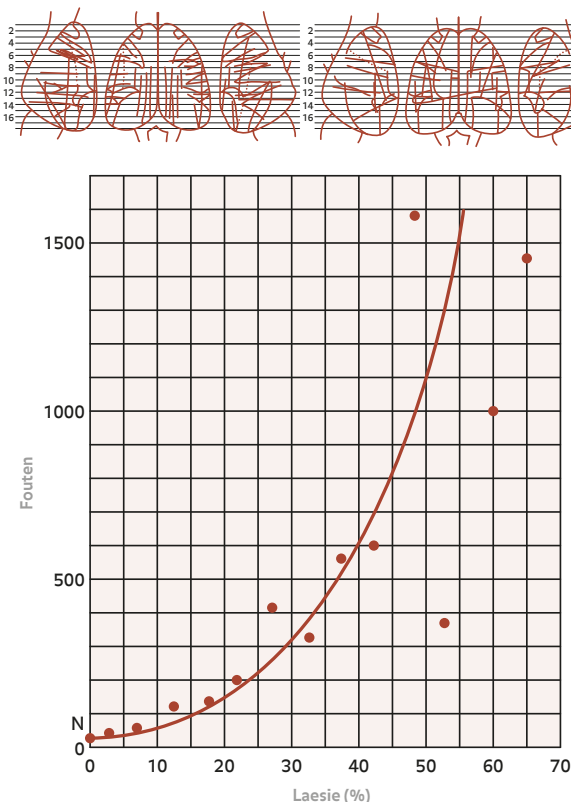


FIG. 1.1 Resultaten van Carl Lashleys zoektocht naar het engram. Boven: zelfs intensieve laesies aangebracht in de cortex van ratten waren niet in staat om het vermogen van de ratten om een weg door een doolhof te vinden, aan te tasten. Beneden: de relatie tussen het percentage beschadigde cortex en de hoeveelheid fouten die gemaakt werden bij het zoeken van de weg door een doolhof. Bron: Lashley (1944) en Lashley & Wiley (1933).

2.1 MODULARITEIT

De bevindingen van Lashley, en diens principes van equipotentialiteit en *mass action* lijken op het eerste gezicht inconsistent te zijn met de bevindingen die Scoville, Penfield en Milner rapporteerden op basis van hun observaties bij patiënt HM (ZIE KADER 1.1). Deze observaties suggereerden namelijk dat er wel degelijk specifieke gebieden in het brein zijn die geheugensporen formeren en dat in ieder geval een deel van het geheugen dus wel modulair is. Lashleys experimenten waren echter vooral gebaseerd op doolhoftaken: taken die mogelijk een beroep deden op een combinatie van expliciete herinneringen en impliciet aangeleerde vaardigheden. Daarnaast richtte Lashley zich vooral op de cortex, terwijl de casestudy's van HM met name betrekking hadden op de hippocampus. Die studies impliceren dan ook dat dit laatste hersengebied met name betrokken is bij de formatie van nieuwe geheugensporen. Dat sluit dus niet uit dat de geheugensporen zelf nog steeds in de cortex gevormd kunnen worden, maar impliceert wel dat dit gebeurt onder invloed van de hippocampus. Het is tegenwoordig een redelijk algemeen geaccepteerd idee dat de corticale geheugensporen zich relatief langzaam vormen

en dat de formatie ervan gecontroleerd wordt door de hippocampus; een proces dat bekendstaat als **consolidatie** (Lopez, Wasberg, Gagliardi, Normandin & Muzzio, 2024).

2.2 CONSOLIDATIE

Consolidatie is daarmee het proces dat nieuwe ervaringen opslaat en voor de lange termijn stabiliseert. Hoe dit echter precies plaatsvindt, is nog steeds een van de grote open vragen in het geheugenonderzoek. Sinds de fatale operatie die Henry Molaison onderging in de jaren vijftig is duidelijk geworden dat de hippocampus een cruciale rol speelt in dit proces, maar wat die rol precies is, is lang onduidelijk gebleven en sommige details zijn nog steeds niet volledig opgehelderd. Een aantal jaren na Molaisons operatie werd vastgesteld dat sommige neuronen in de hippocampus plaats-specifiek zijn. Zo stelden O'Keefe en Dostrovsky (1971) bij ratten vast dat hippocampale neuronen gingen vuren wanneer de proefdieren terugkeerden naar specifieke locaties. Op basis van deze en soortgelijke bevindingen werd geconcludeerd dat de hippocampus een kaart van de omgeving samenstelt en dat deze kaart een belangrijke rol speelt bij het navigeren door deze omgeving. Deze inzichten suggereren dus dat de hippocampus zowel bij het geheugen betrokken is als bij navigatie. Deze functies werden echter onafhankelijk van elkaar ontdekt en werden aanvankelijk dan ook niet aan elkaar gerelateerd. In het afgelopen decennium zijn echter meer structurele pogingen ondernomen om dat wel te doen (Fan, Sokolowski, Rosenbaum & Levine, 2023). Fan et al. vroegen zich namelijk af welk aspect van locatie belangrijk is voor de consolidatie van episodische herinneringen. Een belangrijke aanname hier is dat ons geheugen zich ontwikkeld heeft vanuit de noodzaak om succesvol te navigeren. Bij navigatie is het immers cruciaal om herkenningspunten in visuele scènes te onthouden en de veronderstelling is dat de hippocampus een belangrijke rol speelt in het coderen van de onderlinge relaties tussen deze herkenningspunten. Tegenwoordig veronderstellen we dan ook dat herinneringen worden opgebroken in hun samenstellende onderdelen (wat, waar) en in welke context (wie, wanneer) een bepaalde gebeurtenis plaatsvond. Deze onderdelen worden allemaal apart opgeslagen, samen met hun onderlinge relaties. Het ophalen van een herinnering bestaat er dan ook uit om alle relevante onderdelen te reactiveren en ze opnieuw te combineren. De hippocampus wordt hierbij verondersteld een belangrijke rol te spelen in zowel de codering als de decodering van deze relaties. Hierbij wordt bovendien verondersteld dat de hippocampus samenwerkt met een aantal naastliggende hersengebieden, waarbij met name de parahippocampale gyrus, de peririnale cortex en de entorinale cortex betrokken zijn (ZIE FIG. 1.2). De

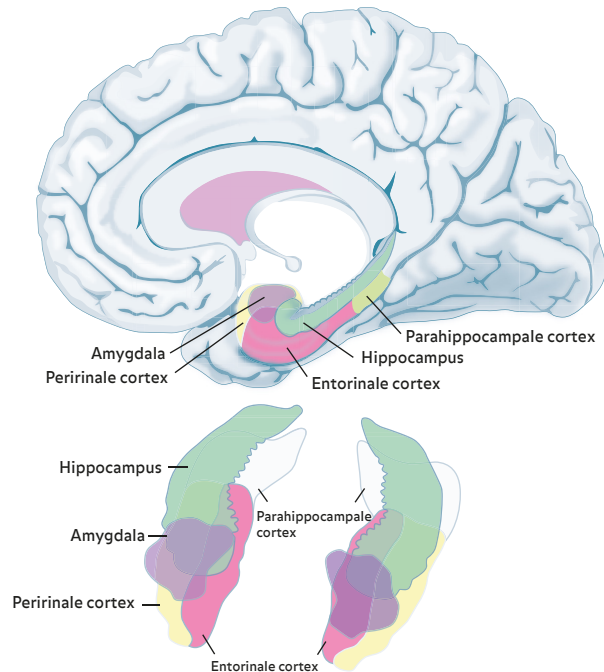


FIG. 1.2 De ligging van hersengebieden die nauw betrokken zijn bij cruciale geheugenfuncties.

specifieke functies van de laatstgenoemde gebieden zullen we verderop in dit hoofdstuk bespreken. Tegenwoordig wordt verondersteld dat behalve deze gebieden ook kernen in de anterieure thalamus betrokken zijn bij het coderen van deze relaties in het geheugen (Aggleton & O'Mara, 2022).

Oorspronkelijk werd verondersteld dat het consolideren van een herinnering eenmalig plaatsvond, maar jaren in beslag kon nemen en dat de hippocampus met name daar een cruciale rol in speelde. Nieuwe evidentie suggereert echter dat episodische herinneringen, weliswaar in een fragiele toestand, relatief snel door middel van een eenmalige actie van de hippocampus vastgelegd worden, via een mechanisme dat bekendstaat als *single-shot learning* (Liao & Losonczy, 2024). Daarnaast kan er sprake zijn van een langzame vastlegging die bekendstaat als *many-shot*-leerproces. Oorspronkelijk werd ook verondersteld dat de hippocampus alleen maar betrokken was bij het vastleggen van herinneringen en niet bij het ophalen ervan. Nieuwe evidentie suggereert echter dat consolidatie veel dynamischer is en enerzijds als doel heeft herinneringen te stabiliseren en anderzijds om herinneringen dynamisch aan te passen op basis van nieuwe ervaringen. Met name de ervaringen die relevant zijn voor toekomstige acties, zouden hierbij geprioriteerd worden. Cowan, Schapiro, Dunsmoor en Murty (2021) illustreren dit met het volgende voorbeeld. Stel dat je haast hebt om een trein te halen en daardoor aan

het einde van het perron van de trap struikelt. Deze herinnering, die een potentieel gevaar signaleert, zal met een hogere prioriteit geconsolideerd worden dan de herinnering aan alle auto's die je onderweg naar het station passeerde. Daarnaast wordt verondersteld dat het consolidatieproces ook betrokken is bij het integreren van deze herinnering met vergelijkbare eerdere gebeurtenissen, waarbij met name de overeenkomsten uit deze gebeurtenissen worden gedistilleerd (bijvoorbeeld de elementen 'trap', 'vallen', 'regen', 'haast' en 'gladde schoenen'). In die hoedanigheid wordt verondersteld dat de hippocampus ook betrokken is bij het ophalen van oude herinneringen en het integreren van deze oude herinnering met nieuwe ervaringen.

2.3 DE DUURZAAMHEID VAN HERINNERINGEN

Episodische herinneringen kunnen dus in principe snel gecodeerd en opgeslagen worden via het eerder besproken *single-shot*-principe. De meeste episodische herinneringen worden na verloop van tijd in meer of mindere mate vergeten. Een belangrijke uitzondering hierop zijn echter sterk emotionele herinneringen, zoals het hiervoor beschreven struikelincident. Williams, Ford en Kensinger (2022) rapporteren dat zowel sterke positieve als negatieve gebeurtenissen een grotere kans hebben om later herinnerd te worden dan neutrale gebeurtenissen. Deze herinneringen zijn zo krachtig omdat ze sterker geconsolideerd worden dan neutrale herinneringen en bovendien zijn ze vaak bijzonder levendig, waardoor ze ook gemakkelijker opgehaald werden. Oorspronkelijk werd verondersteld dat negatieve gebeurtenissen ook beter onthouden werden dan positieve gebeurtenissen, maar recentelijk is deze veronderstelling in twijfel getrokken. Positieve gebeurtenissen worden namelijk over het algemeen ook relatief goed onthouden. Williams et al. veronderstellen dat herinneringen aan positieve gebeurtenissen sterk geassocieerd zijn met andere positieve herinneringen, waardoor het ophalen van één positieve herinnering automatisch associaties oproept met andere positieve herinneringen. Daarnaast vonden Williams et al. nog een belangrijk verschil tussen positieve en negatieve herinneringen. Hoewel zowel positieve als negatieve herinneringen relatief traag vervagen, vervaagt het affect dat geassocieerd is met een negatieve herinnering sneller dan het affect dat geassocieerd is met een positieve herinnering, waardoor positieve herinneringen als bekrachtiger kunnen optreden.

Waarschijnlijk wordt de prioritering van emotionele herinneringen gereguleerd door dopaminereceptoren in de hippocampus, waardoor specifiek die gebeurtenissen die plaatsvinden tijdens momenten met hoge arousal-niveaus, worden geprioriteerd. Naast emotie kan ook het

arousalverhogende effect van lichaamsbeweging hier een rol in spelen (Moore & Loprinzi, 2021). De daadwerkelijke consolidatie van de herinnering wordt, na de initiële codering in de hippocampus, verondersteld te gebeuren tijdens offlineperiodes, zoals tijdens de slaap, waar de connecties tussen de cortex en de hippocampus opnieuw worden geactiveerd (Helfrich, Lendner & Knight, 2021). Tijdens de dialoog tussen die twee hersengebieden, die tijdens deze reactivatie plaatsvindt, zijn de corticale circuits in staat om de gemeenschappelijke elementen uit deze herinnering te extraheren, wat uiteindelijk resulteert in een geabstraherd geheugenspoor. Recent onderzoek wijst erop dat consolidatie op twee verschillende manieren kan plaatsvinden. Enerzijds is er sprake van consolidatie op cellulair niveau, dat wil zeggen dat structurele veranderingen plaatsvinden in de chemische structuur van de synaps. Anderzijds is er sprake van consolidatie op systeemniveau. Dat wil zeggen dat een verandering van de representatie van een herinnering over verschillende hersengebieden plaatsvindt. Cowan et al. (2021) veronderstellen dat ervaringen die belangrijk zijn, worden voorzien van een label. Dit label kan ofwel rechtstreeks met de ervaring worden mee gecodeerd, zoals het geval is bij emotionele stimuli, of achteraf aan informatie worden toegevoegd, wanneer die alsnog relevant blijkt te zijn (ZIE FIG. 1.3).

In een recente literatuurstudie identificeren Morales-Calva en Leal (2024) de prioritering van specifieke episodische herinneringen als een aspect van geheugenonderzoek dat traditioneel sterk onderbelicht is gebleven. Klassieke geheugenstudies benadrukten al dat onze persoonlijke dagelijkse herinneringen gekoppeld zijn aan een plaats en een tijd (Tulving, 1972). Morales-Calva en Leal beargumenteren echter dat de reden waarom sommige herinneringen wel en andere niet opgeslagen werden, tot relatief recentelijk nauwelijks bekend was. Ze bepleiten dan ook dat het, naast het identificeren van het *wie, wat, waar en wanneer*, ook cruciaal is om te weten *waarom* een bepaalde herinnering wel wordt opgeslagen en andere herinneringen niet. Naast de al eerder besproken betrokkenheid van het geheugen in navigatie en in de verwerking van impactvolle emotionele gebeurtenissen, identificeren Morales-Calva en Leal nog diverse andere factoren die de kans dat we ons specifieke gebeurtenissen kunnen herinneren, beïnvloeden. Dit zijn onder andere de nieuwheid van de gebeurtenis, de hoeveelheid aandacht die eraan geschonken wordt en de mate waarin een gebeurtenis relevant is voor onze interne doelen.

2.3.1 Consolidatie en slaap

Zoals eerder beschreven rapporteren Helfrich et al. (2021) dat een belangrijk deel van het consolidatieproces zich tijdens de slaap afspeelt. Hierbij wordt verondersteld

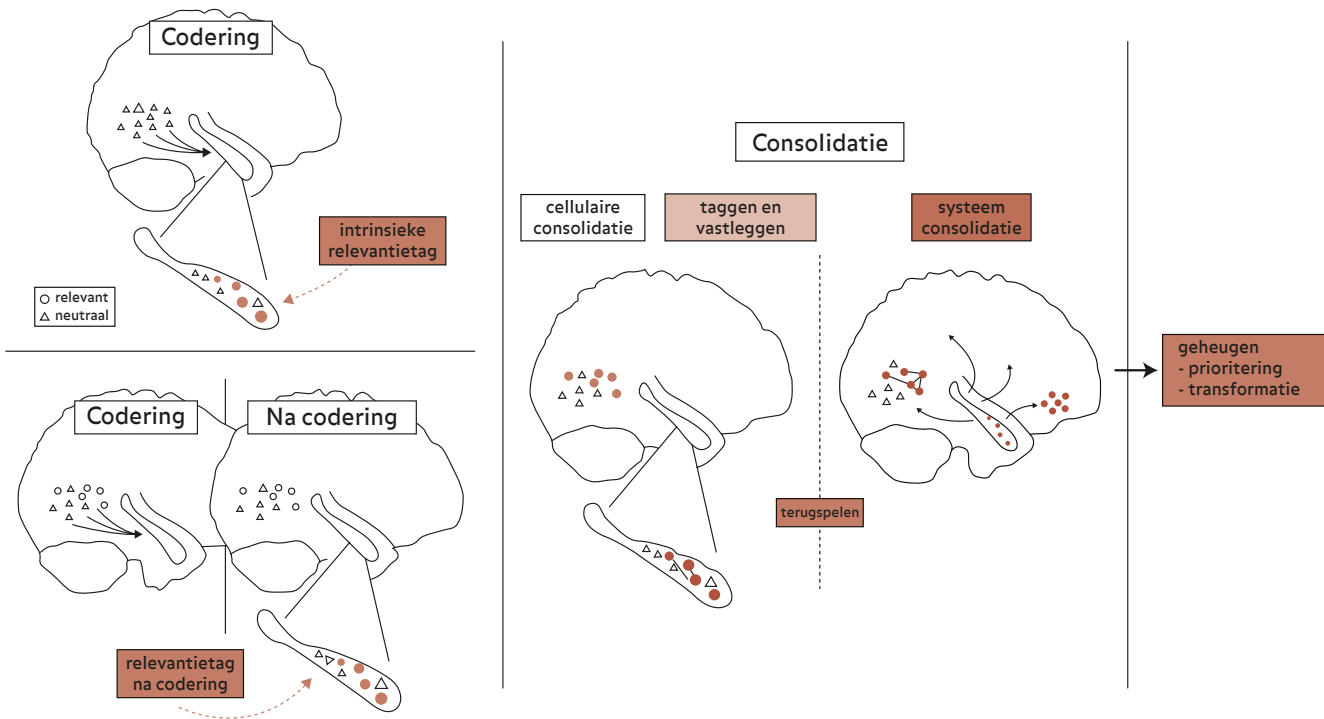


FIG. 1.3 Schematische weergave van het integratieve raamwerk voor adaptieve consolidatie. Dit raamwerk veronderstelt dat doelrelevante informatie (cirkels) kan worden geaccentueerd door middel van een saillantietag, die ofwel tijdens de initiële codering kan worden toegevoegd (linksboven), ofwel met terugwerkende kracht na de coderingsfase (linksonder). In beide gevallen zal de saillantietag de synaptische verbindingen die de doelrelevante informatie representeert, versterken (rode cirkels), terwijl de neutrale informatie een grotere kans heeft om te worden vergeten (driehoeken). Tijdens een latere ophaling is daarmee ook de kans groter dat doelrelevante synapsen opnieuw door de hippocampus worden geactiveerd en dat via koppelingen die door de slaapgeïnduceerde oscillaties tot stand worden gebracht, ook gebieden in de neocortex worden geactiveerd, waardoor de transformatie naar een meer generieke en abstracte geheugenrepresentatie wordt gefaciliteerd. Bron: Cowan et al. (2021).

dat nieuwe herinneringen in eerste instantie, in de vorm van mnemonische informatie, in de hippocampus worden opgeslagen, waarna die herinneringen in de cortex worden vastgelegd. Dit laatste proces wordt verondersteld tijdens de slaap plaats te vinden (Brodt, Inostroza, Niethard & Born, 2023; Paller, Creery & Schechtman, 2021). Het slapende brein wordt gekenmerkt door de prominente aanwezigheid van neuronale oscillaties. Zo vinden we tijdens de periodes van niet-remslaap grote langzame golven (< 4 Hz) in het EEG, maar ook snellere slaapsindels (kortdurende golven van ~ 12 - 16 Hz) en rimpeloscillaties (~ 100 - 200 Hz). Deze golven worden gegenereerd in verschillende delen van het brein: de langzame golven ontstaan in de frontale corticale gebieden, de slaapsindels reflecteren activiteit in de thalamocorticale connecties, en de rimpeloscillaties vinden hun oorsprong in de hippocampus (ZIE FIG. 1.4). Hierbij wordt verondersteld dat het reacteren van de opgeslagen mnemonische informatie wordt gereflecteerd in de hippocampale rimpeloscillaties.

Deze oscillaties synchroniseren op een periodieke wijze; recente studies suggereren zelfs dat dit voornamelijk plaatsvindt tijdens het inademen (Schwimmbeck, Bullón Tarrasó & Schreiner, 2025). Ze worden bovendien, met

name tijdens de remslaap, afgewisseld met langere periodes waarin geen noemenswaardige pieken in het EEG-frequentiespectrum waar te nemen zijn. Deze stadia worden gekenmerkt door een EEG-sigitaal dat bestaat uit een mix van verschillende frequenties, wat impliceert dat dit sigitaal is samengesteld uit veel unieke patronen, waardoor het dus veel complexer is (ZIE KADERS 1.3 EN 7.1 UIT DEEL 1). Omdat er nu niet een duidelijke piek in het EEG-frequentiespectrum te onderscheiden valt, wordt er in dit geval ook wel gesproken over aperiodieke activiteit. Het sigitaal vertoont dan ook sterkere overeenkomsten met het EEG dat in het wakende brein te observeren is. Helfrich et al. (2021) beargumenteren dat het met name tijdens deze momenten van aperiodieke activiteit is dat het brein bezig is complexe informatie te verwerken. Een belangrijk gegeven is dat de verschillende oscillaties soms op een systematische wijze met elkaar gesynchroniseerd zijn en dat de afwisseling tussen periodieke en aperiodieke EEG-signalen ook een systematisch verloop kent. Het verstoren van deze systematiek heeft een negatieve impact op de kwaliteit van episodische herinneringen, zoals die later door proefpersonen gerapporteerd kunnen worden.

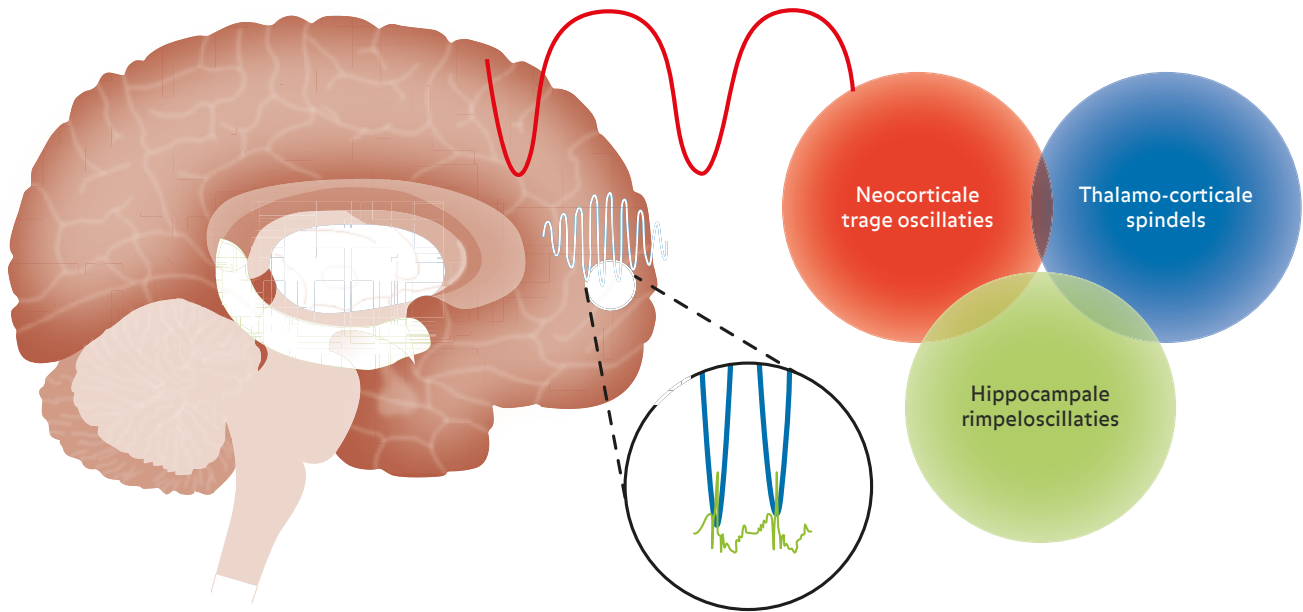


FIG. 1.4 De verhouding tussen periodieke signalen in het EEG tijdens de slaap en hun rol in geheugenconsolidatie. De synchronisatie tussen langzame corticale golven, thalamische slaapsindels, en snelle hippocampale rimpeloscillaties wordt verondersteld een belangrijke rol te spelen in de verwerking van geheugensporen. Bron: Paller et al. (2021).

Een veelgebruikte methode om de relatie tussen slaap en geheugen te onderzoeken, doet een beroep op het leren van associaties tussen verschillende stimuli. Proefpersonen leren bijvoorbeeld om een miauw van een kat te associëren met de specifieke locatie op een beeldscherm waarop een foto van een kat werd getoond. Vervolgens wordt tijdens verschillende slaapstadia het miauwgeluid opnieuw afgespeeld en de volgende dag blijkt dat proefpersonen de geassocieerde locatie beter onthouden hebben dan de locatie van een object waarvan het geassocieerde geluid niet herhaald werd tijdens de slaap (Rudoy, Voss, Westerberg & Paller, 2009). Vergelijkbare resultaten werden gevonden wanneer deze locaties werden geassocieerd met geuren (Rasch, Büchel, Gais & Born, 2007). In beide gevallen werden deze resultaten met name gevonden wanneer de geluiden of geuren werden aangeboden tijdens de aanwezigheid van de grote langzame EEG-activiteit. Later werd gevonden dat de reactivatie van deze geheugensporen het meest effectief was wanneer de geluid- of geurcues vlak voor het optreden van een slaapsindels werden aangeboden (Antony et al., 2018).

2.3.2 Synaptische plasticiteit

Welke veranderingen treden er in het brein op ten gevolge van consolidatie? Kort samengevat is de meest gangbare hypothese dat consolidatie resulteert in een langdurige verandering in de sterkte van synaptische verbindingen. Zoals in Deel 1 geïntroduceerd, werd een belangrijke basis voor deze verandering al halverwege de vorige eeuw

beschreven door Donald Hebb (1949). Hebb observeerde dat neuronen die min of meer gelijktijdig vuren, sterker met elkaar verbonden worden. Dit fenomeen van hebbiaans leren werd later nog aangevuld door het principe van langetermijnpotentiering (Hayashi, 2022). Dit laatste principe beschrijft hoe de elektrische stimulatie van een presynaptisch neuron een postsynaptisch neuron veel langer doet vuren (Bliss, 2025). Recent is bovendien gevonden dat een specifiek type gliacel, de **oligodendroglia**, langetermijnpotentiering kan faciliteren door de timing van actiepotentialen te synchroniseren (Munyeshyaka & Fields, 2022), waardoor dit type gliacel mogelijk ook betrokken is bij de vorming van geheugensporen.

Gold en Glanzman (2021) veronderstellen dat de resulterende synaptische plasticiteit een belangrijke rol speelt bij de tijdelijke opslag van informatie, maar dat deze mechanismen onvoldoende zijn voor een meer permanente opslag. Daarvoor zou namelijk een meer structurele verandering nodig zijn, die Gold en Glanzman omschrijven als een nucleaire vorm van opslag. De biologische basis voor een dergelijke verandering werd voor het eerst voorgesteld door de Australische neurobioloog Robin Holliday (1999), die beargumenteerde dat een epigenetische verandering in het neuronale DNA ten grondslag ligt aan het langetermijngeheugen. Epigenetische veranderingen betreffen een wijziging in de expressie van een bepaald gen, zonder dat de sequentie van het onderliggende DNA wordt aangepast. Voor geheugenprocessen veronderstelt Holliday dat

de toevoeging van een specifiek molecuul aan het DNA, namelijk een methylgroep, de expressie van het genetisch materiaal van specifieke neuronen kan beïnvloeden, waardoor de sensitiviteit van het neuron voor het genereren van een actiepotentiaal verandert. Dit proces is bistabiel: dat wil zeggen, het neuronale DNA kan de methylgroep ook weer verliezen, waardoor het mechanisme toch een zekere flexibiliteit blijft behouden.

De Amerikaanse cognitief psycholoog Randy Gallistel (2021) gaat nog een stap verder en beargumenteert dat geheugensporen uiteindelijk in de vorm van moleculaire symbolen worden opgeslagen. In die hoedanigheid maakt Gallistel een onderscheid tussen signalen en symbolen. Hij veronderstelt hierbij dat signalen worden gerepresenteerd door vluchtige fenomenen zoals de afgifte van neurotransmitters en reeksen van actiepotentialen. Herinneringen daarentegen, worden volgens Gallistel vastgelegd in de vorm van moleculaire symbolen die vergelijkbaar zijn met de genetische code van het DNA. Gallistel veronderstelt hierbij dat de moleculaire code van een geheugenspoor kan worden uitgelezen op een wijze die vergelijkbaar is met de wijze waarop het DNA de synthese van RNA aanstuurt. Terwijl deze synthese van RNA resulteert in de aanmaak van proteïnen en daarmee uiteindelijk in de constructie van een organisme, zou het uitlezen van de moleculaire code van de geheugenmoleculen resulteren in neurale signalen die het gedrag van een organisme sturen.

Hoewel er op dit moment nog weinig tot geen evidentie is voor het bestaan van dit soort geheugenmoleculen, identificeert Gallistel (2017) wel een potentiële tekortkoming van de klassieke geheugenmodellen. Geheugenmodellen die veronderstellen dat langetermijnherinneringen worden opgeslagen in veranderingen in neuronale vuurpatronen zijn volgens Gallistel namelijk bijzonder inefficiënt. Om een herinnering op deze wijze langdurig in stand te houden is het immers noodzakelijk dat een neuronaal vuurpatroon gedurende meerdere decennia stabiel blijft. Bovendien beargumenteert Gallistel dat een dergelijk mechanisme bijzonder inefficiënt is in het representeren van numerieke grootheden en in het manipuleren ervan. Hij stelt dat dit een fundamenteel probleem is, aangezien numeriek besef niet een recente evolutionaire adaptatie van het menselijk brein is, maar een fundamentele eigenschap die een cruciale rol speelt in ieder organisme wat zich kan verplaatsen. Om succesvol te kunnen navigeren, is immers een robuuste representatie van afstand en richting nodig en moet een organisme in staat zijn verschillende van deze grootheden efficiënt met elkaar te combineren.

Gallistel veronderstelt dat dergelijke mechanismen dan ook de basis vormen voor veel rekenkundige operaties, waar immers ook verschillende grootheden met elkaar

gecombineerd moeten worden. Het is echter niet uitgesloten dat, ondanks de beperkingen die Gallistel in veel klassieke geheugenmodellen identificeert, symbolen toch gecodeerd worden in vuurpatronen van neurale netwerken. Ondanks de veronderstelde inefficiëntie zijn namelijk diverse neurale netwerken geïdentificeerd die intrinsiek stabiel zijn. Zo hebben we in Deel 1 al kennisgemaakt met het fenomeen **attractordynamica**. Attractoren zijn in deze context neurale netwerken die, vanuit een gegeven begintoestand, convergeren naar een stabiele eindtoestand; in dit specifieke geval gedefinieerd als een stabiel vuurpatroon. Een dergelijk stabiel patroon kan de basis voor een geheugenspoor vormen. Een bijkomende eigenschap van een attractor is echter ook dat wanneer het vuurpatroon verstoord wordt door een externe input, het kan convergeren naar een nieuwe stabiele toestand. Toegepast op een geheugenspoor impliceert dit dat informatie in het geheugen te manipuleren is.

Dit laatste aspect, het manipuleren van informatie in het geheugen, is typisch iets wat in het kortetermijngeheugen plaatsvindt. Het kortetermijngeheugen, tegenwoordig vaker **werkgeheugen** genoemd, gebruiken we om informatie tijdelijk vast te houden, en eventueel te manipuleren. De vraag hoe we deze informatie tijdelijk kunnen vasthouden, bijvoorbeeld wat we moeten doen om de getallen 2 en 21 vast te houden (en hoe we deze informatie moeten manipuleren om de rekenopgave 2×21 uit te rekenen), kunnen we beantwoorden door de processen die hiervoor nodig zijn te identificeren. Deze laatste vraag zal met name in het volgende hoofdstuk verder uitgewerkt worden. Hier zullen we ons vooral richten op de vraag hoe informatie op een min of meer permanente wijze wordt opgeslagen in het geheugen.

3 OVERZICHT VAN LANGETERMIJNGEHEUGENSYSTEMEN

Zoals uit het inleidende voorbeeld aan het begin van dit hoofdstuk al blijkt, wordt traditioneel een onderscheid gemaakt tussen het **declaratieve** en het **non-declaratieve langetermijngeheugen** (ZIE FIG. 1.5). In het voorgaande hebben we al kennisgemaakt met de neurale basis van het declaratieve geheugen en gezien hoe episodische herinneringen door de hippocampus geconsolideerd worden. Ook hebben we al kennisgemaakt met het idee dat een min of meer abstracte kern uit meerdere ervaringen gedistilleerd kan worden, waardoor de informatie in het desbetreffende geheugenspoor min of meer losstaat van de context waarin deze informatie geleerd is. Er is in dat geval sprake van algemene feitenkennis die in het **semantisch geheugen** is opgeslagen.

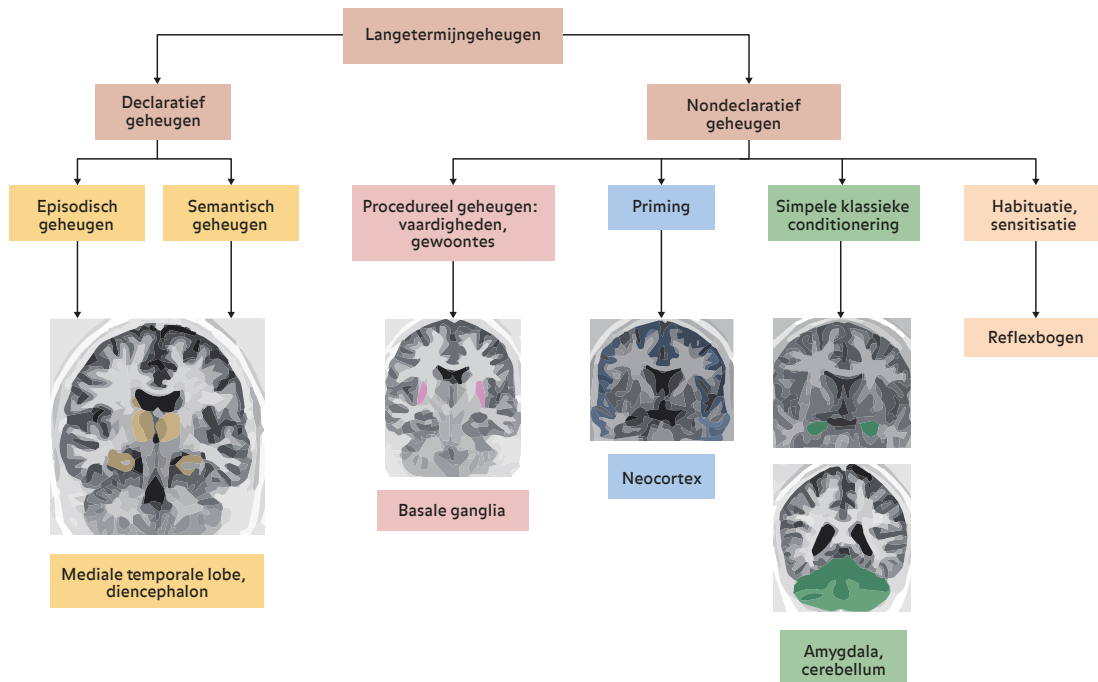


FIG. 1.5 Het traditionele onderscheid tussen geheugensystemen. Bron: Henke (2010).

Het non-declaratieve geheugen kan volgens het traditionele onderscheid van geheugensystemen verder onderverdeeld worden in verschillende subtypes: habituatie, klassieke conditionering, priming en ten slotte het procedurele geheugen. Habituatie en klassieke conditionering representeren relatief langdurige veranderingen in aangeleerde reflexen. Priming kan ook onder het non-declaratieve geheugen worden gecategoriseerd, omdat de presentatie van een stimulus resulteert in de tijdelijke activatie van het **semantisch netwerk**, waardoor de toegang van gerelateerde concepten in het semantisch geheugen tijdelijk gefaciliteerd wordt. Het effect van priming is echter over het algemeen slechts tijdelijk en dit fenomeen wordt daarom niet verder in dit hoofdstuk besproken. We zullen hier bij de volgende thema's uitgebreider op terugkomen.

Hoewel het traditionele onderscheid tussen een declaratief en een non-declaratief geheugen intuïtief aantrekkelijk is, begint er in toenemende mate een besef te ontstaan dat deze benadering incompleet is en niet goed verklaard kan worden in termen van de onderliggende hersenmechanismen (Cabeza & Moscovitch, 2013; Hannula & Greene, 2012; Hannula, Tranel & Cohen, 2006; Henke, 2010). Ondanks deze beperkingen is de klassieke onderverdeling echter nog steeds bijzonder invloedrijk en vaak ook bruikbaar. Om deze reden zullen we de belangrijkste resultaten op het gebied van het langetermijngeheugen dan ook inleiden met deze onderverdeling als leidraad. We moeten nu echter alvast

opmerken dat dit een te simplistische benadering is, met name omdat het veronderstelt dat ieder geheugensysteem over een eigen neurale mechanisme beschikt en dat deze neurale mechanismen qua hersengebieden strikt van elkaar gescheiden zijn. Om deze reden zullen we tegen het einde van dit hoofdstuk een aantal nieuwe classificatiesystemen introduceren die zijn gebaseerd op processen in plaats van op systemen (Cabeza & Moscovitch, 2013; Henke, 2010; Sherman, Turk-Browne & Goldfarb, 2024).

4 AMNESIE

Het eerder geschetste onderscheid is oorspronkelijk gemaakt op basis van bevindingen bij amnesiepatiënten. In speelfilms (ZIE KADER 1.2) wordt **amnesie**, oftewel geheugenverlies, relatief vaak veroorzaakt door traumatisch hersenletsel. Hoewel dat inderdaad een van de mogelijke oorzaken van amnesie kan zijn, zijn er in de praktijk meerdere redenen waarom een patiënt amnesie kan krijgen. Zo kan ook een bilaterale beroerte of chronisch alcoholmisbruik resulteren in geheugenverlies. Omdat traumatisch hersenletsel vaak gepaard gaat met een groot scala aan andere cognitieve deficiënties, vindt onderzoek naar geheugenverlies bij voorkeur plaats bij patiënten die lijden aan het syndroom van **Korsakoff**. Dit syndroom treedt vaak op ten gevolge van een vitamine B₁- (thiamine)deficiëntie die veroorzaakt wordt door chronisch alcoholmisbruik.

Hoewel het Korsakoff-syndroom vrij specifiek resulteert in geheugenproblemen, zijn er ook hier zeker vier problemen die de studie naar amnesie bemoeilijken. Ten eerste ontwikkelt de thiaminedeficiëntie zich langzaam, waardoor het ontstaan van de amnesie graduueel is. Hierdoor is het moeilijk om vast te stellen of specifieke gebeurtenissen plaatsvonden voor het ontstaan van de amnesie of niet. Ten tweede is de schade aan het brein van een Korsakoff-patiënt zeer diffuus. Hoewel de meeste schade lijkt op te treden in de mediale temporaalkwabben en de hippocampus, is er ook vaak sprake van schade aan de frontaalkwabben, waardoor ook diverse andere cognitieve stoornissen kunnen optreden. Vanwege deze additionele schade zijn de resultaten vaak niet op een eenduidige wijze te interpreteren.

Ten derde zijn er aanzienlijke individuele verschillen in de aard van de schade: bij sommige patiënten zijn andere gebieden beschadigd dan bij andere patiënten. Hierdoor kan er ook veel variatie optreden in de precieze aard van de amnesie. Soms wordt het syndroom van Korsakoff bijvoorbeeld voorafgegaan door Wernickes encefalopathie, een stoornis die gekarakteriseerd wordt door verwarring, lethargie en een gebrek aan aandacht (Fama, Pitel & Sullivan, 2012). Hierdoor wordt het moeilijk om de resultaten over patiënten te generaliseren. Ten vierde blijkt dat studies naar het syndroom van Korsakoff vaak niet in staat zijn om rechtstreeks de impact van hersenbeschadigingen op het langetermijngeheugen vast te stellen. Plasticiteit en het gebruik van compensatorische strategieën kunnen bijvoorbeeld sommige aspecten van de geheugenproblemen verlichten (Fama et al., 2012).

Korsakoff-patiënten lijden vaak aan een amnesie-*syndroom*, dat gekarakteriseerd kan worden door de volgende eigenschappen:

- 1 Er is sprake van een **anterograde amnesie**, dat wil zeggen een beperking in de vaardigheid om nieuwe herinneringen te vormen. Dat is de vorm van geheugenverlies waar HM aan leed (ZIE KADER 1.1).
- 2 Er is sprake van **retrograde amnesie**. Die wordt gekenmerkt doordat patiënten problemen hebben om zich gebeurtenissen te herinneren die voor het ontstaan van de amnesie plaatsvonden.
- 3 De kortetermijngeheugenfuncties zijn nog relatief intact.
- 4 Het vermogen om (motorische) vaardigheden te leren is ook nog relatief intact.

Smith, Frascino, Hopkins en Squire (2013) vroegen zich af of anterograde en retrograde amnesie afhankelijk zijn van dezelfde hersengebieden. Ze onderzochten dit op basis van een studie van elf patiënten met schade aan de mediale temporaalkwabben en vonden een sterke correlatie tussen de mate van anterograde en retrograde amnesie, wat suggereert dat dezelfde hersengebieden betrokken zijn. Hierbij moet wel opgemerkt worden dat deze correlatie lager werd wanneer additionele hersengebieden bij de beschadiging betrokken waren. Bovendien vonden Ketonis, McClelland, Parra en Radvansky (2025) recentelijk dat meerdere hersengebieden betrokken zijn bij verschillende aspecten van retrograde amnesie, wat het niet aannemelijk maakt dat er een volledige overlap tussen de verschillende vormen van amnesie is.

De studie van amnesiepatiënten heeft veel kennis omtrent de architectuur van het geheugen opgeleverd. Het heeft de basis gelegd voor het onderscheid tussen het korte- en het langetermijngeheugen. Daarnaast hebben de betrokken studies, zoals we hierna in meer detail zullen bespreken, ook de basis gelegd voor het onderscheid tussen het declaratieve (of expliciete) en het niet-declaratieve (of impliciete) geheugen.

KADER 1.2

FEIT EN FICTIE: DE ROL VAN AMNESIE IN LITERATUUR EN FILM

In het klassieke *Asterix*-verhaal 'De strijd der stamhoofden' (of voor wie de oude vertaling prefereert: 'De kampioen') brengt Obelix het bekende Gallische dorpje uit de reeks in grote problemen, wanneer hij per ongeluk een zware menhir op het hoofd van druïde Panoramix gooit. Als gevolg van de klap verliest Panoramix zijn geheugen, waardoor hij niet meer in staat is om zich het recept van de toverdrank te herinneren die het dorp tegen een aanval van de Romeinen moet beschermen. Aan het einde van het verhaal komt Obelix op het lumineuze idee dat een tweede klap van een menhir de druïde misschien kan genezen. Juist voordat Obelix de arme druïde echter opnieuw een mep gaat

verkopen, heeft die per ongeluk een drankje gebrouwen dat hem doet genezen; een drankje dat zo sterk is dat Panoramix' geheugen zelfs de tweede klap van Obelix' menhir overleeft. Een vergelijkbaar scenario vinden we ook terug in het *Kuifje*-album 'Raket naar de maan', waarin Professor Zonnebloem ten gevolge van een val, na een woede-uitbarsting, aan een ernstige vorm van geheugenverlies lijdt.

Deze scenario's, die in beide verhalen aanleiding zijn voor een reeks hilarische incidenten, zijn klassieke voorbeelden van het gebruik van amnesie als deel van de plot in een verhaal. De amnesie wordt vaak veroorzaakt door een plotseling optreden van traumatisch hersenletsel (een flinke

klap op het hoofd) en er is sprake van retrograde amnesie. Obelix' idee om de amnesie te genezen met een tweede klap op het hoofd is ook klassiek. In werkelijkheid weten we echter dat dit níét een aan te raden medische praktijk is en gelukkig was Panoramix' drankje zo sterk dat het hem resistent maakte tegen Obelix' tweede dreun! Kapitein Haddock's idee om Zonnebloem te genezen door een hevige emotie op te roepen, is wetenschappelijk gezien misschien al iets meer verantwoord. Inderdaad, wanneer Haddock per ongeluk refereert aan wat Zonnebloem zo kwaad had gemaakt, keert zijn geheugen op een wonderbaarlijk snelle manier terug; een gegeven dat refereert aan het feit dat emoties een sterke impact op ons geheugen kunnen hebben.

Toch is de amnesie in het *Kuiffe*-album ook groten-deels gebaseerd op fictie. Traumatisch hersenletsel dat als enige consequentie een algehele amnesie ten gevolge heeft, die plotseling en volledig is, is in werkelijkheid uitermate zeldzaam, zo niet onmogelijk. Ook het gegeven dat er zowel in het *Asterix*- als in het *Kuiffe*-verhaal sprake is van een bijna volledige retrograde amnesie, terwijl de slachtoffers nog wel in staat zijn om nieuwe herinneringen vast te houden, is niet echt in overeenstemming met de werkelijkheid, waar er vooral sprake is van anterograde amnesie.

Hollywood kent ook een lange traditie in het gebruik van amnesie, die zeker teruggaat tot 1915. In de film *Garden of lies* uit dat jaar huurt een arts een nieuwe echtgenoot in voor een bruid met amnesie – met voorspelbare consequenties – in de hoop dat die haar kan helpen haar geheugen terug te vinden. De Britse neuropsychologe Sally Baxendale (2004) bespreekt een aantal eigenschappen die amnesie in films kenmerken. Helaas zijn er maar weinig films te vinden die het fenomeen op een correcte wijze weergeven. In werkelijkheid treedt amnesie het meest op ten gevolge van neurochirurgie, infectie, een beroerte of alcoholmisbruik. In films spelen deze factoren meestal geen rol, maar is er eerder sprake van auto-ongelukken of gewapende overvallen. Hoewel er in werkelijkheid sprake kan zijn van een tijdelijke amnesie die optreedt rond de periode van het ongeluk, is de algehele retrograde amnesie, die vaak in films wordt geportretteerd, uitermate onrealistisch.

Veel filmhelden hebben na hun accident geen enkele moeite om nieuwe herinneringen vast te leggen, terwijl ze bijna hun volledige autobiografische geheugen en hun identiteit kwijt zijn. Een goed voorbeeld hiervan wordt gevormd door Jason Bourne, uit de gelijknamige *Bourne*-trilogie (2002-2016). Bourne, een *special agent* en huurmoordenaar van de CIA, verliest na een traumatische ervaring zijn autobiografische geheugen en moet het, zonder te weten wie hij is, opnemen tegen zijn vroegere werkgever. Overigens lijkt het verlies van autobiografisch geheugen en identiteit een beroepsrisico te zijn voor huurmoordenaars in Hollywood-films: ook de hoofdpersoon uit *The long kiss goodnight*, een geheim agent met geheugenverlies, begint zich langzaam maar zeker haar eigen verleden te herinneren (na een klap op haar hoofd!).

Sommige vormen van geheugenverlies die in films geportretteerd worden, hebben zelfs geen enkele relatie

met enige wetenschappelijk verantwoorde neurologische aandoening. De held uit *Clean slate* (1994) heeft geen enkel probleem om overdag nieuwe herinneringen op te slaan, maar tijdens de slaap worden ze op een wonderbaarlijke wijze weer gewist. Een vergelijkbaar thema komt aan bod in de film *50 first dates*, waarin Adam Sandler probeert om Drew Barrymore te verleiden. Barrymore vergeet hun ontmoetingen de volgende dag echter prompt, ten gevolge van een kortetermijngeheugenprobleem. Hoewel, zoals Baxendale (2004) het fijntjes opmerkt, veel mensen jaloers zouden zijn op Barrymore's vermogen om een ontmoeting met Adam Sandler te vergeten, lijkt de film deze vaardigheid eerder toe te schrijven aan een traumatische hersenletsel dan aan de onderdrukking van een traumatische ervaring zelf. Traumatische ervaringen kunnen in veel films echter wel de oorzaak zijn van amnesie. De amnesie van Jason Bourne lijkt bijvoorbeeld veroorzaakt te worden door de schok dat zijn beoogde slachtoffer met zijn jonge zoontje aan het spelen was op het moment dat hij hem wilde vermoorden. Ook andere traumatische ervaringen, zoals de moord op een echtgenoot of een schipbreuk, kunnen in films de aanleiding vormen voor amnesie.

Het herstel van amnesie wordt in films, zoals al eerder opgemerkt, bizar genoeg vaak voorgesteld door een tweede klap op het hoofd. Deze traditie kan getraceerd worden tot *Tarzan the tiger* uit 1922. Een tweede veelgebruikte methode om een filmheld te genezen, bestaat uit een kennismaking met een bekend object, zoals gebeurde in *Saved by the bells* uit 2003. Ook hypnose of neurochirurgie worden vaak voorgesteld als oplossing.

Neurochirurgie, of vergelijkbare ingrepen, spelen ook een belangrijke rol in films waarin artificiële manipulatie van het geheugen een belangrijke rol speelt, een thema dat vooral in sciencefictionfilms wordt uitgewerkt. Zo heeft Jim Carrey in *Eternal sunshine of the spotless mind* zijn herinneringen aan een gefaalde relatie laten verwijderen, met onverwachte consequenties, en in *Men in black* zorgen de helden van het verhaal er regelmatig voor dat herinneringen aan ontmoetingen met aliens worden verwijderd bij leden van de bevolking. Het manipuleren van herinneringen kan ook worden toegepast om ex-geheim agenten in toom te houden, zoals het geval was bij Arnold Schwarzenegger in *Total recall*. Ten slotte kunnen herinneringen gemanipuleerd worden om artificiële levensvormen een identiteit te geven, zoals het geval was in de klassieker *Blade runner* of in de uitstekende sequel *Blade runner 2049*. Werkelijkheid, illusie en manipulatie van herinneringen – en met name de filosofische consequenties daarvan – zijn overigens een terugkerend thema in het werk van Philip K. Dick, de oorspronkelijke auteur van een kortverhaal waarop *Blade runner* gebaseerd is.

Hoewel deze voorbeelden van amnesie kunnen resulteren in interessante verhalen, moet je als neurowetenschapper of cognitief psycholoog vaak een kritisch stuk vak-kennis opzijzetten om de geloofwaardigheid van het verhaal te accepteren. De wetenschappelijke basis voor de meeste geheugengerelateerde fenomenen is namelijk nauwelijks aanwezig. Toch zijn er een aantal uitzonderingen op deze

regel. In de film *Se quen eres* uit 2002 wordt een patiënt met het syndroom van Korsakoff gevolgd en hoewel de auteurs enige artistieke vrijheid hebben genomen, geeft de film een behoorlijk realistisch beeld van dit syndroom.

Memento, uit 2002, verdient ook een speciale aanbeveling. De film is gedeeltelijk geïnspireerd door de neuropsychologische studies die bij Henry Molaison zijn uitgevoerd. De hoofdpersoon, Leonard (gespeeld door Guy Pearce) heeft een ernstige vorm van anterograde amnesie ontwikkeld na een overval waarbij zijn vrouw is omgekomen. Anders dan in veel andere films blijkt Leonard zijn identiteit alsook de herinneringen die van voor zijn ongeluk dateren, te hebben behouden. Zijn kortetermijngeheugen functioneert echter uitermate slecht en wanneer hij even afgeleid wordt, vergeet hij nieuwe informatie onmiddellijk. Daarnaast geeft de wijze waarop de film gemonteerd is de kijker een indringende ervaring in het leven van een anterograde-amnesiepatiënt.

Ironisch genoeg gaat de film die het meest accuraat geheugenverlies portretteert, niet over een mens, maar over een vis! In de animatiefilm *Finding Nemo* (2003) wordt Dory geïntroduceerd, een vis met een ernstig geheugenprobleem. Hoewel de oorzaak hiervan niet gegeven wordt, is de wijze waarop Dory haar problemen met het leren en onthouden van nieuwe informatie, het herinneren van namen, alsook het herinneren waarnaar ze op weg is (en waarom!) een uitermate realistische weergave van de problemen die amnesiepatiënten in het dagelijks leven tegenkomen.

Overigens lijkt ook Hollywood zich bewust te zijn van de stereotypering van amnesie en worden de clichés soms op de hak genomen, zoals het geval is in de parodie *The Bourne identity crisis* (2003) of in de klassieker *Groundhog day* (1990), waarin de hoofdpersoon, gespeeld door Bill Murray, de enige persoon op aarde is die niet aan geheugenverlies lijdt, terwijl de rest van de wereld niet lijkt te merken dat ze dezelfde dag keer op keer opnieuw beleven.

5 HET DECLARATIEF GEHEUGEN

Zoals in het voorgaande al werd beschreven, kan het declaratief geheugen worden onderverdeeld in een episodisch en een semantisch geheugen. Het episodisch geheugen wordt volgens Tulving (1972) gevormd door een zich relatief laat ontwikkelend en relatief snel aftakelend, op het verleden gericht geheugensysteem. Het systeem is gevoeliger voor neurale disfuncties dan andere geheugensystemen. Dit episodische geheugen stelt ons volgens Tulving in staat om mentaal terug in de tijd te reizen, om op die manier onze eerdere ervaringen opnieuw te beleven (zie ook: Tulving, 2002). Het episodisch geheugen wordt dus gekenmerkt doordat het ons in staat stelt te bepalen waar en wanneer specifieke persoonlijke gebeurtenissen in ons leven plaatsvonden. Episodische herinneringen zijn op zich van relatief beperkte omvang, in de zin dat ze betrekking hebben op relatief eenvoudige dagelijkse gebeurtenissen. Deze dagelijkse herinneringen kunnen echter worden gecombineerd tot autobiografische herinneringen. De ontwikkeling van dit autobiografische geheugen zullen we in het laatste hoofdstuk van dit thema verder uitwerken.

Het semantisch geheugen is daarentegen niet aan plaats of aan tijd gebonden. Volgens Binder en Desai (2011) is het een opslagplaats van kennis over de wereld. Deze kennis wordt geabstraheerd uit persoonlijke ervaringen, door middel van een groot netwerk aan neurale systemen (zie fig. 1.6). Het semantisch geheugen is conceptueel, wat wil zeggen dat de kennis gegeneraliseerd is, en losgekoppeld wordt van deze ervaringen. Uiteraard zijn er wel overeenkomsten tussen het semantisch geheugen en het episodisch geheugen. Wanneer je bijvoorbeeld feitenkennis over cog-

nitieve psychologie aan het verzamelen bent, zullen deze feiten in eerste instantie gerelateerd zijn aan je persoonlijke ervaringen in het volgen van specifieke colleges en/of specifieke cursussen, maar naarmate je meer hierover leert, zal de opgedane kennis steeds meer onafhankelijk worden van deze specifieke ervaringen. Daarnaast kan ook je semantische kennis je persoonlijke herinneringen beïnvloeden. Wanneer je bijvoorbeeld met een vriend afsprekt in de stad om ergens koffie te drinken, zal je herinnering ook deels beïnvloed worden door je algemene kennis over dit soort situaties. Zoals we verderop in dit hoofdstuk zullen bespreken, wordt je persoonlijke ervaring ook beïnvloed door cognitieve schema's die gedreven worden door semantische kennis over bepaalde situaties.

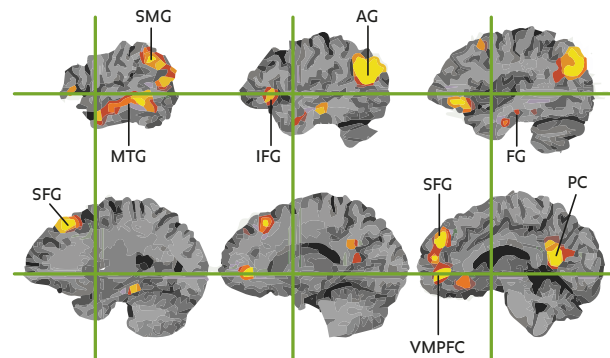


FIG. 1.6 Hersengebieden die betrokken zijn bij semantische verwerking. AG = angulaire gyrus; FG = fusiforme gyrus; vIFG = inferieure frontale gyrus; MTG = midden temporele gyrus; PC = posterieure cingulate gyrus; SFG = superieure frontale gyrus; SMG = supramarginale gyrus; VMPFC = ventromediale prefrontale cortex. Bron: Binder & Desai (2011).

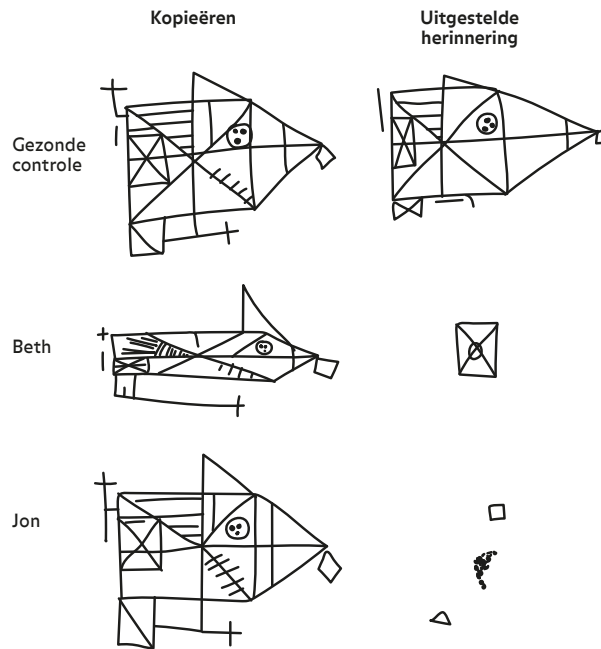


FIG. 1.7 De taakprestaties van Jon en Beth op een figuurreproductietaak. Bron: Vargha-Khadem et al. (1997).

Veel evidentie voor de verschillen tussen het episodisch en het semantisch geheugen is afkomstig van patiënten met een hersenbeschadiging (Greenberg & Verfaellie, 2010). De meeste van deze studies hebben zich gericht op het vermogen van patiënten om na de aanvang van amnesie nog nieuwe informatie op te slaan; met andere woorden, de vraag was wat de aard en de omvang van de anterograde amnesie was. Spiers, Maguire en Burgess (2011) reviewen bijvoorbeeld 147 amnesiegevallen bij patiënten met schade aan de hippocampus of de fornix. Bij alle gevallen was sprake van een beperkt functioneren van het episodisch geheugen, terwijl er aanmerkelijk minder beperkingen waren wat betreft het semantisch geheugen. In alle gevallen waren de gerapporteerde problemen ook beperkt tot het langetermijngeheugen, terwijl het kortetermijngeheugen intact bleef.

Vargha-Khadem et al. (1997) rapporteren twee casestudy's van patiënten met aanzienlijke beperkingen van hun episodisch geheugen, terwijl hun semantisch geheugen zelfs nog nagenoeg intact was. Deze twee patiënten, Beth en Jon, hadden in hun vroege jeugd een hersenbeschadiging aan de hippocampus opgelopen (Beth tijdens de geboorte en Jon op vierjarige leeftijd). Beide patiënten hadden een zeer beperkt episodisch geheugen voor dagelijkse activiteiten, zoals voor televisieprogramma's, telefoongesprekken of het onthouden van visuele informatie (ZIE FIG. 1.7). Hun semantische geheugenprestaties werden als normaal geclassificeerd en beide patiënten hadden een relatief normaal schooltraject doorlopen.

Vervolgstudies hebben echter wel aangetoond dat Jons semantisch geheugen niet helemaal zonder beperkingen was (Gardiner, Brandt, Baddeley, Vargha-Khadem & Mishkin, 2008); zijn leersnelheid voor specifieke feiten op het gebied van geografie, geschiedenis en andere vormen van kennis was lager dan gemiddeld. Gardiner et al. vermoedden dat Jon in staat was om te compenseren voor deze vertraging door veel tijd te spenderen aan het herhalen van het te leren materiaal.

Volgens Vargha-Khadem et al. (1997) kan het feit dat Jon en Beth zware deficiënties vertoonden op het gebied van het episodisch geheugen, terwijl hun semantisch geheugen in essentie intact is, verklaard worden vanuit het idee dat het episodisch geheugen vooral afhankelijk is van de hippocampus, terwijl het semantisch geheugen vooral afhangt van de entorinale, peririnale en parahippocampale cortices. Hoewel bij neurotypische volwassenen de hippocampus ook betrokken is bij het semantisch geheugen, kan de vroege *onset* van de hippocampale schade bij Jon en Beth eraan bijgedragen hebben dat deze hippocampale functies door de andere hersengebieden zijn overgenomen.

Een andere mogelijkheid is dat bij de meeste amnesiepatiënten de schade niet beperkt blijft tot de hippocampus, maar ook andere naastliggende gebieden treft. Enige evidentie voor dit laatste idee is verkregen door Bindschadler, Peter-Favre, Maeder, Hirsbrunner en Clarke (2011). Zij rapporteerden de casestudy van VJ, een jongen met een ernstige atrofie van de hippocampus. De naastliggende corticale gebieden waren echter niet beschadigd. VJ's prestaties op semantische geheugentaken hielden gelijke tred met zijn leeftijdsgenoten, terwijl zijn prestatie op episodische geheugentaken ernstig deficiënt was.

De tot nu toe besproken studies rapporteren vooral problemen met de vorming van nieuwe herinneringen. Er zijn echter ook beperkingen in het ophalen van oude herinneringen gerapporteerd; dat wil zeggen, herinneringen die gevormd waren voor de aanvang van de amnesie. Deze retrograde amnesie is voor de meeste patiënten veel groter voor episodische dan voor semantische herinneringen. Tulving (2002) beschrijft de casestudy van KC, een patiënt die op dertigjarige leeftijd ten gevolge van een ongeluk met een motorfiets een ernstig hersenletsel had opgelopen. KC was niet meer in staat om zich persoonlijke gebeurtenissen te herinneren, terwijl de semantische kennis die hij voor het ongeval had opgedaan, nog redelijk intact was. Zijn algemene kennis van de wereld was vergelijkbaar met die van andere mensen die een soortgelijk opleidingsniveau als KC gehad hadden. Een retrograde amnesie voor episodische herinneringen beslaat vaak periodes van een aantal jaren of meer. De amnesie wordt bovendien vaak gekenmerkt door een temporele gradiënt, waarbij de oudere herinneringen minder

sterk zijn aangetast dan de recentere (Bayley, Hopkins & Squire, 2006). Retrograde amnesie voor semantische kennis is daarentegen beperkt, behalve voor kennis die vlak voor het ongeval werd verkregen (Manns, Hopkins & Squire, 2003).

Deze resultaten wijzen vooral op deficiënties van het episodisch geheugen. Maar, zijn er ook patiënten die specifiek gekenmerkt worden met deficiënties in het semantisch geheugen? Dat lijkt inderdaad het geval voor patiënten met een **semantische dementie**. Deze patiënten worden gekenmerkt door een ernstig verlies van hun conceptuele kennis (Mayberry, Sage & Lambon Ralph, 2011), terwijl hun episodische herinneringen en de meeste van hun cognitieve functies nog redelijk intact zijn. Adlam, Patterson en Hodges (2009) vroegen bijvoorbeeld aan een groep patiënten met een semantische dementie om details te rapporteren over zaken die 24 uur geleden hadden plaatsgevonden, en ze merkten dat deze groep vergelijkbaar presteerde met een controlegroep. Semantische dementie wordt gekenmerkt door een degeneratie van de anterieure temporaalkwabben; van deze gebieden wordt verondersteld dat ze betrokken zijn bij de semipermanente opslag van informatie.

5.1 OVEREENKOMSTEN TUSSEN HET EPISODISCH EN SEMANTISCH GEHEUGEN

Naast de bovengenoemde verschillen worden in toenemende mate ook overeenkomsten tussen het episodisch en het semantisch geheugen gevonden. Deze overeenkomsten kunnen mogelijk ook het fenomeen retrograde amnesie verklaren en het al eerder geïntroduceerde consolidatieproces lijkt hier een belangrijke rol in te spelen. Kopelman en Bright (2012) bespreken hiertoe drie verschillende theorieën. Volgens de klassieke **consolidatietheorie** is er sprake van een langdurend proces van consolidatie van episodische herinneringen in de hippocampus. Na een periode van een aantal jaren zouden de herinneringen elders opgeslagen zijn, waardoor ze beschermd worden tegen hippocampale schade. Deze theorie kan de temporele gradiënt bij amnesiepatiënten verklaren, maar het idee dat consolidatie jarenlang duurt, is implausibel.

Volgens de **episodic-to-semantic shift-theorie** worden episodische herinneringen langzaam maar zeker omgevormd tot semantische herinneringen, waardoor ze robuuster worden tegen hersenbeschadigingen. We kunnen dit illustreren aan de hand van een voorbeeld. Stel dat je ooit een pretpark bezocht hebt. Oorspronkelijk was dat een episodische herinnering, waarbij je nog de details van het pretpark kent, zoals de naam, de locatie en wanneer het bezoek plaatsvond. Na verloop van tijd weet je echter alleen nog maar dat je een pretpark bezocht, zonder dat je je specifieke details kunt herinneren. De episodische herinnering is nu een semantische herinnering geworden. Deze verandering wordt omschreven

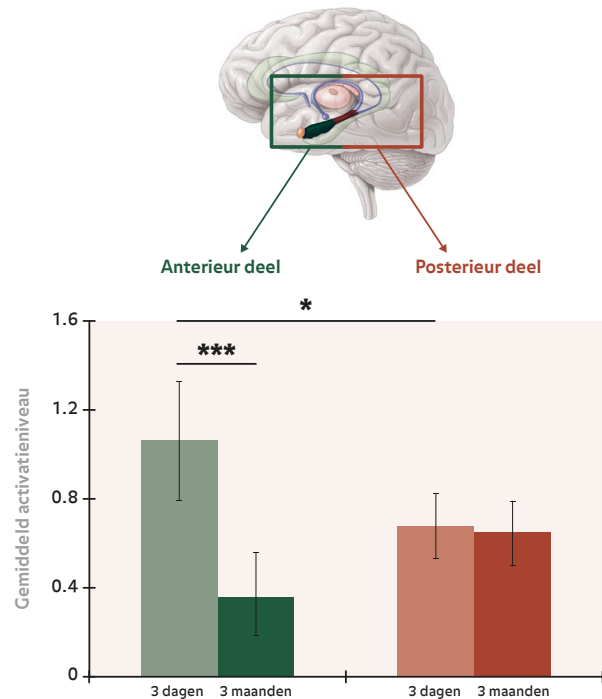


FIG. 1.8 Activatie van de hippocampus voor herinneringen die volgens de herinner/weet-procedure getest waren. Stimuli die de proefpersonen zich drie maanden laten nog wisten te herinneren, vertoonden een dissociatie tussen anterieure en posterieure hippocampale activiteit. Bron: Harand et al. (2012).

met de term **semanticisatie**, en impliceert dat het scherpe onderscheid tussen een episodische herinnering en een semantisch geheugenspoor niet langer houdbaar is. Evidentie voor semanticisatie werd gevonden door Harand et al. (2012). Zij lieten proefpersonen 192 foto's zien en namen daarna, zowel drie dagen later als drie maanden later, een geheugentest af. Voor sommige foto's werd op beide momenten nog de contextuele informatie rond de foto's herinnerd, terwijl bij andere foto's deze informatie alleen nog maar bij de eerste geheugentest beschikbaar was (ZIE FIG. 1.8).

Een bezwaar tegen de *episodic-to-semantic shift*-theorie is dat er in eerste instantie geen mechanisme leek te zijn dat kon verklaren waarom semanticisatie optreedt. De derde theorie, de **multiple trace-theorie**, beschrijft wel een mogelijk mechanisme. Deze theorie, die ook bekendstaat als de indextheorie (Teyler & Rudy, 2007), veronderstelt dat de hippocampus zowel bij het vastleggen van declaratieve herinneringen als bij het ophalen/reactiveren ervan betrokken is. Nadel en Moscovitch (1997) veronderstellen dat de hippocampus een belangrijke rol speelt bij het ophalen van de herinnering, die in de temporaalschors van de cortex is opgeslagen. Het succes waarmee de herinnering kan worden opgehaald, is afhankelijk van de sterkte van de

connecties tussen de hippocampus en de temporaalschors. In die hoedanigheid vervult de hippocampus hierbij de rol van een index, die wijst naar de herinnering zelf. Hoe vaker deze index wordt geactiveerd, hoe sterker de connecties worden, tot op een gegeven moment de verbindingen zo sterk worden dat de indexatie via de hippocampus niet meer nodig is. Een belangrijk gegeven hier is dat episodische herinneringen vaak gebaseerd zijn op losse, eenmalige leermomenten waardoor de connectie tussen het corticale geheugenspoor en de hippocampale index in eerste instantie zwak is, terwijl semantisch geheugensporen vaak het resultaat zijn van verschillende leerervaringen, waardoor semantische herinneringen veel sneller op een robuuste wijze vastgelegd kunnen worden; een proces waarbij bovendien niet alleen de hippocampus betrokken zou zijn, maar ook de naastliggende hersengebieden. De ophaling van een episodische herinnering zou echter niet alleen het consolidatieproces opnieuw activeren, maar ook het corresponderende geheugenspoor terug in een fragiele toestand brengen, waardoor het samengevlochten kan worden met andere herinneringen. Hierdoor zouden de details vervagen en zou uiteindelijk alleen een semantische kern overblijven die relatief robuust is.

In een recente literatuurstudie voegen Lopez et al. (2024) hier nog de *complimentary learning systems theory* aan toe. Volgens deze theorie speelt de hippocampus niet alleen een cruciale rol in de encoding en consolidatie van geheugensporen, maar ook in de transfer ervan naar de neo-cortex, waar de informatie wordt gestructureerd in de vorm van **schema's**, dat wil zeggen in een verzameling regels en kennis die kan worden toegepast om adequaat te reageren op actuele situaties. Een van de mogelijke gevolgen van schemavorming is dat nieuwe herinneringen snel gecodeerd kunnen worden in de hippocampus en dat ze gemakkelijk vervlochten kunnen worden met bestaande herinneringen wanneer die opgehaald worden. Het actualiseren van de bestaande schema's op basis van nieuwe hippocampale input is echter traag wanneer deze input conflicteert met de kennis die al aanwezig is in de schema's, maar zeer snel wanneer het ermee consistent is. Een dergelijk mechanisme zou ook kunnen verklaren waarom bijvoorbeeld bestaande overtuigingen soms diepgeworteld en zeer moeilijk te veranderen zijn.

De bovenstaande resultaten suggereren dat het onderscheid tussen het episodisch en het semantisch geheugen mogelijk niet zo strikt is als oorspronkelijk werd verondersteld. Volgens Kopelman en Bright (2012) en Lopez et al. (2024) wordt nieuwe informatie in eerste instantie gecodeerd als een relatief gedetailleerd, maar fragiel geheugenspoor wat telkens wanneer het opnieuw geactiveerd wordt, aangevuld kan worden met nieuwe informatie,

waardoor telkens meer details verdwijnen en steeds meer de essentie, een semantische kern, van de herinnering bewaard wordt. Renoult, Davidson, Palombo, Moscovitch en Levine (2012) beargumenteren daarom ook dat het onderscheid tussen episodisch en semantisch geheugen niet zo strikt is als oorspronkelijk werd verondersteld. Zij introduceren bovendien het concept *personal semantics* (Nederlands: persoonlijke semantiek) als mogelijke brug tussen het episodisch en semantisch geheugen. *Personal semantics* hebben betrekking op autobiografische feiten. 'Gent is de hoofdstad van Oost-Vlaanderen' is een voorbeeld van een algemeen feit, terwijl de naam van een familielid een voorbeeld van een autobiografisch feit is.

Onlangs de voorgenoemde overeenkomsten worden het episodisch en het semantisch geheugen ook gekenmerkt door belangrijke functionele verschillen. Om deze reden zullen we in de volgende secties de specifieke rollen van deze twee geheugensystemen meer in detail beschrijven.

6 HET EPISODISCH GEHEUGEN

6.1 DE PERMASTORE

Oorspronkelijk werd verondersteld dat alle informatie in het langetermijngeheugen min of meer permanent werd opgeslagen. Bahrick, Bahrick en Wittlinger (1975) maakten gebruik van foto's uit jaarboeken van middelbare scholen en vroegen ex-leerlingen om op basis van deze foto's herinneringen op te halen over hun klasgenoten. De meeste deelnemers hadden nog opvallend goede herinneringen aan hun klasgenoten, zelfs wanneer ze er 25 jaar later over onderzocht werden. In ongeveer 90% van alle gevallen werden de namen van de klasgenoten nog herkend, werden de foto's

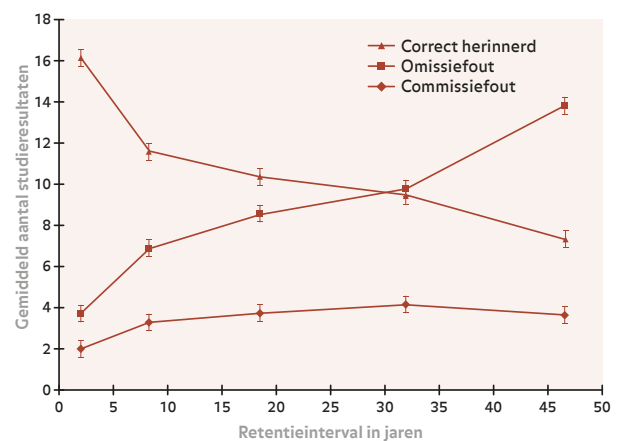


FIG. 1.9 De herinnering van eigen schoolresultaten in functie van de duur van het retentie-interval. Bron: Bahrick et al. (2008).

herkend en werd de naam correct aan de foto gelinkt. Op de laatste twee testen bleef de prestatie zelfs na vijftig jaar nog bijzonder hoog. De prestatie op het herkennen van de namen begon over die periode echter wel af te nemen. Toch bleken ook deze herinneringen niet perfect; er was namelijk wel sprake van enige vervorming: Bahrck, Hall en Da Costa (2008) ondervroegen oud-studenten bijvoorbeeld over hun studieresultaten. Vervormingen (meestal in de vorm van het overschatten van de eigen schoolprestatie!) vonden plaats in de periode die onmiddellijk volgde op het afleggen van het examen, maar daarna bleven de herinneringen over de jaren redelijk stabiel (ZIE FIG. 1.9).

Om deze semipermanente opslag van episodische herinneringen te beschrijven, introduceerde Bahrck (1984) de term *permastore* om stabiele langetermijnherinneringen te beschrijven. Deze term die geïnspireerd werd door de term permafrost, de permanent bevroren ondergrond in de poolstreken, beschrijft met name de erg stabiele episodische herinneringen die zeer goed gecodeerd zijn in het geheugen.

6.2 HERKENNING VS. HERINNERING

De Amerikaanse psycholoog Ulric Neisser (1984) bekritiseerde het idee van de *permastore* echter. Volgens Neisser is er namelijk geen sprake van uitzonderlijk goed opgeslagen herinnering, maar eerder van de vorming van een cognitief schema. Bahrck (1984) rapporteerde dat Spaanse woorden vijftig jaar later in de vorm van een *permastore* opgeslagen waren. Volgens Neisser is er echter een eenvoudiger verklaring voor de uitzonderlijk goede geheugenprestatie die proefpersonen op een geheugentest voor Spaanse woorden lieten zien. In de studies van Bahrck moesten proefpersonen namelijk woorden herkennen. Volgens Neisser kunnen in dit geval de cognitieve schema's genoeg informatie bevatten om de herkenningsprocessen op een positieve manier te beïnvloeden, zelfs wanneer de originele herinnering al vervaagd is.

De kritiek van Neisser (1984) brengt ook een cruciaal onderscheid naar voren in de wijze waarop we episodische herinneringen ophalen. We kunnen namelijk een onderscheid maken tussen herkenning en herinnering. Bij herkenning wordt vaak gebruikgemaakt van de presentatie van een serie items, waarbij proefpersonen moeten aangeven of een item nieuw is, of al een keer eerder is gepresenteerd. Om herinnering te onderzoeken, kan een van de volgende drie methodes gebruikt worden: vrije herinnering, seriële herinnering of gecuede herinnering.

Bij vrije herinnering moeten proefpersonen een zo compleet mogelijke lijst van onthouden items produceren, waarbij er geen restricties zijn wat betreft de volgorde waarin de items opgenoemd kunnen worden. Bij seriële herinnering moeten proefpersonen ook een lijst met onthouden

items produceren, maar hierbij moeten de items opgenoemd worden in de volgorde waarin ze ook oorspronkelijk geleerd werden. Bij gecuede herinnering, ten slotte, moeten proefpersonen op basis van een cue een item produceren. Wanneer bijvoorbeeld tijdens het leren woordparen worden gepresenteerd, zoals 'olifant – tafel', dan wordt tijdens de geheugentest de cue 'olifant – ???' gepresenteerd en moeten proefpersonen op basis hiervan het woord 'tafel' proberen te reproduceren.

Herkenning kan onderverdeeld worden in twee verschillende deelprocessen, te weten recollectie en familiariteit. Volgens Diana, Yonelinas en Ranganath (2007) wordt recollectie gedefinieerd als het herkennen van een item ('wat') op basis van het activeren van contextuele details ('wie', 'waar', 'wanneer'). Familiariteit, daarentegen, is het proces van het herkennen van een item op basis van het waarnemen van de relatieve sterkte van het item, maar zonder dat de context waarin het item aanvankelijk werd geleerd, wordt geactiveerd.

Het onderscheiden van familiariteit en recollectie gebeurt vaak op basis van de herinner/weet-procedure (Migo, Mayes & Montaldi, 2012). Proefpersonen moeten hierbij aangeven of een gepresenteerd item nieuw is of al een keer eerder is gepresenteerd. Wanneer proefpersonen van items die als 'oud' zijn geclassificeerd, aangeven dat ze zich herinneren dat ze die eerder in de studie zijn tegengekomen, wordt dat beschouwd als een herkenning op basis van recollectie. Wanneer proefpersonen echter aangeven dat ze weten dat ze dit item eerder hebben gezien, wordt het als een indicatie van familiariteit geïnterpreteerd.

Een logische vraag die volgt uit het onderscheid tussen recollectie en familiariteit is of deze twee verschillende vormen van herkenning gebaseerd zijn op andere processen, of dat er simpelweg sprake is van een verschil in sterkte van de geactiveerde geheugensporen. Volgens een meta-analyse van Dunn (2008) kunnen resultaten die met de herinner/weet-procedure zijn verkregen, prima verklaard worden vanuit een verschil in activatie van de geheugensporen. Andere onderzoekers beargumenteren echter dat er wel sprake is van verschillende mechanismen. In het laatste geval zouden we mogen verwachten dat recollectie later optreedt dan familiariteit, omdat er bij recollectie sprake is van de verwerking van meer informatie. Diverse ERP-studies hebben evidentie gevonden dat dit inderdaad het geval is (Addante, Ranganath, Olichney & Yonelinas, 2012). Familiariteit kon gerelateerd worden aan een negatieve ERP-component, de FN400, die ongeveer 400-600 ms na de *onset* van een stimulus piekte. Recollectie, daarentegen, was geassocieerd met een positieve component, genaamd *late positive complex*, die ongeveer 600-900 ms na stimulus-*onset* piekte.

6.3 HET BINDING OF ITEM AND CONTEXT-MODEL

Diana et al. (2007) beschrijven een theoretisch model dat het onderscheid tussen familiariteit en recollectie kan verklaren (ZIE FIG. 1.10). Volgens hun *binding of item and context-model* zijn er drie specifieke processen die bijdragen aan herkenning van informatie. De peririnale cortex ontvangt volgens Diana et al. informatie over specifieke items. Deze informatie is voldoende voor een familiariteitsoordeel, maar niet voor recollectie. De parahippocampale cortex ontvangt informatie over de context waarin het item in kwestie eerder gezien is. Deze informatie is noodzakelijk, maar niet voldoende voor recollectie. Hiervoor is het namelijk noodzakelijk dat de informatie over het item en de informatie over de context met elkaar geïntegreerd worden. Deze integratie, of binding, vindt volgens Diana et al. plaats in de hippocampus.

Diana et al. (2007) vonden evidentie voor hun model op basis van een meta-analyse waaruit naar voren kwam dat recollectie sterker was geassocieerd met activatie van de parahippocampale cortex en de hippocampus dan met activatie van de peririnale cortex. Voor familiariteit was die precies omgekeerd. De Vanssay-Maigne et al. (2011) vonden vergelijkbare resultaten.

Deze *neuroimaging*-resultaten zijn echter wel correlatieel, waardoor het moeilijk is om aan te tonen dat de hippocampale activiteit de binding tussen items en context veroorzaakt. Daarnaast is het mogelijk een probleem dat recollectie over het algemeen moeilijker is en meer informatieverwerking vereist dan familiariteit, waardoor taakmoeilijkheid wellicht een versturende factor is. Wanneer voor

taakmoeilijkheid gecontroleerd werd, vonden Wixted en Squire (2011) geen noemenswaardige verschillen in hippocampale activiteit meer tussen familiariteitsbeoordelingen en recollectie.

Wanneer echter de hippocampus betrokken is bij recollectie, dan zou uit de neuropsychologische studie van patiënten met een beschadiging aan de hippocampus moeten blijken dat ze selectief moeite hebben met recollectie. Bowles et al. (2010) bestudeerden een groep amnesiepatiënten wier hippocampus en amygdala operatief waren verwijderd. Deze patiënten hadden een significante beperking in hun vaardigheid tot herkenning, terwijl familiariteit niet aangetast was. Deze resultaten zijn consistent met andere neuropsychologische studies, hoewel die soms wel enige deficiënties bij familiariteitsoordelen rapporteren (Skinner & Fernandes, 2007).

De eerder besproken studie van Addante et al. (2012) rapporteerde ook dat amnesiepatiënten moeite hadden met recollectie, terwijl familiariteit redelijk intact bleef. De in deze studie gerapporteerde FN400-component, die aan familiariteit gerelateerd werd, bleef bij amnesiepatiënten intact, terwijl het *late positive complex*, dat geassocieerd was met recollectie, niet meer aanwezig was. Voor patiënten met schade aan de peririnale cortex zouden we volgens het model van Diana et al. (2007) verwachten dat ze vooral moeite zouden hebben met familiariteitsbeoordelingen. Bowles et al. (2007) en Bowles, O'Neil, Mirsattari, Poppenk en Kohler (2011) testten deze veronderstelling bij een patiënte, NB, bij wie een groot deel van de peririnale cortex en een deel van de naastliggende entorinale cortex was verwijderd. Herkenning van een groot scala aan materialen dat ze moest

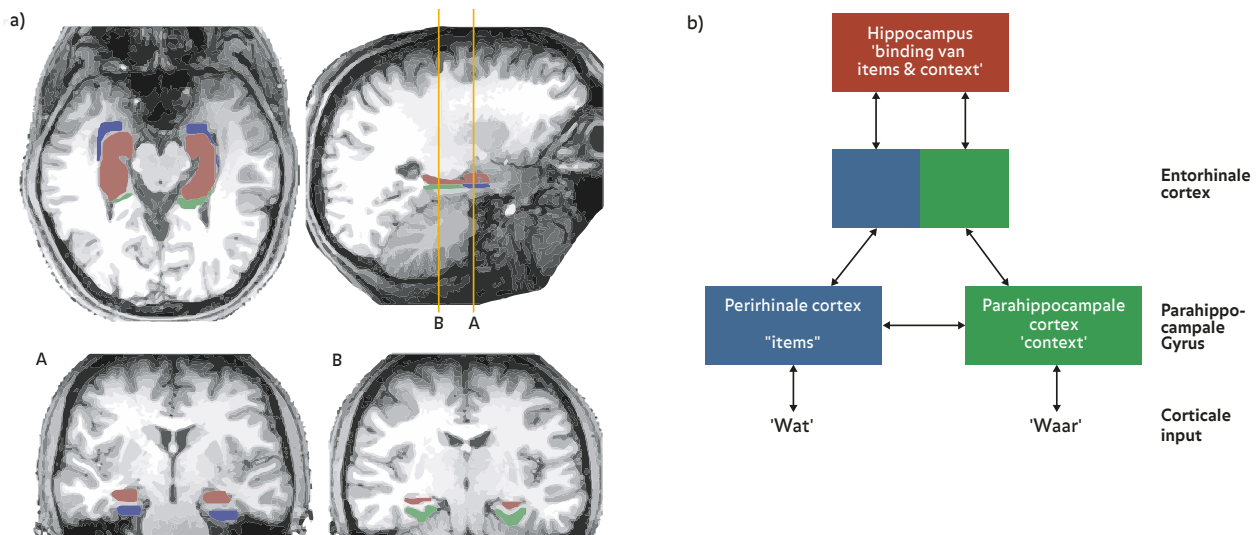


FIG. 1.10 Schematische weergave van het *binding of item and context-model*.
 a) Hersengebieden betrokken bij de ophaling van items, context en het vormen van associaties tussen item en context.
 b) Schematische weergave van de interactie tussen deze processen. Bron: Diana et al. (2007).

leren, was grotendeels intact. Voor verbale materialen had ze echter moeite met familiariteitsoordelen.

In vervolg op dit werk hebben Yonelinas en Ritchey (2015) beargumenteerd dat, met name bij emotionele gebeurtenissen niet alleen de hippocampus actief is, maar ook de amygdala. Hierbij zou de amygdala vooral betrokken zijn bij het binden van de gebeurtenis aan de corresponderende emotie en de hippocampus bij de binding van gebeurtenis aan de context. De relatieve bijdrage van deze hersengebieden aan de codering zou echter afhankelijk zijn van de mate van arousal. Hoge arousalniveaus en de daarmee corresponderende noradrenaline-afgifte zouden de samenwerking tussen de amygdala en de hippocampus bevorderen. Het gevolg hiervan is, volgens Williams et al. (2022), dat de emotionele items in een relatief brede context worden gecodeerd. Negatieve emoties kunnen deze samenwerking echter verstoren, waardoor er sprake is van een nogal gefragmenteerde herinnering, die relatief weinig contextuele details bevat. Williams et al. vermoeden dat terwijl negatieve emoties met name de balans richting amygdalabinding doen verschuiven, positieve emoties ofwel de samenwerking tussen hippocampus en amygdala bevorderen ofwel de balans richting hippocampale activiteit doen verschuiven.

6.4 HERINNERING

In hoeverre verschilt herinnering van herkenning? Staresina en Davachi (2006) probeerden deze vraag te beantwoorden door proefpersonen drie verschillende geheugentesten te geven, te weten een itemherkenningstest (die sensitief is voor familiariteit), een associatieve herkenningstest (die sensitief is voor recollectie) en een vrije herinneringstest. Meer specifiek bestond hun *scanned encoding*-taak uit het volgende (ZIE FIG. 1.11): tijdens de encoderingsfase kregen proefpersonen combinaties van kleuren en woorden gepresenteerd, waarbij ze geïnstrueerd werden om zich zo duidelijk mogelijk voor te stellen of deze combinaties plausibel waren of niet. Op de daaropvolgende geheugentesten moesten ze ofwel zo veel mogelijk van de gepresenteerde woorden opnoemen (vrije herinnering), ofwel beslissen of een gepresenteerd woord oud of nieuw was (itemherkenning). De itemherkenningstaak werd gevolgd door een beslissing met welke kleur een woord was geassocieerd. fMRI-data lieten een toename zien in activatie in de bilaterale hippocampus en de linker anterieure inferieure frontale gyrus voor associatieve herkenning vergeleken met familiariteit en een nog sterkere toename voor vrije herinnering. Daarnaast werd ook een effect gevonden in de dorsolaterale prefrontale cortex en de posterieure pariëtale cortex (ZIE FIG. 1.11). Deze activatie was groter voor vrije herinnering.

Volgens Staresina en Davachi is deze toename in activatie het resultaat van het vormen van associaties tussen de items die onthouden moesten worden en de gerelateerde kleuren.

Een tweede mogelijkheid om herinnering te onderzoeken, is om gebruik te maken van de eerder beschreven herinner-/weet-procedure. Mickes, Seale-Carlisle en Wixted (2013) volgden deze procedure. Deelnemers aan deze studie kregen woorden gepresenteerd en moesten hierover ofwel een *animaciteits*-vraag beantwoorden ('Is het een levend of een dood object') ofwel een vraag over de grootte ('Is het object groter dan een schoendoos?'). Daarna moesten de proefpersonen voor ieder woord een herinner- of een weet-antwoord geven en vermelden welke vraag met ieder item geassocieerd was. Voor meer dan de helft van de woorden gaven de proefpersonen een herinner-antwoord. De vragen die geassocieerd waren met de woorden die de proefpersonen aangaven als herinnerd, werden bovendien beter gereproduceerd door de proefpersonen. Deze resultaten impliceren ook dat er, net als bij recollectie, bij herinnering sprake is van sterkere associaties tussen de items en de context.

6.5 HET CONSTRUCTIEVE GEHEUGEN

Alle tot nu toe besproken resultaten impliceren dat succesvolle herinneringen sterk samenhangen met associaties tussen item en context. Waarom is dat? Een populaire misvatting over het episodisch geheugen is dat het functioneert als een videosysteem dat complete episodes van je leven vastlegt. De hier beschreven associaties impliceren dat dit niet het geval is. Schacter en Addis (2007) beargumenteren dan ook dat het episodisch geheugen fundamenteel constructief is (in plaats van reproductief) waardoor het gevoelig is voor diverse vormen van fouten en vertekeningen. Dit constructieve karakter van het episodisch geheugen kan verklaren waarom systematische vertekeningen kunnen optreden in de wijze waarop we verhalen onthouden of waarom, zoals we in een later hoofdstuk zullen bespreken, ooggetuigenissen zeer gevoelig zijn voor vertekeningen.

Als we in aanmerking nemen dat het constructieve geheugen zo gevoelig is voor vertekeningen, dan kunnen we ons afvragen waarom we opgezaagd zijn met zo'n fragiel geheugen. Schacter en Addis (2007) voeren hier drie mogelijke redenen voor aan. Ten eerste zou het een enorme hoeveelheid verwerkingskracht vereisen om een semipermanente en volledige herinnering van iedere ervaring op te slaan. Ten tweede is het evolutionair gezien niet voordelig om dergelijke gedetailleerde herinneringen op te slaan, maar hebben we wel evolutionair een voordeel gehad bij het opslaan van de essentie van een herinnering, waarbij triviale details niet van belang zijn. Het is immers

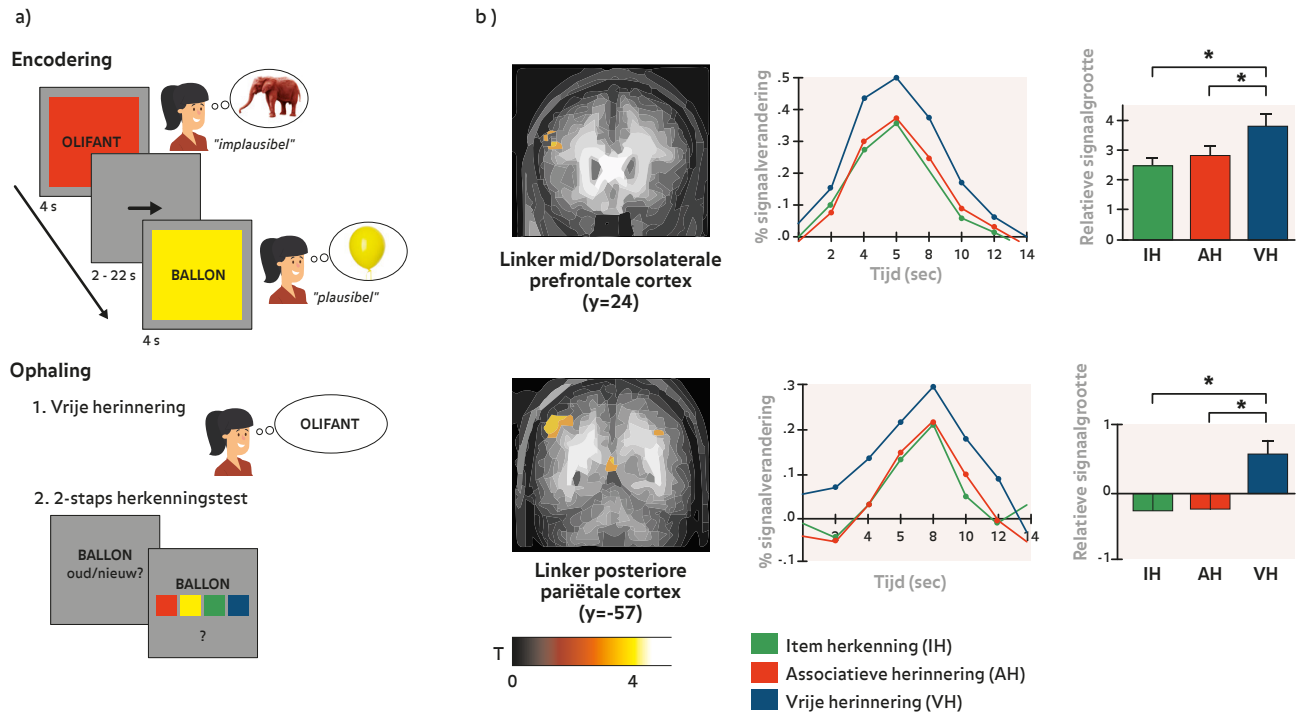


FIG. 1.11 De geheugentaak en resultaten van Staresina en Davachi (2006).

a) Tijdens de encodingsfase moesten proefpersonen combinaties van kleuren en woorden leren en zich hierbij steeds proberen voor te stellen of de combinaties plausibel waren. Tijdens het ophalen moesten ze ofwel zo veel mogelijk woorden opnoemen (vrije herinnering) ofwel gegeven woorden herkennen (gecuede herinnering), ofwel op basis van een gegeven kleur het corresponderende woord benoemen (associatieve herinnering).

b) Resultaten: vrije herinnering activeerde twee gebieden in de linkerhemisfeer sterker dan de andere twee vormen van herinnering. Bron: Staresina & Davachi (2006).

de essentie van een eerdere ervaring die nodig is om een geïnformeerde beslissing te maken (Biderman, Bakkour & Shohamy, 2020). Ten derde, en mogelijk als belangrijkste reden, beargumenteren Schacter en Addis en ook Addis, Wong en Schacter (2007) dat het episodisch geheugen ook gebruikt wordt om toekomstscenario's in te beelden. Het inbeelden van dit soort scenario's is alleen maar mogelijk wanneer fragmenten van herinneringen uit het verleden op een flexibele manier gerecombineerd kunnen worden. Zowel Barry en Maguire (2019) als Biderman et al. (2020) beargumenteren dat de hippocampus betrokken is bij deze recombinate van geheugensporen.

Een van de consequenties van het constructieve episodisch geheugen is dat de vaardigheid om de essentie van een ervaring te herinneren toeneemt gedurende onze kindertijd (Brainerd, Reyna & Ceci, 2008). Daarnaast is er echter ook een algemene toename in gevoeligheid voor valse herinneringen in functie van leeftijd. Brainerd en Mojardin (1998) onderzochten de mate waarin kinderen gevoelig waren voor reconstructiefouten in hun episodisch geheugen. Kinderen moesten hierbij luisteren naar sets van

drie verschillende zinnen, zoals: 'De koffie is heter dan de thee', 'De thee is heter dan de cacao' en 'De cacao is heter dan de soep'. Daarna moesten ze beslissen of testzinnen op precies dezelfde wijze eerder waren gepresenteerd. De cruciale manipulatie bestond eruit dat zinnen werden gepresenteerd die dezelfde betekenis hadden, maar een andere bewoording gebruiken, bijvoorbeeld: 'De cacao is koeler dan de thee'. De valse herkenning van deze zinnen was groter bij oudere kinderen dan bij jongere.

Hoe zit het met evidentie voor de hypothese dat het episodisch geheugen wordt gebruikt voor de constructie van toekomstscenario's? Wanneer dat het geval is, zouden we moeten verwachten dat hersengebieden die betrokken zijn bij het episodisch geheugen, ook geactiveerd worden wanneer we ons de toekomst voorstellen. Viard, Desgranges, Eustache en Piolino (2012) rapporteren een meta-analyse van relevante studies. In de meeste van deze studies werd een toename van activatie in de hippocampus tijdens het inbeelden van toekomstscenario's gerapporteerd. Dat was met name het geval wanneer ze betrekking hadden op persoonlijke gebeurtenissen. De mate van hippocampale



FIG. 1.12 Voorbeeld van een afbeelding die door Race et al. werden gebruikt om constructieve processen bij patiënten met hippocampale schade te bestuderen.
Bron: Race et al. (2011).

activatie hield bovendien verband met de helderheid en de emotionele en persoonlijke significantie van de voorgestelde scenario's.

In geheugenstudies wordt bovendien vaak gevonden dat hippocampale activiteit groter is tijdens het inbeelden van toekomstscenario's dan tijdens het ophalen van herinneringen (Viard et al., 2012). Gaesser, Spreng, McLelland, Addis en Schacter (2013) beargumenteren dat deze additionele activiteit het gevolg is van het construeren van een coherent voorgestelde gebeurtenis. Ze voorspelden – en vonden – dan ook dat activatie in de hippocampus groter zou zijn wanneer proefpersonen zich een nieuw scenario moesten voorstellen dan wanneer ze zich een eerder voorgesteld scenario opnieuw moesten voorstellen.

Deze resultaten tonen een verband aan tussen hippocampale activiteit en het construeren van toekomstscenario's. Ze tonen echter nog niet aan dat de hippocampus hier noodzakelijkerwijs bij betrokken is. We zouden dan ook sterkere evidentie hebben wanneer we zouden vinden dat patiënten met een hippocampale beschadiging niet alleen een beperkt episodisch geheugen zouden hebben, maar dat ze ook beperkt zouden zijn in hun mogelijkheden om zich toekomstscenario's in te beelden. Hassabis, Kumaran, Vann en Maguire (2007) vonden dat dit inderdaad het geval is. Amnesiepatiënten en neurotypische controle-proefpersonen kregen instructies om zich toekomstige scenario's voor te stellen. De scenario's die de patiënten rapporteerden, bestonden uit geïsoleerde fragmenten die gespeend waren van detail en coherentie. Vergelijkbare resultaten zijn gerapporteerd in literatuurreviews van Schacter, Guerin en St. Jacques (2011) en van Addis en Schacter (2012).

Race, Keane en Verfaellie (2011) identificeerden twee mogelijke redenen waarom schade aan de hippocampus resulteert in een verminderd vermogen om toekomstscenario's te genereren. De eerste mogelijkheid is dat hippocampale schade resulteert in een verminderd vermogen

om gedetailleerde informatie uit het episodisch geheugen te halen en deze informatie te gebruiken bij het construeren van het scenario. De tweede mogelijkheid is dat de hippocampale schade het vermogen van de patiënt beperkt om deze scenario's te beschrijven. Race et al. (2011) maakten daarom gebruik van afbeeldingen en vroegen patiënten met een hippocampale schade om die te beschrijven (ZIE FIG. 1.12). Hierdoor hoefden ze geen informatie uit hun geheugen te halen. Onder deze omstandigheden was de prestatie van de patiënten vergelijkbaar met die van controle-proefpersonen, wat de mogelijkheid uitsluit dat ze een beperkte vaardigheid hebben om situaties te beschrijven. De beschikbare evidentie lijkt er dus op te wijzen dat deze patiënten vooral moeite hebben met het ophalen van de geheugensporen.

7 HET SEMANTISCH GEHEUGEN

Onze algemene kennis wordt verondersteld opgeslagen te zijn in het semantisch geheugen in de vorm van concepten. Hoe concepten mogelijk in de neurale netwerken van het brein zijn gerepresenteerd, zullen we in het thema 'Hogere cognitie' uitgebreider bespreken. Voor de huidige discussie volstaat het echter om aan te nemen dat alle concepten die we ooit geleerd hebben, een onderdeel vormen van een semantisch netwerk. Volgens dit idee, waar de meeste huidige theorieën over het semantisch geheugen op gebaseerd zijn, zijn gerelateerde concepten met elkaar verbonden in een associatief netwerk, zodat de activatie van één concept ook resulteert in de activatie van gerelateerde concepten.

Een van de eerste modellen dat gebaseerd was op dit principe, was het hiërarchisch-netwerkmodel van Collins en Quillian (1969). Dit model veronderstelt dat concepten op een hiërarchische wijze in het semantisch geheugen gerepresenteerd zijn. Hoewel dit model zeer invloedrijk is geweest, bleken diverse assumpties niet correct te zijn, waardoor het model van Collins en Quillian de wijze waarop we concepten representeren niet goed kon verklaren. Dat gold met name voor de hiërarchische organisatiestructuur die Collins en Quillian voorstelden.

In een latere studie beargumenteerden Collins en Loftus (1975) bovendien dat de originele hiërarchische organisatie van het oorspronkelijke model van Collins en Quillian niet flexibel genoeg is. Om deze reden introduceerden Collins en Loftus hun *spreading activation*-theorie van het semantisch geheugen. Het uitgangspunt van deze theorie is dat het semantisch geheugen georganiseerd is op basis van de semantische gerelateerdheid, oftewel de semantische afstand tussen concepten. Figuur 1.13 illustreert een deel van deze organisatie. De afstand tussen twee concepten geeft hierbij de sterkte aan waarmee deze concepten met

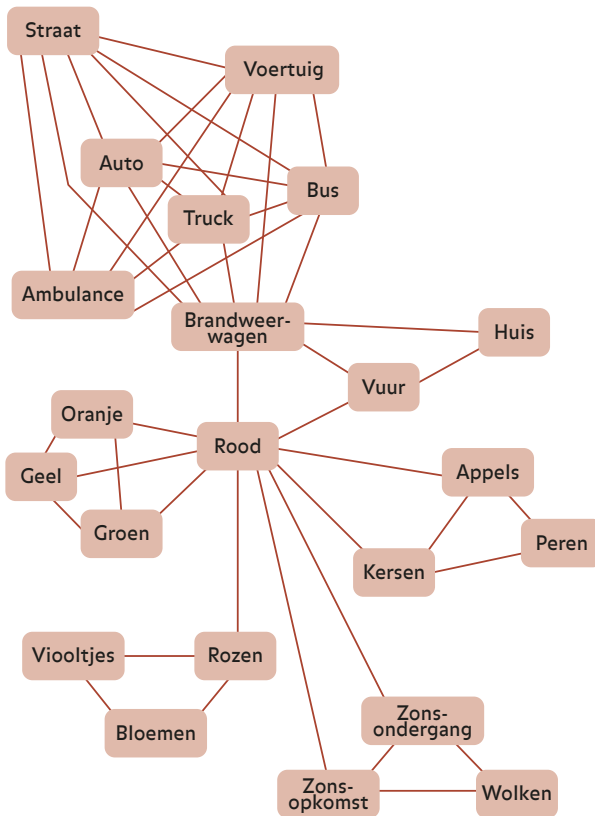


FIG. 1.13 Illustratie van het *spreading activation*-model van Collins en Loftus (1975).

elkaar geassocieerd zijn. Het concept 'rood' is bijvoorbeeld sterker geassocieerd met 'oranje' dan met 'zonsondergang'.

Volgens het *spreading activation*-model zal een concept geactiveerd worden zodra je dit concept ziet, hoort of eraan denkt. Deze activatie verspreidt zich dan naar gerelateerde concepten, waarbij de concepten die het sterkst geassocieerd zijn, het meest geactiveerd worden en de verderaf gelegen concepten, die minder sterk geassocieerd zijn, in mindere mate. Dit *spreading activation*-model is goed in staat om primingeffecten te verklaren, zoals die bijvoorbeeld door Meyer en Schvaneveldt (1971) zijn gerapporteerd.

7.1 HIËRARCHIE VAN CONCEPTEN

Hoewel uit het voorgaande lijkt te volgen dat het associatieve *spreading activation*-model beter in overeenstemming is met veel empirische data dan het hiërarchische model van Collins en Quillian (1969), is uit recentere studies gebleken dat er

toch een zekere hiërarchie in de organisatie van concepten te vinden is. Dit idee is consistent met het idee dat categorieën worden gekenmerkt door een gradiëntstructuur (Barsalou, 1987). Om een simpel voorbeeld te geven: wanneer we een foto van een stoel zien en gevraagd worden om het object te beschrijven, dan kunnen we zeggen dat het een stoel is, of een meubelstuk, of een luie stoel. Deze antwoorden impliceren een hiërarchie. Rosch, Mervis, Gray, Johnson en Boyes-Braem (1976) beargumenteren dat er drie niveaus in een dergelijke hiërarchie vervat zijn: een superordinaat niveau (bijvoorbeeld meubelstukken), het basisniveau (bijvoorbeeld de stoel) en een subordinaat niveau (bijvoorbeeld een luie stoel). Hoewel we soms refereren aan het superordinate niveau of het subordinate niveau, refereren we het meest aan het basisniveau.

Rosch et al. (1976) vroegen proefpersonen om zo veel mogelijk eigenschappen van concepten te genereren op elk van de drie niveaus in de hiërarchie. Op het superordinate niveau werden relatief weinig eigenschappen genoemd, omdat dit niveau over het algemeen relatief abstract is. Voor de andere twee niveaus werden relatief veel items gegenereerd. Voor het laagste niveau werden echter veel vergelijkbare eigenschappen gegeven voor de verschillende objecten op het laagste niveau (een luie stoel deelt veel eigenschappen met een bureaustoel). Voor het basisniveau waren deze eigenschappen veel distinctiever. De eigenschappen op dit niveau worden veel minder gedeeld met die van andere leden van de categorie (bijvoorbeeld stoelen en tafels).

Behalve door deze distinctiviteit wordt het basisniveau door nog een aantal speciale eigenschappen gekenmerkt. Alle leden van het basisniveau worden bijvoorbeeld gekenmerkt doordat ze bepaalde motorische acties met elkaar delen. Alle stoelen worden verder gekenmerkt doordat er, bijvoorbeeld, op een vergelijkbare manier op gezeten kan worden. Deze actie wordt niet gedeeld met de wijze waarop we interacteren met een tafel. Rosch et al. (1976) vonden bovendien bij een afbeeldingsbenoemingstaak dat proefpersonen het meest namen gebruikten op het basisniveau.

Een vergelijkbare voorkeur voor het basisniveau werd recent ook gevonden in een EEG-studie waarin proefpersonen een categorische versie van de in het volgende hoofdstuk uitgebreider besproken *N-back taak* moesten uitvoeren (Greene & Rohan, 2025).¹ Hierbij moesten ze in een reeks afbeeldingen ofwel een herhaling van het basisniveau detecteren ofwel een herhaling op het subordinate niveau. Informatie in het EEG-signaal die gerelateerd was aan de verwerking van het basisniveau, manifesteerde zich

1 Bij deze taak moeten proefpersonen beslissen of een aangeboden stimulus gelijk is aan ééntje die N trials terug werd gepresenteerd.

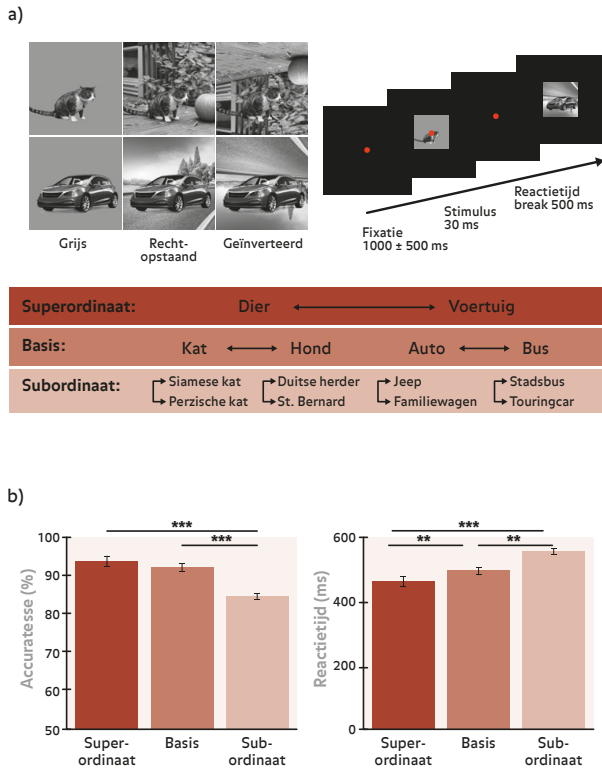


FIG. 1.14 Experimenteel design en resultaten van een studie naar de hiërarchische organisatie van het semantisch geheugen. a) Proefpersonen kregen afbeeldingen gepresenteerd die ze ofwel op het superordinate niveau, ofwel op het basisniveau ofwel op het subordinate niveau moesten beschrijven. b) Resultaten: hoe gedetailleerder de beschrijving was, hoe langer de beslissingstijd en hoe minder accuraat de benaming. Bron: Prass et al. (2013).

ongeveer 50 ms na *onset* van de stimulus over de posterieure elektrodes en verspreidde zich van daar via de laterale naar de anterieure elektrodes. Het signaal dat gerelateerd was aan dit niveau, was bovendien veel sterker dan het signaal dat gerelateerd was aan informatie op het sub- of superordinate niveau.

Toch zullen we niet altijd een voorkeur hebben om het basisniveau te gebruiken. Experts refereren bijvoorbeeld vaak aan objecten op het subordinate niveau. Tanaka en Taylor (1991) vonden bijvoorbeeld bij vogelspotters en hondenexperts dat ze binnen het domein van hun expertise veel vaker gebruikmaakten van subordinate namen dan daarbuiten. Anaki en Bentin (2009) vonden dat we bij gezichten ook veel vaker subordinate namen gebruiken dan voor andere objecten. Proefpersonen kregen hierbij een label op het subordinate, basis- of superordinate niveau, waarna ze moesten beslissen of het label paste bij een bekend gezicht. Proefpersonen konden deze beslissing veel sneller maken wanneer het subordinate labels betrof dan een label op het

basisniveau. Anaki en Bentin onderzochten of deze voorkeur voor subordinate labels gerelateerd was aan een specifieke expertise in het herkennen van gezichten en rapporteerden evidentie dat dit niet het geval is. Wanneer proefpersonen bijvoorbeeld labels kregen die ze moesten relateren aan bekende bezienswaardigheden, zoals de Eiffeltoren of de scheve toren van Pisa, vertoonden ze hier ook een voorkeur voor subordinate labels.

Hoewel we over het algemeen een voorkeur hebben voor labels op het basisniveau, wil dat niet zeggen dat we ook het meest efficiënt zijn in het verwerken van het basisniveau. Prass, Grimsen, König en Fahle (2013) gaven hun proefpersonen de opdracht om afbeeldingen te categoriseren op ofwel het superordinate niveau (dier of voertuig), het basisniveau (hond of kat) of het subordinate niveau (bijvoorbeeld Siamese kat of Perzische kat). De taakprestatie was hier het hoogst op het superordinate niveau en het laagst op het subordinate niveau (ZIE FIG. 1.14). Deze resultaten reflecteren het feit dat categorisatie op een gedetailleerder niveau informatiever is en daarom een gedetailleerdere verwerking vereist (Close & Pothos, 2012). Dit idee is consistent met resultaten van Rogers en Patterson (2007) die patiënten met een semantische dementie bestudeerden en vonden dat deze patiënten beter presteerden op het superordinate niveau dan op het basisniveau.

7.2 DE AARD VAN CONCEPTEN

Oorspronkelijk werd verondersteld dat concepten die in het semantisch geheugen werden opgeslagen, worden gekenmerkt door een aantal specifieke eigenschappen. Ze zouden abstract zijn en daarmee ontkoppeld zijn van de sensorische en motorische representaties. Daarnaast zouden deze representaties stabiel zijn in de zin dat ieder individu dezelfde representatie van een concept bij verschillende gelegenheden zou gebruiken. Ten slotte zouden verschillende individuen een min of meer vergelijkbare representatie van een concept hebben. Concepten in het semantisch geheugen zouden, met andere woorden, het karakter hebben van abstracte encyclopedische beschrijvingen. Deze interpretatie is echter problematisch, omdat ze ver afstaat van de wijze waarop we in het dagelijks leven concepten hanteren. Hoe zouden we bijvoorbeeld encyclopedische concepten kunnen gebruiken wanneer we in het dagelijks leven de wereld rondom ons waarnemen?

Barsalou (2009) beargumenteert om deze reden dat alle theoretische uitgangspunten van de hiervoor beschreven klassieke visie incorrect zijn. In het dagelijks leven komen we namelijk bijna nooit losse concepten tegen, maar interpreteren we die in verschillende contexten, waardoor de representatie van een concept sterk van situatie tot situatie

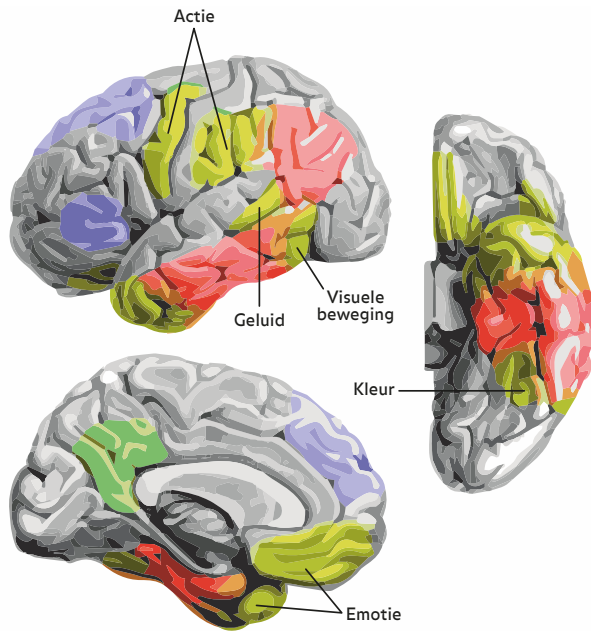


FIG. 1.15 De representatie van perceptuele, emotionele en motorische codes in het semantisch geheugen. Bron: Binder & Desai (2011).

kan verschillen en bijvoorbeeld afhankelijk is van het doel dat we willen bereiken. We kunnen dit illustreren aan de hand van een voorbeeld dat Barsalou aanhaalt. Traditioneel werd verondersteld dat het voor het concept 'fiets' altijd zou volstaan om de woordenboekdefinitie van een fiets: 'voertuig met twee wielen, de ene direct voor de andere, dat aangedreven wordt door pedalen' te activeren. Afhankelijk van ons specifieke doel zullen echter andere aspecten van het concept 'fiets' geactiveerd worden, volgens Barsalou. Informatie over de banden zal bijvoorbeeld geactiveerd moeten worden wanneer je een reparatie moet uitvoeren, terwijl het zadel veel belangrijker is wanneer je de fiets wil gebruiken. Ten slotte moeten ook de motorische *affordances* geactiveerd worden wanneer je de fiets wil gebruiken.

Om een flexibeler gebruik van concepten te kunnen verklaren, stelde Barsalou (2009) zijn simulatietheorie voor. Volgens deze theorie zijn de perceptuele en motorische systemen betrokken bij het verwerken van concepten. De laatste jaren is er veel evidentie gevonden die consistent is met deze theorie (ZIE FIG. 1.15). Wu en Barsalou (2009) vonden bijvoorbeeld evidentie dat de perceptuele systemen betrokken zijn bij de verwerking van concepten. Proefpersonen moesten hierbij zo veel mogelijk eigenschappen noemen op basis van een gegeven zelfstandig naamwoord. De opgesomde eigenschappen waren sterk afhankelijk van het visuele beeld dat het woord in kwestie oproep. Wang, Conder, Blitzer en Shinkareva (2010) vonden op basis van een meta-analyse

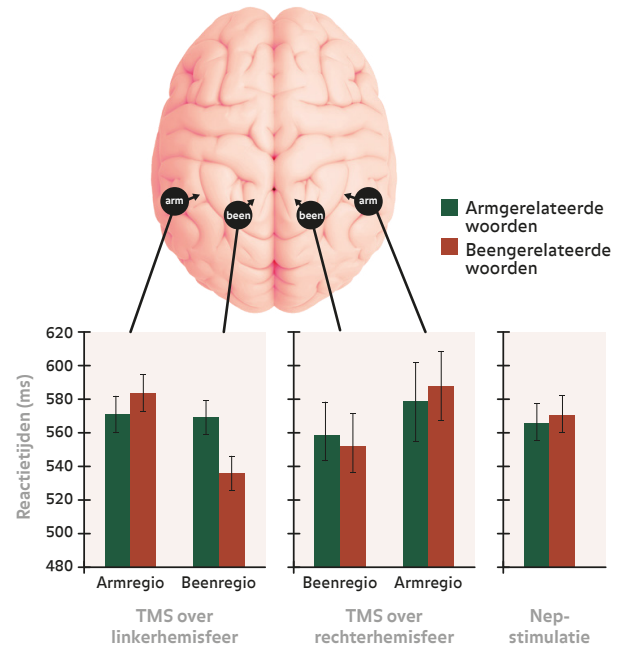


FIG. 1.16 Resultaten van een studie naar de impact van TMS op de vaardigheid om arm- of beengerelateerde woorden te kunnen verwerken. Een TMS-puls gericht op de delen van de motorcortex die het been representeren, versnelde de verwerking van beengerelateerde woorden. Stimulatie van de armgerelateerde delen van de motorcortex had een vergelijkbare impact op de verwerking van armgerelateerde woorden. Bron: Pulvermüller et al. (2005).

van *neuroimaging*-studies dat concrete concepten de visuele gebieden van de cortex activeren, terwijl abstracte concepten dat niet doen.

Evidentie dat het motorsysteem geactiveerd wordt bij de verwerking van conceptuele informatie is afkomstig van studies die gebruik hebben gemaakt van het feit dat verschillende lichaamsdelen, zoals de tong, de vingers of de voeten, specifieke activatiepatronen in de motorcortex produceren wanneer we ze bewegen. Wanneer proefpersonen woorden aangeboden kregen die geassocieerd waren met bewegingen van deze lichaamsdelen, werd gevonden dat ze de corresponderende delen van de motorcortex activeerden (Hauk, Johnsrude & Pulvermüller, 2004; Pulvermüller, 2013).

Meer directe evidentie dat het motorsysteem betrokken is bij de verwerking van actiegerelateerde concepten is afkomstig van een studie van Shebani en Pulvermüller (2013). In deze studie moesten proefpersonen armgerelateerde woorden zoals 'grijpen' of 'schillen', of beengerelateerde woorden zoals 'rennen' of 'trappen' verwerken. Tegelijkertijd moesten de proefpersonen een tiktaak uitvoeren met de armen of benen. De mate waarin de proefpersonen in staat waren om de woorden later te rapporteren, was afhankelijk van de taak en het type woorden dat ze moesten onthouden. De geheugenprestatie was namelijk