

- Turenour, M. van, Hagoort, P., & Brown, C.M. (1997). Electrophysiological evidence on the time course of semantic and phonological processes in speech production. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 23, 787-806.
- Vandenbergh, R., e.a. (1996). Functional anatomy of a common semantic system for words and pictures. *Nature*, 383, 254-256.
- Villafana, T. (1992). Physics and instrumentation: Magnetic resonance imaging. In: S.H. Lee, C.V.G. Rao, & R.A. Zimmerman (red.), *Cranial MRI and CT*. New York: McGraw-Hill.

Aanbevolen literatuur

- Bear, M.F., Connors, B.W., & Paradiso, M.A. (1996). *Neuroscience: Exploring the brain*. Baltimore: Williams & Wilkins.
- Gazzaniga, M.S. (red.) (1995). *The cognitive neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Hagoort, P., & Brown, C.M. (1993). Hersenpotentialen als maat voor het menselijk taalvermogen. *Stem-, Spraak- en Taalpathologie*, 2, 213-235.
- Hagoort, P., & Brown, C.M. (red.) (1998). *The neurocognition of language processing*. Oxford: Oxford University Press.
- Kolb, B., & Whishaw, I.Q. (1996). *Fundamentals of human neuropsychology*. New York: W.H. Freeman and Company.
- Posner, M.I., & Raichle, M.E. (1994). *Images of Mind*. New York: Scientific American Library.

A2.3

De neurale architectuur van het menselijk taalvermogen

P. HAGOORT

Max Planck Instituut voor Psycholinguïstiek, Nijmegen

P. INDEFREY

Max Planck Instituut voor Psycholinguïstiek, Nijmegen

INHOUD

| | | |
|-----|--|----|
| 1 | Inleiding | 3 |
| 2 | Het menselijk brein | 4 |
| 2.1 | Taalgebieden in het brein | 9 |
| 3 | Onderzoeksmethoden | 10 |
| 3.1 | De laesiemethode | 11 |
| 3.2 | De elektrofysiologische methode (ERPs) | 13 |
| 3.3 | Magneto-encefalografie (MEG) | 16 |
| 3.4 | Maten gerelateerd aan de metabole hersenactiviteit | 17 |
| 3.5 | Coregistratie van hersenactiviteit | 21 |
| 4 | De neurale architectuur van taalfuncties | 22 |
| 4.1 | De neurale architectuur van woordverwerking | 23 |
| 4.2 | De neurale architectuur van zinsverwerking | 27 |
| 4.3 | De rol van de rechter hersenhelft | 33 |
| 5 | Conclusie | 34 |

REDACTIE: dr. H.F.M. Peters, *hoofdredacteur* | prof. dr. R. Bastiaanse |
 prof. dr. J. van Borsel | prof. dr. P.H.O. Dejonckere | drs. K. Jansonijs-Schultheiss |
 drs. S.J. van der Meulen | B.J.E. Mondelaers

De neurale architectuur van het menselijk taalvermogen

P. HAGOORT & P. INDEFREY

1 Inleiding

Geen enkele andere diersoort dan de mens beschikt over het vermogen tot communicatie via een eindig aantal symbolen en combinatorieregels die samen een oneindig aantal boodschappen mogelijk maken. Het spreken van en luisteren naar een vorm van taal is in de evolutionaire geschiedenis volgens de huidige schattingen ontstaan ergens tussen het verschijnen van *homo habilis*, zo'n twee miljoen jaar geleden en *homo sapiens*, zo'n honderdduizend jaar geleden. In tegenstelling tot spreken en luisteren zijn schrijven en lezen zeer recent verworven vaardigheden. Het alfabetische schrift is ongeveer drie tot vier duizend jaar oud, niet veel meer dan een milliseconde op de evolutionaire tijdschaal. Deze taalvaardigheden moeten expliciet aangeleerd worden. Spreken en luisteren worden daarentegen in de eerste jaren van het leven spelenderwijs verworven, en zijn in de loop van de evolutionaire geschiedenis vast in het brein verankerd.

Spreken, luisteren, lezen en schrijven zijn elk op zich complexe cognitieve vaardigheden waaraan verschillende deelcomponenten zijn te onderscheiden. Zo moet voor elk van deze vaardigheden woordkennis uit het langetermijngeheugen worden opgehaald. Deze woordkennis behelst minimaal de vorm van een woord (het klank- of schriftbeeld), de grammaticale eigenschappen (zelfstandig naamwoord, werkwoord; onzijdig, mannelijk/vrouwelijk) en de betekenis. Daarnaast moet de taalgebruiker uit het langetermijngeheugen de kennis ophalen die hem in staat stelt de afzonderlijke woorden in grotere eenheden, zoals zinnen, samen te smeden. Doorgaans worden deze afzonderlijke brokjes taalkennis vrijwel moeiteloos in tienden van seconden geactiveerd en met elkaar gecombineerd. De snelheid waartmee deze processen zich afspelen

is ronduit verbluffend. Zo kunnen we per seconde 25 spraakklanken herkennen, terwijl we van niet-talige geluiden er hoogstens zo'n negen per seconde kunnen identificeren (Liberman & Mattingly, 1989). Spreken doen we met een snelheid van zo'n drie woorden per seconde, waarbij niet alleen de relevante woordkennis uit het geheugen moet worden opgehaald, maar ook nog eens een groot aantal spieren op een gecoördineerde wijze worden aangestuurd om de woorden uit te spreken.

Voor elk van de genoemde taalvaardigheden bestaan uitgewerkte modellen van de daarbij betrokken kennisrepresentaties en ophaalprocessen. Dit samenstel van deelcomponenten wordt wel de cognitieve architectuur van het menselijk taalvermogen genoemd.

Hoewel inmiddels de nodige vorderingen zijn gemaakt bij het ontwerpen van computerprogramma's die aspecten van het menselijk taalvermogen lijken te imiteren, is tot op heden het menselijk brein nog steeds het enige medium dat taalgedrag in zijn volle complexiteit mogelijk maakt. Om een volledig beeld te krijgen van de mens als taalgebruiker is het dan ook van belang te specificeren hoe taal in het brein verankerd is. Naast een specificatie van de cognitieve architectuur van verschillende taalfuncties, is dus kennis nodig over de daarmee corresponderende neurale architectuur. Het doel van dit hoofdstuk is in grote lijnen een schets te geven van de neurale architectuur van het menselijk taalvermogen, voorzover daarover iets bekend is. Teneinde deze samenvattende schets te kunnen geven, zullen we eerst de daartoe noodzakelijke achtergrondinformatie over de menselijke hersenen en de relevante onderzoeksmethoden bespreken.

2 Het menselijk brein

De hersenen zijn het meest complexe orgaan van het menselijk lichaam. In een ruimte ter grootte van een halve voetbal bevindt zich een microkosmos van meer dan honderd miljard zenuwcellen. Elk van die honderd miljard zenuwcellen (neuronen) heeft vele verbindingen met andere zenuwcellen, soms wel vijftienduizend.

De complexe structuur van ons brein heeft zich in de evolutionaire geschiedenis ontwikkeld vanuit het centrale zenuwstelsel van eerdere, verwante soorten. Het bouwplan van het centrale zenuwstelsel bij de mens vertoont dan ook grote overeenkomsten met dat van andere zoogdieren. Ook bij andere zoogdieren kunnen we twee hersenhelften onderscheiden, en zijn kleine hersenen (cerebellum) aanwezig. Eveneens treffen we bij andere zoogdieren een hersen-

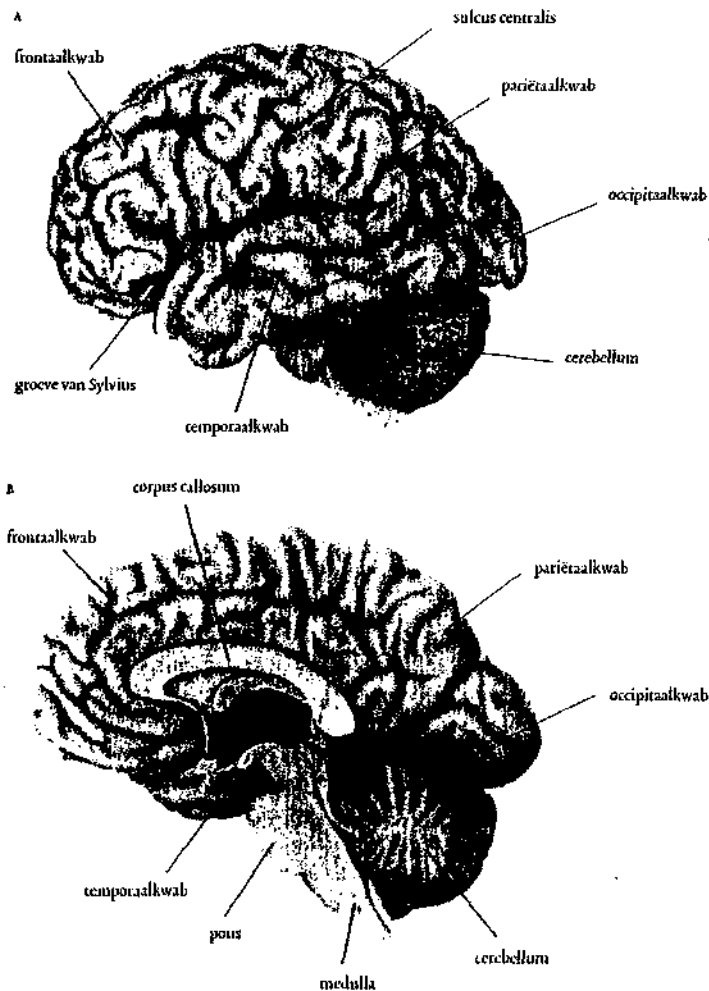
stam en een ruggenmerg aan die qua bouw en functie grote overeenkomsten vertonen met het centrale zenuwstelsel van de mens. Maar daarnaast zijn er ook opvallende verschillen.

Wat onmiddellijk opvalt aan de menselijke hersenen in vergelijking met de hersenen van andere zoogdieren, is de toename in het aantal windingen dat aan de oppervlakte van de menselijke grote hersenen (cerebrum) zichtbaar is. Deze toename hangt samen met de toegenomen grootte van de neocortex bij de mens, die ongeveer tachtig procent van ons brein uitmaakt. De neocortex is het 1,5 tot 3 mm dunne laagje zenuwcellen dat zich grotendeels aan de buitenkant van de grote hersenen bevindt. Deze heeft bij de mens een oppervlakte bereikt van tegen de 2,5 vierkante meter. Om die tijdens de evolutie toegenomen laag in de schedel onder te kunnen brengen is de cortex als een stuk verfrommeld papier binnen ons schedeldak opgevouwen. De groeven die in de oppervlakte van het cerebrum zichtbaar zijn worden sulci (enkelvoud: sulcus) genoemd, de gedeelten die aan het oppervlak zelf zichtbaar zijn, staan bekend als gyri (enkelvoud: gyrus). Waar we precies de sulci en gyri kunnen vinden kan enigszins verschillend zijn tussen de linker en de rechter hersenhelft. Van individu tot individu kunnen de verschillen in plaats, omvang en exacte structuur van de gyri en sulci veel aanzienlijker zijn.

We kunnen elke hersenhelft onderverdelen in een viertal kwabben: de frontaalkwab, de pariëtaalkwab, de temporaalkwab (ook wel slaapkwab genoemd) en de occipitaalkwab (figuur 1).

Elk van deze kwabben is van belang voor vele cognitieve functies, maar heeft tevens een eigen zwaartepunt in het geheel van onze cognitieve huishouding. Zo is de occipitaalkwab onontbeerlijk voor visuele waarneming, de temporaalkwab voor auditieve waarneming, en is de bijdrage van de frontaalkwab essentieel voor ons bewegingsapparaat. De pariëtaalkwab ten slotte is cruciaal voor de verwerking van somatosensorische informatie. Binnen iedere kwab is een aantal gyri te onderscheiden. De temporaalkwab heeft bijvoorbeeld een drietal gyri: een bovenste, een middelste en onderste temporaalgyrus. Een complicerende factor voor niet-anatomen is overigens dat de benoeming van gebieden binnen een kwab niet altijd eenduidig is. Dit is met name het geval voor de frontaalkwab.

Behalve het in kaart brengen van het breinlandschap op basis van uiterlijk zichtbare kenmerken, zoals het verloop van sulci en gyri, zijn ook andere hersenkarteringsmethoden in zwang. Een van die methoden baseert zich op de

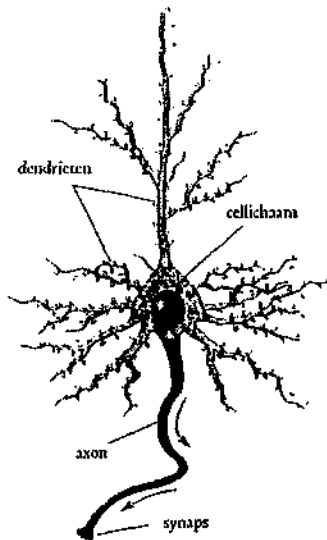


Figuur 1 | De locatie van de vier kwabben, het cerebellum en de twee belangrijkste groeven op een zij aanzicht van de linker hersenhelft (A); een mediaal aanzicht van de hersenen ter hoogte van het corpus callosum, de verbindingsbalk tussen de beide hersenhelften (B).

structuur van de zenuwcellen die zich in de cortex bevinden. Het algemene bouwplan van alle neuronen is gelijk (figuur 2).

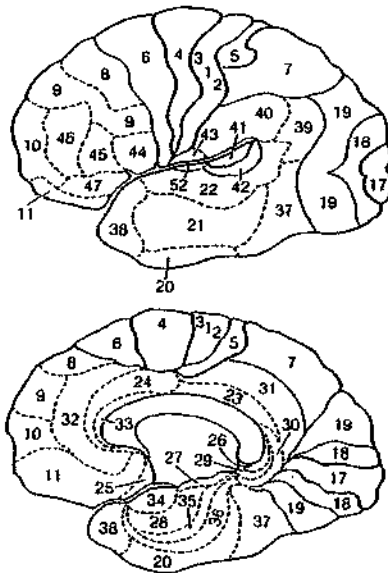
Zenuwcellen bestaan uit een cellichaam en een wisselend aantal uitlopers (dendrietten) voor het ontvangen van signalen, en één uitloper (het axon) voor de voortgeleiding van signalen naar andere neuronen. Het signaal van een neuron is een kortdurende, lokale voltageverandering tussen de binnen- en buitenkant van de celmembraan. Bij overschrijding van een drempelwaarde resulteert deze voltageverandering in een actiepotentiaal die zich met een snelheid van een tot honderd meter per seconde langs het axon voortbeweegt.

De signaaloverdracht tussen twee zenuwcellen vindt plaats aan de synaptische uiteinden, waar de actiepotentiaal tot het vrijkomen van chemische stoffen (neurotransmitters) leidt. Dit proces bewerkstelligt een verandering van de membraanpotentiaal van de zenuwcel aan de overzijde van de synaptische spleet. Afhankelijk van de richting van deze potentiaalverandering onderscheiden we inhiberende synapsen en exciterende synapsen. Inhiberende synapsen verminderen het activatieniveau van de ontvangende zenuwcel, exciterende synapsen verhogen het activatieniveau.



Figuur 2 | Het algemene bouwplan van een zenuwcel (neuron), geïllustreerd voor een piramidecel.

Hoewel het bouwplan van alle neuronen in principe gelijk is, hebben toch geen twee neuronen precies dezelfde vorm. Op basis van verschillen in structuurkenmerken (zoals de dendrietboom) kunnen we een hele reeks verschillende typen neuronen onderscheiden. Op basis van een analyse van de aanwezige celtypen (cytoarchitectonica) kunnen we hersengebieden van elkaar onderscheiden. Op deze wijze ontstaat een cytoarchitectonische kaart van de cortex. Het meest bekende voorbeeld daarvan is de Brodmannkaart (zie figuur 3), vernoemd naar de anatoom Korbinian Brodmann (1868-1918) die als een van de eersten hersengebieden indeelde op basis van celstructuren. In de Brodmannkaart is elk afzonderlijk gebied van een nummer voorzien. De primaire motorschors is bijvoorbeeld Brodmanngebied 4, de primaire visuele schors Brodmanngebied 17. Deze nummers hebben geen speciale betekenis anders dan dat ze de volgorde aangeven waarin Brodmann zich door het brein heenwerkte.

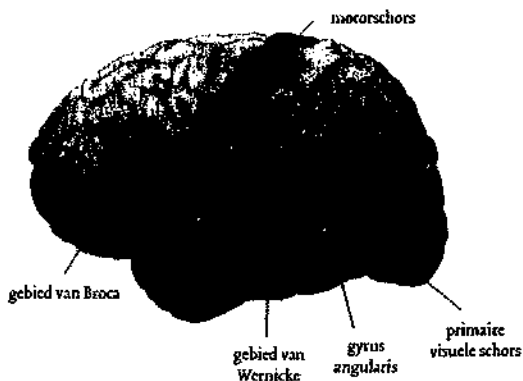


Figuur 3 | Brodmanngebieden. Sommige gebieden hebben histologisch scherpe grenzen (doorgetrokken dikke lijnen), andere gebieden, zoals 6 en 18-19, hebben minder scherp afgebakende histologische grenzen (doorgetrokken dunne lijnen). De overblijvende gebieden hebben geen scherpe grenzen maar gaan geleidelijk in elkaar over (onderbroken lijnen) (naar Kolb & Wishaw, 1996).

Hoewel we vandaag de dag weten dat de grenzen van de cytoarchitectonische gebieden veel vager zijn en van individu tot individu veel sterker verschillen dan wordt gesuggereerd door de Brodmannkaart, is de indeling van Brodmann desalniettemin nog steeds een onmisbaar communicatiemiddel onder neurowetenschappers voor de identificatie van verschillende hersengebieden.

2.1 TAALGEBIEDEN IN HET BREIN

Van oudsher zijn er twee gebieden in de linker hersenhelft te onderscheiden waarvan bekend is dat ze een belangrijke rol spelen bij het menselijk taalvermogen. Deze zijn het gebied van Broca en het gebied van Wernicke. Het gebied van Broca ligt in de frontaalkwab, aan de voorzijde van de groeve van Sylvius. Het gebied van Wernicke ligt in de temporaalkwab aan de achterzijde van deze zelfde groeve. Voor beide gebieden geldt dat de precieze afgrenzing van andere hersengebieden niet zonder problemen is, en dat met name voor het gebied van Wernicke geen eensluidendheid bestaat over de exacte plaats. Met die kanteekening kunnen we het volgende zeggen: het gebied van Broca bevindt zich in de onderste gyrus van de frontaalkwab. Het grenst aan de achterzijde (caudaal) aan de primaire motorische schors en omvat de Brodmanngebieden 44 (de pars opercularis) en 45 (de pars triangularis). Het gebied van Wernicke bevindt zich in de bovenste temporaalgyrus en grenst aan de achterzijde (caudaal) van de auditieve cortex. Het omvat onder andere het achterste gedeelte van Brodmanngebied 22.



Figuur 4 | Het klassieke neurale architectuurmodel van taal, gebaseerd op Geschwinds weergave van Wernickes model (naar Geschwind, 1979).

Behalve het gebied van Broca en het gebied van Wernicke zijn er twee andere gebieden die vaak in samenhang met taalfuncties genoemd worden. Dit zijn de gyrus angularis (Brodmangebied 39) en de gyrus supramarginalis (Brodmangebied 40). Beide gebieden liggen in het achterste gedeelte van de pariëtaalkwab. De gyrus angularis vormt het drielandpunt tussen de occipitaalkwab, de temporaalkwab en de pariëtaalkwab. Het grenst aan de bovenzijde (dorsaal) van het gebied van Wernicke. In het klassieke Wernicke-Geschwind-model (Geschwind, 1979, figuur 4) wordt aan deze gyrus een centrale rol toebedeeld bij het omzetten van het visuele woordbeeld dat is opgebouwd op basis van de visuele informatie uit de occipitaalkwab, in het bij een woord behorende klankpatroon. Daartoe zou de visuele informatie via de gyrus angularis moeten worden doorgeschakeld naar het in de aangrenzende temporaalkwab gelegen gebied van Wernicke. De gyrus supramarginalis ten slotte grenst aan de voorzijde (rostraal) van de gyrus angularis.

Wat de precieze bijdrage van deze gebieden is aan de menselijke taalfuncties zullen we later bespreken. Allereerst besteden wij nu aandacht aan methoden om de bijdragen van hersengebieden aan verschillende aspecten van het menselijk taalvermogen op het spoor te komen.

3 Onderzoeksmethoden

Voor cognitieve functies als het waarnemen van objecten, geheugen, motoriek enzovoort geldt dat deze ook bij primaten en andere zoogdieren op vergelijkbare wijze als bij de mens worden aangetroffen. Traditioneel heeft dierexperimenteel onderzoek veel kennis opgeleverd over de organisatie van deze functies in het brein van hogere diersoorten. De overeenkomst in hersenstructuren tussen de mens en primaten rechtvaardigt de verwachting dat deze functies op soortgelijke wijze in het menselijk brein gerealiseerd zijn. Inmiddels heeft onderzoek met moderne hersenscanningstechnieken bevestigd dat deze aanname door de bank genomen juist is.

In tegenstelling tot de meeste andere evolutionair en neuraal verankerde cognitieve functies zijn geen diermodellen beschikbaar voor de taalfuncties. Ook al vindt communicatie plaats tussen leden van andere diersoorten, algemeen wordt aangenomen dat in die gevallen het communicatiemedium zodanig in aard en kracht verschilt van mensentalen dat generalisaties van dierstudies naar het menselijk taalsysteem zeer beperkt of onmogelijk zijn.

Tot voor kort was onze kennis over taal en hersenen dan ook volledig afkomstig van patiënten met een hersenbeschadiging. Experimenten van de natuur zelf in de vorm van bijvoorbeeld een hersenberoerte kunnen resulteren

in uitval van taalfuncties. Door de aard van de taaluitval te correleren met de plaats en de omvang van de hersenlaesie kan informatie verkregen worden over de voor taalfuncties relevante hersengebieden. Deze hersenlaesiemethode wordt al meer dan honderd jaar gebruikt. De laatste vijftien jaar heeft de ontwikkeling van nieuwe hersenscanningstechnieken ertoe geleid dat het tegenwoordig mogelijk is onder experimenteel beter gecontroleerde condities de met taalfuncties samenhangende hersenactiviteit te registreren. In het onderstaande zullen we in kort bestek het scala aan technieken dat ons thans ter beschikking staat bij het onderzoek naar taal en hersenen de revue laten passeren (voor een meer gedetailleerde behandeling zie hoofdstuk A9.5).

3.1 DE LAESIEMETHODE

Een hersenbeschadiging in de vorm van bijvoorbeeld een cerebrovasculair accident (CVA) leidt tot afsterving van hersenweefsel (necrosis) op die plaatsen waar de zuurstoftoevoer ten gevolge van het CVA tijdelijk heeft stilgelegen. De resulterende structurele beschadiging van het hersenweefsel is zichtbaar te maken op een CT-scan of een MRI-scan. Tevens kan met behulp van gestandaardiseerde neuropsychologische tests en via meer specifiek onderzoek naar cognitieve functies inzicht verkregen worden in de cognitieve uitval die met de laesie gepaard gaat. Door de laesiegegevens te paren aan de uitvalssymptomen wordt vervolgens getracht de functie die het beschadigde weefsel in het gezonde brein heeft vast te stellen. Vooral bij laesies van beperkte omvang (focale laesies) en goed afgebakende uitvalssymptomen is op deze wijze relevante informatie verkregen over de bijdrage van verschillende hersengebieden aan een hele reeks van cognitieve functies.

Met betrekking tot het menselijk taalvermogen is met behulp van de laesiemethode vastgesteld dat bij overwegend rechtshandige personen de linker hersenhelft een cruciale rol speelt. Meer specifiek zijn het binnen deze hemisfeer de frontale en temporale hersengebieden die grenzen aan de groeve van Sylvius (de perisylvische gebieden) die onontbeerlijk zijn voor het produceren en begrijpen van taal. Een beschadiging van deze gebieden leidt doorgaans dan ook tot meer of minder ernstige taalstoornissen.

Lastiger wordt het wanneer we op basis van laesiestudies een nadere functionele precisering zouden willen geven van de rol van de verschillende perisylvische hersengebieden. Indien we bijvoorbeeld een schets willen geven van de perisylvische gebieden die van speciaal belang zijn voor het aanbrengen van een grammaticaal correcte structuur bij taalproductie en het gebruiken van syntactische informatie bij het begrijpen van taal, dan is dat niet goed te doen

op basis van de thans beschikbare laesiestudies. De resultaten verschillen te zeer om een eensluidende conclusie toe te staan. In mindere mate geldt hetzelfde voor andere taalaspecten, bijvoorbeeld met betrekking tot de voor woordbetekenis en woordklank cruciale hersenstructuren.

Er is een aantal redenen waarom laesiestudies alleen onvoldoende zijn en aanvulling behoeven van andere hersenscanningsmethoden. Allereerst geeft een CT-scan of MRI-scan geen volledig beeld van de gebieden die door de laesie minder effectief functioneren. Op basis van de scans kunnen de gebieden met aangetast weefsel worden geïdentificeerd. In de hersenen zijn vele gebieden echter via vezelbanen met elkaar verbonden. Dientengevolge kan een structurele beschadiging op een bepaalde plaats in het brein consequenties hebben voor het functioneren van andere gebieden die met de beschadigde gebieden in verbinding staan. Van een CT-scan of MRI-scan kan niet worden afgelezen welke intacte gebieden in hun functioneren worden belemmerd door de structurele beschadiging. Deze informatie kan wel worden verkregen met behulp van registraties die het met hersenactiviteit samenhangende celmetabolisme of de daaraan gerelateerde bloedtoevoer meten, zoals in PET of fMRI.

Een tweede probleem is dat hersenbeschadigingen zich niet netjes houden aan de grenzen van functioneel onderscheiden hersengebieden. De precieze begrenzing van laesies ten gevolge van een CVA hangt met name samen met de vascularisatie van het brein. De wijze waarop bloedvaten in de hersenen verwerkt zijn is echter niet eenduidig gerelateerd aan de functionele onderverdeling van hersengebieden. Bij elk door een CVA getroffen persoon is de laesie daardoor als het ware een schot hagel dat niet alleen delen van het taalsysteem treft, maar eveneens functies die in hetzelfde verzorgingsgebied van het getroffen bloedvat liggen. Daar bovenop komt nog de complicatie dat geen twee laesies hetzelfde zijn.

De Amerikaanse neuroloog Knight heeft een aanpak ontwikkeld die dit probleem ten dele ondervangt. Bij een groot aantal patiënten met een bepaalde cognitieve uitval wordt het gebied bepaald waarin de laesies van al deze patiënten overlappen. Bij een groep patiënten met een ander uitvalspatroon wordt vervolgens nagegaan of in geen van deze gevallen de laesie zich bevindt in het gebied met honderd procent overlap van de eerste groep patiënten. Indien aan die voorwaarde is voldaan, kan met meer zekerheid worden aangenomen dat het getroffen overlappende gebied te maken heeft met de functie die bij al deze patiënten gestoord is. Met gebruikmaking van deze methode heeft Dronkers (1996) recent kunnen vaststellen dat het voorste gedeelte van de insula in de linker hersenhelft een belangrijke rol speelt bij de planning van

de articulatorische bewegingen. Alle patiënten met een laesie in de precentrale gyrus van de linker insula vertoonden een verbale apraxie. Het betreffende hersengebied is gelegen onder de frontaal- en temporaalkwab, aan het mediale uiteinde van de groeve van Sylvius.

Een laatste complicatie bij laesiestudies wordt gevormd door de individuele variatie in de exacte relatie tussen taal en hersenen. Vermoedelijk bestaat binnen de grenzen van het perisylvische gebied in de linker hersenhelft de nodige variatie tussen individuen in het netwerk van gebieden dat verantwoordelijk is voor een bepaald aspect van ons taalvermogen. Dit probleem van de individuele variatie is overigens niet uniek voor de laesiemethode, maar geldt evenzeer voor scanning van hersenactiviteit waarbij over meerdere proefpersonen gemiddeld wordt. Er ontstaat de laatste jaren steeds meer belangstelling voor de individuele variatie die het algemene bouwplan van de hersenen toestaat bij de aanleg van de neurale architectuur voor taal en andere cognitieve functies.

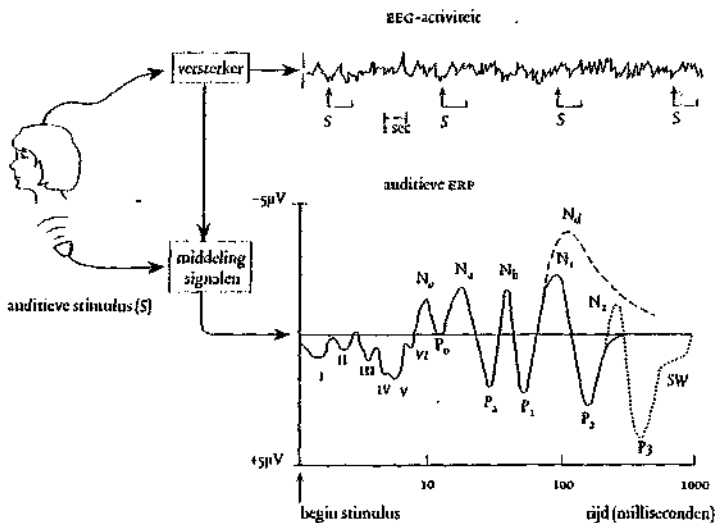
Ondanks de genoemde beperkingen van de laesiemethode, is de verwachting gerechtvaardigd dat deze methode, vooral in samenspel met andere hersenscanningstechnieken, waardevolle informatie zal leveren voor een verdere invulling van de neurale architectuur van het menselijk taalvermogen.

3.2 DE ELEKTROFYSIOLOGISCHE METHODE (ERPS)

Informatieoverdracht in het centrale zenuwstelsel vindt plaats door middel van elektrische activiteit van de zenuwvezels en de zenuwcellen (figuur 2). Hans Berger (1873-1941) publiceerde in 1929 een methode om deze elektrische hersenactiviteit bij mensen te registreren met behulp van op de schedel bevestigde elektroden. Het resulterende EEG (elektro-encefalogram) heeft sindsdien een belangrijke rol gespeeld in de klinische diagnostiek bij patiënten met hersenaandoeningen.

Het klinische EEG geeft een globaal beeld van de elektrische activiteit van de hersenen onder bepaalde algemene condities van het organisme, zoals slapen of waken. Het is echter ook mogelijk gebleken het EEG te registreren in afhankelijkheid van specifieke sensorische, motorische en cognitieve processen. Indien men het EEG registreert terwijl door de proefpersoon of patiënt naar een bepaalde stimulus geluisterd of gekeken wordt en dit EEG vervolgens wordt gemiddeld over een aantal aanbiedingen van de stimulus, dan zien we een identificeerbaar patroon van negatieve en positieve pieken in het EEG-sig-naal ontstaan (figuur 5). Deze pieken zijn de zogenaamde ERP-componenten,

waarbij ERP staat voor event-related potentials. Deze ERPs geven onder andere informatie over de aard van bepaalde cognitieve processen, zoals het voorbereiden van een beweging, het registreren van een onverwachte gebeurtenis, enzovoort (Hagoort & Brown, 1993).



Figuur 5 | Geïdealiseerd golfpatroon van de reeks ERP-componenten die zichtbaar worden wanneer het EEG gemiddeld wordt over de herhaalde aanbiedingen van een korte auditieve stimulus. Op de logaritmische tijdas zijn achtereenvolgens zichtbaar de vroege hersenstampotentialen (golven I-VI), de zogenaamde middenlatentiecomponenten (No, Po, Na, Pa, Nb), de exogene componenten (P1, N1, P2), en de endogene, cognitieve ERP-componenten (Nd, Nz, P300). De componenten met een negatieve polariteit zijn omhoog geplott, de componenten met een positieve polariteit hebben een naar beneden gerichte piek (Hagoort & Brown, 1993).

ERPs worden doorgaans opgewekt door aan een proefpersoon verschillende keren een bepaald type stimulus (bijv. een toon van een bepaalde frequentie of een woord van een bepaalde klasse) aan te bieden. Tegelijkertijd wordt bij de proefpersoon het EEG geregistreerd. Meestal gebeurt dit over meerdere afleidingen, dat wil zeggen meerdere elektroden zijn in een bepaalde ruimtelijke configuratie op de hoofdhuid bevestigd. Nadat het EEG geregistreerd is voor

een bepaald aantal exemplaren van het aangeboden stimulistype, volgt een middeling van de afzonderlijke stukjes EEG die door deze exemplaren zijn opgewekt. Figuur 5 laat het door een auditieve stimulus (S) opgewekte golfpatroon zien. Gemarkeerd is het moment waarop de stimulus wordt aangeboden. De ERP is doorgaans te klein om in het EEG te worden opgepikt, waardoor middeling per computer over meerdere stimuluspresentaties vereist is om een adequate signaal-ruisverhouding te bereiken. In het resulterende ERP-patroon zijn verschillende componenten te identificeren. Deze identificatie geschiedt op basis van een aantal kenmerken van het signaal.

Het eerste kenmerk is de polariteit van een ERP-component. Wat bij ERP-registraties in feite wordt opgepikt is een potentiaalverandering in het elektrische veld tussen de elektroden op de hoofdhuid en een electrode (bijv. op de oorlel) die geen hersenactiviteit oppikt. De potentiaalverandering kan negatief of positief zijn, resulterend in een ERP-component met een negatieve of een positieve polariteit. ERP-componenten met een negatieve polariteit worden veelal weergegeven door middel van een omhoog gaande piek, componenten met een positieve polariteit door middel van een omlaag gaande piek. De benoeming van de componenten bevat meestal informatie over hun polariteit (N of P).

Een tweede kenmerk is het moment waarop de component optreedt. Het gaat hier om de pieklatentie ten opzichte van het moment waarop de stimulus gepresenteerd is. Zo is bijvoorbeeld de P₃₀₀ een ERP-component met een positieve polariteit waarvan de maximale amplitude optreedt om en nabij de 300 milliseconden na de presentatie van een stimulus.

Een derde kenmerk is de amplitudevariatie van een bepaalde component. Deze amplitudevariatie kan samenhangen met fysieke stimulusparameters (bijv. de luidheid van een toon), maar ook met bepaalde cognitieve variabelen (bijv. de semantische verwantschap tussen woorden).

Ten slotte is de topografische verdeling van een ERP-component over de schedel van belang. Omdat ERPs meestal over meerdere afleidingen geregistreerd worden, kan worden vastgesteld op welke afleiding de component zich het duidelijkst manifesteert. De P₃₀₀ bijvoorbeeld vertoont achter op de schedel (posterieur) een grotere amplitude dan voor op de schedel (frontaal).

ERPs en neutrale architectuur

Bij een specificatie van de neutrale architectuur zijn minimaal de volgende twee aspecten van belang:

- 1 Welke hersengebieden zijn betrokken bij een bepaalde cognitieve functie en wat is hun precieze bijdrage?
- 2 Wanneer worden de betrokken hersengebieden actief in de cascade van operaties die onder de paraplu van een bepaalde cognitieve functie vallen?

Zeker bij het produceren van en luisteren naar spraak is het onvoldoende te weten waar zich dat in het brein afspeelt. Een centraal kenmerk van de betrokken processen is de snelheid waarmee ze verlopen en de onderlinge temporele afstemming van deze processen die nodig is voor een effectief verloop. Een specificatie van de neurale architectuur van het menselijk taalvermogen moet aan deze spatiotemporele dynamiek recht doen. De vragen 'waar' en 'wanneer' dienen beide beantwoord te worden.

Het tijdsoplossend vermogen van ERPs is vele malen beter dan dat van andere hersenscanningstechnieken. Elektrofysiologische registraties kunnen daarom met name bijdragen aan het achterhalen van de temporele parameters van de bij taalfuncties betrokken processen (figuur 8).

De ERP-methode is vooraansnog minder geschikt om te bepalen welke hersenstructuren bij taalfuncties betrokken zijn. Dit heeft te maken met het zogeheten inverse probleem. Om te bepalen waar de aan de schedel opgepikte elektrische hersenactiviteit wordt gegenereerd, kijkt men naar de topografische verdeling van deze activiteit over de schedel en probeert men via mathematische technieken op basis daarvan de plaats van de neurale bronnen te bepalen. Het probleem is dat deze bepaling geen unieke oplossing kent. Door dit inverse probleem is het dus niet mogelijk met zekerheid te zeggen waar de elektrofysiologische activiteit in het brein wordt opgewekt. Ondanks de ontwikkeling van nieuwe analysetechnieken, is vooraansnog niet te voorzien dat op korte termijn een precieze bepaling mogelijk is van de hersenstructuren die verantwoordelijk zijn voor talige ERP-componenten.

3.3 MAGNETO-ENCEFALOGRAFIE (MEG)

Inherent aan de intrinsieke relatie tussen elektrische velden en magneetvelden is dat de elektrische activiteit van de hersenen ook een magneetveld genereert. Dit magneetveld is uiterst zwak. Onder de juiste afscherming van andere magneetvelden en met gebruikmaking van de eigenschappen van supergeleiding is het tegenwoordig mogelijk de magnetische activiteit van de hersenen te meten. Dit gebeurt met behulp van een magneto-encefalograaf waarvan het

nieuwste prototype een registratie op meer dan driehonderd plaatsen over het hoofd mogelijk maakt.

Met betrekking tot het gebruik van MEG voor cognitieve studies gelden in veel opzichten dezelfde mogelijkheden en beperkingen als voor het EEG (ERPs). Aangezien tot op heden MEG-studies geen substantiële bijdrage geleverd hebben aan onze kennis over de neurale architectuur van taal, zullen we deze techniek verder onbesproken laten (zie hoofdstuk A9.5 voor een bespreking van de MEG-techniek).

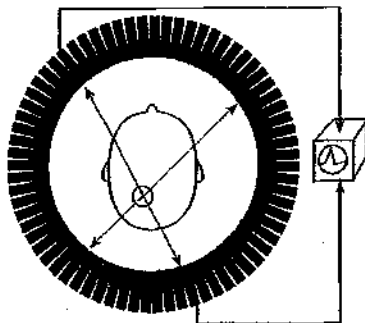
3.4 MATEN GERELATEERD AAN METABOLE HERSENACTIVITEIT

Lassen en Ingvar slaagden er in 1960 als eersten in functionele beelden van hersenactiviteit te maken met behulp van een techniek die een voorloper vormde van SPECT: single photon emission tomography. In patiënten die aan radiografisch onderzoek van de cerebrale arteriën moesten worden onderworpen, injecteerden zij kleine hoeveelheden Xenon-133, een radioactieve stof die elektromagnetische straling (fotonen) in de cerebrale arteriën uitzendt. Deze straling kon buiten het hoofd worden gedetecteerd door middel van een scanner die bestond uit een reeks van kleine detectoren. Op deze wijze verkregen Lassen en Ingvar tweedimensionele kaarten van de stralingsintensiteit. Het bleek dat de verdeling van de radioactieve stof in het brein afhankelijk was van hersenactiviteit. Patiënten die hun vingers bewogen vertoonden een verhoogde stralingsintensiteit over de motorische schors. Bij patiënten die luisterden naar een auditieve stimulus werd een verhoogde intensiteit over temporale gebieden geregistreerd.

De technieken die tegenwoordig het meest gebruikt worden bij het visualiseren van hersenactiviteit (functional imaging) zijn PET (positron emissie tomografie) en fMRI (functionele magnetische resonantie imaging). Deze technieken berusten op hetzelfde principe als SPECT. Dit principe is het zichtbaar maken van de lokale toename van de doorbloeding die samenhangt met de activatie van hersenweefsel. Hoewel we daarbij de neurale activiteit van een lokale groep zenuwcellen niet direct kunnen waarnemen, is het indirect mogelijk deze activatie te lokaliseren door de toename in de doorbloeding in de buurt van het geactiveerde hersenweefsel te detecteren. De correlaten van neurale activiteit worden kortom via een vasculair filter gedetecteerd.

Positronen emissie tomografie (PET)

Hoewel PET en SPECT op vergelijkbare principes berusten, is het belangrijke voordeel van PET gelegen in het toegenomen ruimtelijk oplossend vermogen. Daardoor is een preciezere lokalisatie van hersenactiviteit mogelijk. Deze verbetering hangt samen met de radioactieve substanties die bij PET gebruikt worden. Deze zenden positronen uit in plaats van gammafotonen. Positronen zijn deeltjes die in omvang en massa gelijk zijn aan elektronen, maar een tegenovergestelde lading hebben. Elektronen zijn in alle lichaamsatomen aanwezig. Positronen komen daarentegen alleen voor op plaatsen waar de radioactief gemaakte substantie zich ophoudt. Indien een positief geladen positron in aanraking komt met een negatief geladen elektron wordt de massa van deze beide deeltjes volledig omgezet in twee gammafotonen die in tegenovergestelde richting worden uitgezonden. Deze worden door een PET-camera geregistreerd (figuur 6). Een fotonenpaar dat vanuit een punt in de hersenen met de snelheid van het licht in tegenovergestelde richtingen wegvliegt, treft gelijktijdig twee detectoren van de ring. Deze gebeurtenis wordt door de met de detectoren verbonden coincidentie-elektronica geregistreerd. Door detectie van ook andere fotonenparen die vanuit hetzelfde hersengebied in andere richtingen vliegen, kan dit hersengebied uiteindelijk als oorsprong gereconstrueerd worden.



Figuur 6 | Principe van de PET-camera.

Het oplossend vermogen van PET is beperkt tot enkele millimeters. De belangrijkste reden van deze beperking is dat de positronen gemiddeld een afstand van ongeveer drie millimeter afleggen alvorens in botsing te komen met een elektron.

Om uit de geregistreeerde fotonenparen een beeld van hersenactiviteit te kunnen reconstrueren is een groot aantal fotonenpaarderecties vereist. Daarom heeft de PET-camera tienden van seconden nodig om voldoende data te kunnen verzamelen. Aangezien cognitieve processen veelal in hondersten van milliseconden verlopen, betekent dit dat het temporeel oplossend vermogen (de temporele resolutie) onvoldoende is voor het bestuderen van de temporele dynamiek (de 'wanneer' vraag) van deze processen. Een bijkomende handicap is dat in PET-onderzoek een bepaalde experimentele conditie als geheel moet worden aangeboden gedurende een meerperiode van ongeveer twee minuten. Dit in tegenstelling tot het gangbare cognitieve experiment waarin de items uit de verschillende experimentele condities gerandomiseerd worden.

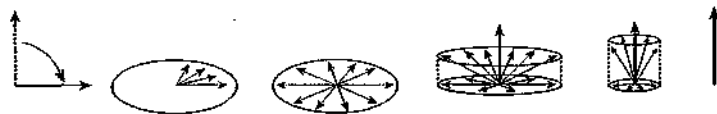
Voor het meten van aan cognitieve processen gerelateerde hersenactiviteit wordt vooral radioactief gelabeld O-15 gebruikt. Dit zuurstofatoom kan worden ingebouwd in water, CO₂ of butanolmoleculen. O-15 heeft een halfwaardetijd van twee minuten. Dat wil zeggen dat de uitgezonden straling in deze periode halveert. Na vijftien minuten is de straling tot het normale niveau teruggekeerd en kan een volgende meetessie van ongeveer twee minuten beginnen. Het totaal aantal metingen wordt beperkt door stringente bepalingen omtrent de stralingsbelasting waaraan proefpersonen mogen worden blootgesteld.

Functionele magnetische resonantie imaging (fMRI)

Magnetische resonantie imaging (MRI) is een techniek die gebruik maakt van het feit dat de kernen van bepaalde atomen zich gedragen als kleine magneten met een magnetische noord- en zuidpool. Een voorbeeld daarvan zijn de protonen die de kern vormen van de waterstofatomen in ons lichaam. Net als bij een elektrische generator kan een draaibeweging van deze atoomkernen in principe een elektrische wisselstroom in een spoel induceren. Om dit signaal ook feitelijk te kunnen oppikken moet een zeer groot aantal protonen tegelijkertijd precies dezelfde beweging ten opzichte van een metingsspoel maken. Om dit te bereiken wordt bij een MRI-meting het lichaam in het magneetveld van een krachtige magneet geplaatst, waardoor de protonen zoals kompasnaalden in een bepaalde richting worden gedwongen. In plaats van hun gewone chaotische bewegingen tonen ze nu een draaibeweging met een frequentie die afhankelijk is van de sterkte van het magnetische veld. Deze natuurkundige eigenschap wordt gebruikt om de protonen die zich op verschillende plaatsen in het brein bevinden een karakteristieke frequentie te geven. Dit wordt bereikt door de sterkte van het magnetische veld in de MRI-scanner in de drie dimensies te laten variëren.

Bij de feitelijke meting wordt vervolgens een kortdurende elektromagnetische golf (radiopuls) van een bepaalde frequentie door het hoofd gestuurd, dat zich bevindt in het magneetveld van de scanner. De energie van deze radiopuls wordt door protonen met een zelfde frequentie geabsorbeerd (vandaar resonantie). Dit verandert de draaibeweging van de protonen zodanig dat ze gedurende een korte periode synchroon in de richting van een metingsspoel draaien, waarin ze een wisselstroom (het signaal) opwekken. Omdat dit signaal een karakteristieke frequentie heeft, is het mogelijk te bepalen op welke plaats in de lichaam (i.c. het brein) de protonen die het signaal hebben opgewekt, zich bevinden.

Na afloop van de kortdurende puls verliezen de protonen de energie van de elektromagnetische golf en keren ze terug in de richting van het uiterlijke magneetveld. Daarbij verdwijnt het signaal (figuur 7).



Figuur 7 | De twee mechanismen van signaalverlies bij MRI. Van links naar rechts: een radiopuls heeft de draaibeweging van de protonen 90° in richting van de metingsspoel veranderd en de protonen draaien synchroon. Het maximale signaal wordt geregistreerd. Na een korte periode beginnen de protonen al niet meer synchroon te draaien. Ten slotte verlaten ze ook het 90° -vlak en gaan terug naar hun uitgangspositie. Er wordt geen signaal meer geregistreerd.

De snelheid waarmee de protonen terugkeren is afhankelijk van het biologische weefsel. Het signaal van zenuwweefsel verdwijnt bijvoorbeeld sneller dan het signaal van water. Als op het juiste moment gemeten wordt en de verschillen in signaalsterkte omgezet worden in helderheidsverschillen, ontstaat een anatomisch beeld van de hersenen.

Het gebruik van MRI voor het registreren van hersenactiviteit (fMRI) berust op een tweede bron van signaalverschillen. Het signaal verdwijnt namelijk ook indien de draaibeweging van de protonen niet meer synchroon is. In dat geval wekt het ene proton in de spoel een positief elektrisch signaal op, terwijl een ander proton een negatief signaal opwekt. Deze signalen neutraliseren elkaar. De draaibeweging van de protonen wordt onder andere asynchroon doordat het weefsel in hun omgeving een onregelmatige magnetische invloed uitoe-

fent, waardoor de beweging van sommige protonen versneld wordt en die van andere vertraagd. Een dergelijke magnetische invloed wordt in het lichaam uitgeoefend door het bloed dankzij het ijzergehalte in de rode bloedkleurstof (hemoglobine). Bovendien is al langer bekend dat de hoeveelheid zuurstof die door het hemoglobine gebonden en getransporteerd wordt de magnetische eigenschappen van het bloed beïnvloedt. De toename in de zuurstofconsumptie door actieve hersengebieden leidt om nog onbekende redenen tot een meer dan evenredige toename in de zuurstoftoevoer (hyperperfusie). Een groot deel van deze extra toegevoerde zuurstof wordt daarom weer via de venen afgevoerd. Deze fluctuaties in de zuurstofbalans (en dus in de magnetische eigenschappen van het bloed) kunnen in het MR-signaal worden opgepikt.

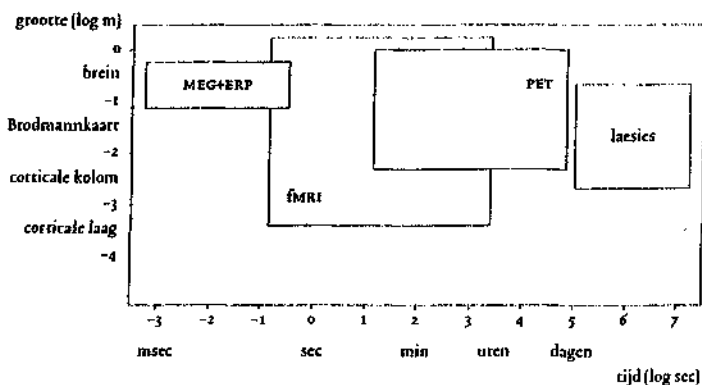
In 1990 toonden Ogawa en zijn collega's aan dat veranderingen in de oxygenatie van bloed de intensiteit van het MR-signaal inderdaad beïnvloeden. Het resulterende contrast in het signaal wordt BOLD-contrast genoemd (blood oxygenation level dependent). Twee jaar later publiceerden Kwong en zijn collega's (1992) de eerste fMRI-metingen in de visuele schors en de motorcortex, met gebruikmaking van de BOLD-techniek.

In vergelijking met PET scanning heeft fMRI het voordeel dat proefpersonen niet aan radioactieve straling worden blootgesteld. Bovendien is de temporele resolutie van fMRI aanzienlijk beter dan die van PET. Aangezien het signaal ook bij fMRI afhangt van de toename in bloedtoevoer, is ook het tijdsoplossend vermogen van fMRI niet ideaal. De fysiologische ondergrens van de temporele resolutie wordt bepaald door de traagheid van de hemodynamische respons die in de orde van enkele seconden is.

Het ruimtelijk oplossend vermogen van fMRI hangt ervan af hoe ver in het afvoertend vaatstelsel BOLD-contrasten nog worden gedetecteerd. Op dit moment kan worden gezegd dat in de praktijk het ruimtelijk oplossend vermogen van PET en fMRI van dezelfde orde grootte zijn. Aangezien in tegenstelling tot PET bij fMRI tegelijkertijd informatie over de anatomische structuren wordt binnengehaald, geldt dat bij het analyseren van de gegevens van afzonderlijke proefpersonen de lokalisatie betrouwbaarder is. Daartegenover staat het nadeel dat fMRI op dit moment gevoeliger is dan PET voor bewegingsartefacten, waaronder fysiologische bewegingen gerelateerd aan hartslag en ademhaling.

3.5 COREGISTRATIE VAN HERSENACTIVITEIT

Figuur 8 geeft weer hoe de verschillende onderzoeksmethoden zich in hun temporele en ruimtelijke resolutie tot elkaar verhouden.



Figuur 8 | Samenvattend overzicht van de spatiotemporele resolutie die de verschillende methoden van hersenonderzoek kenmerken. De Y-as geeft op een logaritmische schaal de omvang weer van de hersenstructuren die voor het signaal verantwoordelijk zijn. De X-as geeft het tijdsoplossend vermogen van de verschillende methoden weer. Deze as representeert de tijd in de logaritmen van seconden.

Uit de bespreking van thans beschikbare onderzoeksmethoden om de neurale architectuur van het menselijk taalvermogen te bestuderen, blijkt dat geen van deze methoden alleenzaligmakend is. Vooruitgang in onze kennis zal vooral ontstaan door de resultaten die met elk van deze methoden zijn verkregen te combineren. Nog beter is het bij dezelfde personen met hetzelfde materiaal verschillende hersenscanningstechnieken (bijv. ERP en fMRI) tegelijkertijd toe te passen. Aan het combineren van technieken (coregistratie) wordt op dit moment hard gewerkt. Wat de precieze winst daarvan is, zal echter pas op termijn duidelijk worden.

4 De neurale architectuur van taalfuncties

In het vervolg van dit hoofdstuk zullen wij een schets geven van de neurale architectuur van het menselijk taalvermogen op basis van de beschikbare literatuur. Daarbij moeten we vooraf een tweetal kanttekeningen maken. Hoewel taal de laatste jaren een populair onderwerp is in hersenscanningsstudies, zijn de resultaten van verschillende studies verre van eensluidend (Poepel, 1996). Kinderziekten van deze nieuwe en complexe methoden, waaronder het vinden van de juiste experimentele aanpak en de juiste wijze van dataverwerking, spe-

len daarbij ongetwijfeld een voorname rol. Daarnaast zijn er voor sommige aspecten van taalverwerking opvallende verschillen tussen de uitkomsten van laesiestudies en PET-studies (Stromswold e.a., 1996 vs. Caplan e.a., 1996). Het voert te ver in het kader van dit hoofdstuk een uitputtende opsomming te geven van al deze verschillen en hun mogelijke oorzaken. Wat hierna volgt is een samenvattend beeld op basis van de nu beschikbare studies. Door de genoemde factoren kan een dergelijke schets niet anders zijn dan een momentopname. De snelle ontwikkelingen in de cognitieve neurowetenschap wettigen de verwachting dat bijstelling en aanvulling van deze momentopname aanstaande zijn. De houdbaarheid van dit hoofdstuk is dus beperkt.

De tweede kanttekening is dat de weging van de beschikbare evidentie in het licht van de geschetste stand van zaken niet ontkomt aan een bepaalde mate van persoonlijke inkleuring. Wat in het vervolg van dit hoofdstuk zal worden opgediend is een specificatie van de neurale architectuur van taal zoals die op dit moment naar ons beste weten te geven is op basis van de beschikbare gegevens. Daarbij zullen we een onderscheid maken tussen enerzijds de verwerking van afzonderlijke woorden tijdens lezen, luisteren en spreken, en anderzijds het produceren en begrijpen van woorden in de context van hun natuurlijke omgeving: zinnen. Bij de bespreking van zinsverwerking besteden we met name aandacht aan de neurale architectuur van syntax, het cement tussen de losse bouwstenen van een zin.

4.1 DE NEURALE ARCHITECTUUR VAN WOORDVERWERKING

In tegenstelling tot wat veel mensen denken, liggen woorden niet als kant-en-klare pakketjes in ons brein opgeslagen. Afhankelijk van wat wij met woorden doen, wordt een heel netwerk van hersengebieden geactiveerd en neuraal georkestreerd. Bij lezen, luisteren en spreken van woorden zijn ten dele dezelfde en ten dele verschillende hersengebieden betrokken. In alle gevallen is het echter nodig onderscheid te maken tussen hersengebieden die met de fonologische of orthografische structuur van woorden te maken hebben, gebieden die samenhangen met de activatie van woordbetekenissen en gebieden die bij het aansturen van articulatie betrokken zijn.

Het lezen van woorden

Bij het lezen van woorden wordt de visuele informatie die op ons netvlies valt in eerste instantie doorgeschakeld naar de primaire visuele schors die zich achter in de occipitaalkwab bevindt, in gebied 17 van de Brodmannkaart. Deze informatie wordt vervolgens verder verwerkt in de ventrale stroom van visuele

gebieden die zich vanaf de occipitaalkwab uitstrekken tot gebieden in de onderste winding van de temporaalkwab. Met name de gyrus fusiformis speelt daarbij een belangrijke rol in de verwerking van letterreeksen die aan de orthografische regelmatigheden van de taal voldoen. Dit lijkt te gelden voor zowel de gyrus fusiformis in de linker hersenhelft als die in de rechter hersenhelft. Hoe groter het aantal woorden is dat verwerkt moet worden, hoe groter de activatie in dit gebied. Bovendien lijkt de activatie groter voor letterreeksen die geen bestaande woorden vormen (pseudoworden) (Hagoort e.a., 1997; Price e.a., 1996a). De genoemde gebieden in de ventrale stroom van visuele informatieverwerking zijn overigens niet alleen voor het herkennen van woordpatronen van belang, maar ook voor het herkennen van gezichten, objecten, enzovoort.

Uit ERP-onderzoek is bekend dat het 60 milliseconden duurt alvorens de visuele informatie op de retina de primaire visuele schors bereikt heeft. Vervolgens duurt het nog ongeveer 90 milliseconden om letterreeksen als bestaande woorden te herkennen. Binnen 280 milliseconden kunnen verschillende woordklassen, zoals functiewoorden en inhoudswoorden, van elkaar worden onderscheiden. In minder dan 400 milliseconden is ten slotte de betekenis van een woord in de interpretatie van de voorafgaande zinscontext geïntegreerd.

Een interessante bevinding in hersenscanningsstudies tijdens het stillezen van woorden is dat, ook al worden die woorden niet uitgesproken, er toch gebieden worden geactiveerd die bij het omzetten van een orthografische in een fonologische code betrokken zijn, alsmede gebieden die verantwoordelijk zijn voor het voorbereiden van de articulatiebewegingen (Hagoort e.a., 1997; Price e.a., 1996b). Kennelijk ontkomen zelfs geoefende lezers er niet aan deze bij spraak betrokken gebieden automatisch te activeren, ook al lijken ze voor het lezen van woorden niet strikt noodzakelijk te zijn.

In het klassieke Wernicke-Geschwind-model werd de gyrus angularis gezien als het doorschakelstation van orthografische naar fonologische woordinformatie. Voor het omzetten van een visuele woordcode naar een auditieve woordcode zou de gyrus angularis onontbeerlijk zijn. Recente PET-studies leveren geen eenduidig beeld op met betrekking tot de rol van de gyrus angularis. Sommige studies vinden ondersteunende evidentie voor het klassieke model, andere studies daarentegen hebben geen bewijs kunnen vinden voor een tussenkomst van deze gyrus bij het verklanken van geschreven woorden. Ook de rol van de gyrus supramarginalis is in recent hersenscanningsonderzoek niet opgehelderd.

Uiteraard worden tijdens het lezen van woorden ook de gebieden geactiveerd waarin de betekenis van die woorden ligt opgeslagen. Hiertbij zijn met name de linker temporaalschors en mogelijk ook de onderste gyrus in de frontaalschors van belang. In de temporaalschors is van oudsher het gebied van Wer-nicke geassocieerd met woordbetekenis. Niet alleen de bovenste gyrus van de temporaalschors, maar ook de middelste en onderste temporaalgyrus lijken betrokken te zijn bij het verwerken van woordbetekenis (Pugh e.a., 1996; Vandenberghe e.a., 1996).

Hoewel op grond van laesiestudies de betrokkenheid van de temporaalkwab bij het verwerken van woordbetekenis bekend was, kwam de betrokkenheid van de linker frontaalkwab als een verrassing. Deze betrokkenheid was niet bekend uit dergelijke studies, maar werd geconcludeerd uit een van de meest robuuste en gerepliceerde resultaten van PET-studies. Het gaat daarbij om activaties verkregen in de zogenaamde werkwoordenoproep (verb generate task). In deze taak krijgen proefpersonen zelfstandige naamwoorden te lezen (bijv. 'kip'). De taak van de proefpersoon is een daarbij horend werkwoord te produceren (bijv. 'kakelen'). De achterliggende gedachte is dat het produceren van zo'n werkwoord een semantische analyse van het zelfstandig naamwoord vereist. In de vele PET-studies waarin van deze taak gebruik gemaakt is, werd stelselmatig activatietoename gezien in de linker frontaalschors. Deze activatie werd toegeschreven aan de vereiste semantische analyse. Om die reden heeft de gedachte post gevat dat ook de linker frontaalschors deel uitmaakt van het netwerk van hersengebieden dat bij woordbetekenis betrokken is. Deze interpretatie is echter voor discussie vatbaar. Een andere mogelijkheid is dat de linker frontaalschors bij de planning en uitvoering van gedrag betrokken is. Het genereren van een werkwoord bij een zelfstandig naamwoord is daarvan een voorbeeld, maar de aard van de activatie is in dat geval veel algemener en niet direct samenhangend met de semantische analyse die voor het oproepen van het juiste werkwoord vereist is.

De verschillende interpretatiemogelijkheden duiden op een belangrijke kwestie in hersenscanningsonderzoek. Deze heeft betrekking op de keuze van de controleconditie. De achterliggende gedachte bij veel hersenscanningsonderzoek is dat hersenactiviteit in een conditie waarin de bestudeerde cognitieve component geen rol speelt, moet worden afgetrokken van een conditie waarin deze wel relevant is (de subtractiemethode). Het gebied waarin de lokale bloedtoevoer toeneemt in de vergelijking tussen deze twee condities (scans) zou dan met de betreffende cognitieve component samenhangen. Vaak is het echter niet zo eenvoudig vast te stellen of de twee vergeleken condities alleen

verschillen in de cognitieve component die bestudeerd wordt (bijv. semantische analyse), of dat er ook nog andere cognitieve verschillen zijn tussen de condities (bijv. het actief genereren van een antwoord in de ene conditie versus het passief verwerken van een stimulus, zoals een woord, in de controleconditie). In dat laatste geval kan de toegenomen hersenactiviteit aan verschillende cognitieve componenten worden toegeschreven. Dit lijkt onder andere te gelden voor de gerapporteerde hersenactiviteit in de linker frontaalschors. Vooralsnog is de rol van de linker frontaalschors bij de analyse van woordbetekenis dus onduidelijk. De laatste jaren zijn alternatieve analysetechnieken in opkomst die de bezwaren van de subtractiemethode op zijn minst gedeeltelijk ondervangen (Friston, 1997).

Het luisteren naar woorden

Voor het luisteren naar gesproken woorden is de temporaalschors van eminent belang. Allereerst bevindt de primaire auditieve schors zich in Heschl's gyrus (Brodmanngebied 41) in het bovenste gedeelte van de temporaalkwab. Aangrenzend vinden we de secundaire auditieve gebieden (Brodmanngebieden 42 en 22). Dit zijn de eerste corticale schakelstations voor de verwerking van geluid, inclusief spraak. Voor het verwerken van de specifiek aan talige klankreeksen gekoppelde fonologische informatie zijn met name delen van de bovenste en middelste gyrus van de temporaalkwab van belang. Deze twee temporale gyri lijken voor wat betreft taalverwerking een multifunctionele rol te spelen. Zoals we eerder hebben gezien zijn deze gebieden ook van belang voor de verwerking van de betekenis van woorden. Zowel voor de taalgebieden in de frontaalkwab (o.a. gebied van Broca) als voor deze gebieden in de temporaalkwab geldt dat we daarbinnen vermoedelijk te maken hebben met een netwerk van kleinere gebieden die elk hun eigen bijdrage aan de uitvoering van een bepaalde taalfunctie leveren (Posner & Raichle, 1994). Tegelijkertijd illustreert het dat we in het brein niet te maken hebben met taalcentra die geheel en al gespecialiseerd zijn voor slechts één bepaalde functie. Het organisatieprincipe is veeleer dat van 'a distributed network in which nodal foci of relative specialization work in concert' (Mesulam, 1990).

Het spreken van woorden

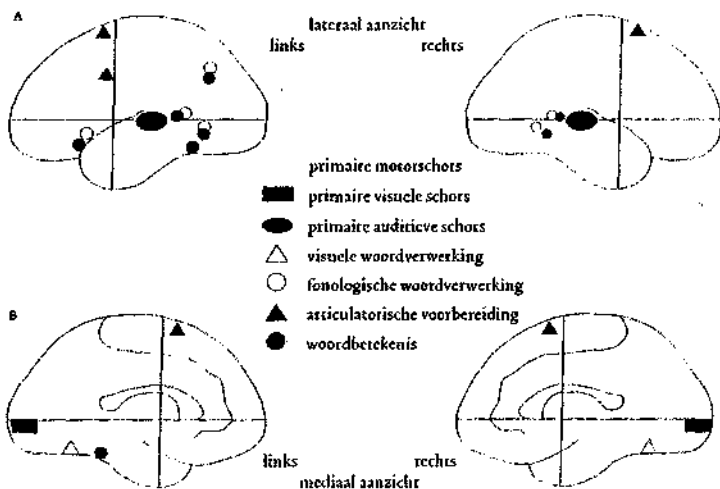
Bij het spreken van woorden is van belang dat de fonologische code van het woord wordt opgehaald en wordt omgezet in motorische programma's die via de motorische schors in beide hersenhelften de articulatieorganen activeren. Bij de feitelijke articulatie spelen zowel de motorcortex als het centrale gedeelte van het cerebellum (de vermis) een belangrijke rol.

Een reeks van PET-studies heeft uitgewezen dat het gebied van Broca bij fonologische aspecten van woordverwerking betrokken is. Hoewel de precieze karakterisering van de bijdrage van dit gebied nog niet volledig duidelijk is, lijkt het erop dat met betrekking tot spreken het gebied van Broca betrokken is bij de assemblage van de fonologische code die nodig is om de articulatorische planning aan te sturen. Met betrekking tot de articulatorische bewegingen die de motorcortex instrueren om de feitelijke articulatie uit te voeren is er enige evidentie dat de laterale premotorcortex in de linker hersenhelft en de supplementaire motorische schors (SMA) een wezenlijke bijdrage leveren. Tevens speelt het voorste gedeelte van de insula in de linker hersenhelft een rol in de articulatorische voorbereiding.

Uit recent ERP-onderzoek is inmiddels een vrij nauwkeurig beeld verkregen over het temporele verloop van de processen die aan de eigenlijke articulatie voorafgaan. Als de betekenis en de syntactische woordinformatie (bijv. of het woord onzijdig ('het konijn') of mannelijk/vrouwelijk is ('de stoel')) uit het geheugen is opgehaald, duurt het ongeveer veertig milliseconden om het fonologische beginsegment van het woord uit het geheugen op te halen. Vervolgens komen de resterende segmenten beschikbaar. Als de beginklank van een woord geactiveerd is, duurt het voor een woord van een tot twee lettergrepen nog ongeveer tachtig milliseconden om de resterende fonologische segmenten op te halen (Hagoort & Van Turenhout, 1997; Van Turenhout c.a., 1997). Dit temporele verloop in het ophalen van woordinformatie illustreert het eerder besproken punt dat woorden niet als kant-en-klare pakketjes in ons brein liggen opgeslagen, maar elke keer opnieuw uit de elementaire bouwstenen moeten worden geconstrueerd. Teneinde dit te realiseren is dan ook elke keer opnieuw een heel netwerk van hersengebieden betrokken bij zoiets ogenschijnlijk simpels als het lezen of spreken van een enkel woord. Figuur 9 geeft een samenvattend beeld van de hersengebieden die bij de verschillende aspecten van woordverwerking betrokken zijn.

4.2 DE NEURALE ARCHITECTUUR VAN ZINSVERWERKING

In vergelijking met de hoeveelheid studies naar de neurale architectuur van woordverwerking, is het aantal hersenscanningsstudies naar zinsverwerking zeer beperkt. Dit hangt vermoedelijk samen met de moeilijkheid experimenten te ontwerpen waarin de verschillende postlexicale processen kunnen worden geïsoleerd. Bovendien staat het taalpsychologisch onderzoek naar het produceren van hele zinnen nog in de kinderschoenen. Wel is het een en ander



Figuur 9 | Een samenvatting van de gebieden die bij woordverwerking betrokken zijn. (A) Zijaanzichten van de linker en rechter hersenhelft; (B) mediale aanzichten. De horizontale referentielijn is de zogenoemde AC-PC lijn, gedefinieerd door twee goed identificeerbare structuren, de anterieure en de posterieure commissuur. De verticale lijn vormt ter hoogte van de anterieure commissuur een rechte hoek met de AC-PC lijn. De ingetekende lijnen worden gebruikt om de resultaten van hersenscanningstudies op een anatomisch gestandaardiseerde wijze te rapporteren. Primaire hersengebieden voor visuele/auditieve waarneming en motoriek zijn grijs gekleurd. De lokalisatie van de verschillende aspecten van woordverwerking is schematisch aangeduid. De insula en het cerebellum zijn in deze figuur niet zichtbaar.

bekend over postlexicale processen die bij het begrijpen een rol spelen. Met name richt het onderzoek zich daarbij op syntactische processen. Deze processen zorgen ervoor dat het structurele verband tussen de woorden in een zin wordt aangelegd. Door te achterhalen wat het onderwerp van een zin is, wat het lijdend voorwerp is, enzovoort, kan worden bepaald wie de in het werkwoord uitgedrukte handeling verricht (agens) en wie deze ondergaat (patiëns). Het toekennen van deze thematische rollen vooronderstelt veelal duidelijkheid omtrent de grammaticale structuur van een zin. Om zinnen te begrijpen is het dus nodig het syntactische verband aan te brengen. Bij bepaalde vormen van afasie lukt dat niet langer. Bij patiënten met een dergelijke stoornis kan worden vastgesteld dat het taalbegrip ten dele gestoord is.

Uit ERP-onderzoek is gebleken dat componenten die met de betekenis-integratie van woorden in een zinscontext samenhangen, verschillen van componenten die op de verwerking van syntactische informatie reageren (Hagoort e.a., 1993; Osterhout & Holcomb, 1992). Hoewel daaruit niet kan worden afgeleid welke gebieden bij deze twee typen van postlexicale processen betrokken zijn, duidt het kwalitatieve verschil tussen ERP-effecten van semantische en syntactische aard wel op de betrokkenheid van verschillende hersengebieden bij deze beide processen. Bovendien kan daaruit worden geconcludeerd dat betekenisintegratie binnen vierhonderd milliseconden voltooid is, terwijl het integreren van een woord in de syntactische structuur niet langer dan vijfhonderd milliseconden in beslag neemt.

Laesiestudies hebben aangetoond dat de perisylvische gebieden in de linker hersenhelft cruciaal zijn voor syntactische processen. Echter op basis van deze studies is onduidelijk welke gebieden binnen dit omvangrijke geheel doorslaggevend zijn. De klassieke visie dat vooral het gebied van Broca hierbij een centrale rol speelt, is uiteindelijk in laesiestudies niet bevestigd.

Om meer duidelijkheid te krijgen over de bij syntaxis betrokken gebieden is de laatste jaren een klein aantal hersenscanningsstudies verricht, met gedeeltelijk dezelfde, gedeeltelijk verschillende uitkomsten. We zullen aan deze studies in het onderstaande in enig detail aandacht besteden, teneinde te laten zien waarop bij complex hersenscanningsonderzoek gelet moet worden.

Op dit moment zijn een vijftal PET-studies en één fMRI-studie naar de neurale architectuur van syntaxis gepubliceerd (Indefrey e.a., 1996; Just e.a., 1996; Mazoyer e.a., 1993; Nichelli e.a., 1995; Stowe e.a., 1994; Stromswold e.a., 1996). De moeilijkheid om syntactische processen te scheiden van fonologische en semantische zinsverwerkingsprocessen laat zich raden aan de diversiteit van experimentele ontwerpen die in deze studies gebruikt zijn. Tot de parameters die tussen studies varieerden behoren de aanbiedingsmodus (auditief vs. visueel), de manier van presenteren (hele zinnen vs. woord-voor-woord-presentatie), het woordmateriaal in de zinnen (woorden vs. pseudoworden), het type taak (begrips- vs. productietaken) en het type zinsstructuren. Het is duidelijk dat al deze parameters van invloed zijn op de interpretatie van de geobserveerde hersenactiviteit.

De studie van Mazoyer e.a. (1993) bestond uit vijf condities waarin talige stimuli auditief werden gepresenteerd. De taak van de proefpersonen was aandachtig te luisteren. In drie van de vijf condities (zinnen bestaande uit pseudoworden, semantisch abnormale zinnen en betekenisvolle zinnen die een verhaaltje

vormen) was sprake van syntactische processen. De hersenactiviteit in alle condities werd vergeleken met die in een zogeheten rustconditie, waarin geen talig materiaal werd aangeboden. In beide hersenhelften werd in de anterieure tip van de temporaalkwab activatie gevonden die specifiek gerelateerd kon worden aan de verwerking van syntactische informatie.

Stowe en haar collega's (1994) presenteerden betekenisvolle zinnen visueel en woord-voor-woord. Drie typen zinnen werden gebruikt:

- 1 lange, syntactisch complexe zinnen;
- 2 korte, maar syntactisch ambigue zinnen;
- 3 korte, niet-ambigue zinnen.

De proefpersonen kregen de instructie de zinnen zorgvuldig te lezen om er na afloop vragen over te kunnen beantwoorden. De rCBF (regional cerebral blood flow) in deze drie zinscondities werd vergeleken met een rustconditie waarin proefpersonen naar een leeg scherm keken. Voor de syntactisch complexe en voor de ambigue zinnen rapporteerden de auteurs activatie in het gebied van Broca, op de grens van de Brodmanngebieden 44 en 45. Activatie in dit gebied werd eveneens gevonden bij een directe vergelijking van ambigue en niet-ambigue zinnen.

In alle condities van de studie van Nichelli e.a. (1995) kregen proefpersonen hetzelfde betekenisvolle verhaaltje te lezen, dat visueel en woord-voor-woord werd gepresenteerd. In de syntactische conditie werd aan de proefpersonen gevraagd de spaarzaam optredende grammaticale fouten op te sporen. In de controleconditie moesten zij afwijkingen in het lettertype ontdekken. Een directe vergelijking van deze twee condities resulteerde in activatie voor de syntactische taak in de onderste frontaalgyrus van de rechter hersenhelft, in de gyrus cingularis en in de linker precentrale gyrus.

In de studie van Stromswold e.a. (1996) werden zinnen vergeleken die qua inhoud vergelijkbaar waren, maar in syntactische complexiteit verschilden ('The child spilled the juice that stained the rug.' vs. 'The juice that the child spilled stained the rug.'). De zinnen werden visueel in hun geheel gepresenteerd. In beide zinstypecondities bevatte de helft van de zinnen een semantische anomalie. De taak van de proefpersonen was de zinnen op hun acceptabiliteit te beoordelen. Een directe vergelijking tussen de twee zinstypen liet voor de syntactisch meer complexe zinnen een activatietoename zien in het gebied van Broca (de pars opercularis in de onderste gyrus van de frontaalkwab).

In een fMRI-studie onderzochten Just en zijn collega's het effect van syntactische complexiteit op de activaties in het gebied van Broca en het gebied van Wernicke, alsmede van de homologe gebieden in de rechter hersenhelft. Na elke zin volgde een bewering die al dan niet overeenstemde met de zinsinhoud. De proefpersonen moesten deze bewering als waar of onwaar karakteriseren. De gepresenteerde zinnen verschilden in complexiteit. Behalve simpele actieve zinnen ('The reporter attacked the senator and admitted the error'), werden zinnen met een betrekkelijke bijzin gepresenteerd, waarin het onderwerp van de hoofd- en bijzin identiek waren ('The reporter that attacked the senator admitted the error') of van elkaar verschilden ('The reporter that the senator attacked admitted the error'). Het blijkt dat proefpersonen de laatste soort bijzinnen moeilijker vinden dan de eerste soort. Voor dit verschil worden door alternatieve taalpsychologische theorieën verschillende redenen aangevoerd, waarop we hier niet zullen ingaan. Zowel in het gebied van Broca als dat van Wernicke werd activatie gevonden voor alle zinstypen. In mindere mate werd activatie gezien in de homologe gebieden in de rechter hersenhelft. Alle vier deze gebieden lieten een activatietoename zien bij oplopende syntactische complexiteit.

Indefrey en zijn collega's (1996) lieten proefpersonen hele zinnen lezen die bestonden uit pseudowoorden en echte functiewoorden (in het Duits: 'der Fauper) (der) (die Lüspel) (febbt) (tecken) (das Baktor)'). De zinnen konden een syntactische fout bevatten (i.c. tecken). In één conditie moesten de proefpersonen deze fout ontdekken en de zinnen in hun correcte vorm uitspreken ('Der Fauper, der die Lüspel febbt, teckt das Baktor'). In een volgende conditie beoordeelden zij alleen de grammaticale correctheid en lazen de zinnen op zoals deze op het scherm stonden. Een derde conditie bestond uit het geven van fonologische acceptabiliteitsoordelen voor syntactisch ongestructureerde reeksen van pseudowoorden en functiewoorden ('Vormen deze pseudowoorden qua klankpatroon mogelijke woorden in het Duits?'). Al deze condities werden vergeleken met een controleconditie waarin ongestructureerde reeksen pseudo- en functiewoorden hardop gelezen moesten worden. Beide syntactische condities lieten activatie zien in het dorsale gedeelte van het gebied van Broca. Beide acceptabiliteitstaken (syntactisch en fonologisch) activeerden onder andere de anterieure gebieden in de onderste frontaalgyrus en het aan het gebied van Broca homologe gebied in de rechter hersenhelft. Het gebied van Wernicke werd geactiveerd in de conditie waarin de proefpersonen de syntactische acceptabiliteit moesten beoordelen.

Figuur 10 | De lokalisatie van hersenactiviteit voor de verwerking van syntactische informatie, zoals gerapporteerd in verschillende studies.

Figuur 10 geeft een overzicht van de geactiveerde gebieden in de zes besproken studies. Het algehele patroon van resultaten lijkt het belang van de klassieke taalgebieden (het gebied van Broca en het gebied van Wernicke) voor syntactische taalbegripsprocessen te bevestigen. In een aantal gevallen werd echter uitsluitend naar deze gebieden gekeken (met name in de studie van Just e.a.) of werd het gebied van Broca temidden van andere geactiveerde gebieden als het syntaxis-relevante gebied aangeduid op basis van de klassieke literatuur (Stowe e.a., 1994). Een serieuzer probleem is dat in de meeste van deze studies niet uitgesloten kan worden dat er behalve syntactische ook semantische verschillen tussen de condities waren. Op basis van de ERP-literatuur weten we dat deze processen zich binnen hetzelfde tijdsbestek voltrekken.

Slechts in twee studies (Mazoyer e.a., 1993, Indefrey e.a., 1996) zijn door het gebruik van pseudoworden de semantische verschillen tussen de condities goeddeels geëlimineerd. De resultaten van deze studies laten echter niet-overlappende activaties zien. Het is mogelijk dat de activatie in de anterieure temporaalkwab in de studie van Mazoyer e.a. te maken heeft met het aanbieden van gesptoken zinnen. In alle andere studies werden de zinnen visueel gepresenteerd. De mogelijkheid van modaliteitsspecifieke gebieden voor de verwerking van syntactische informatie kan niet geheel worden uitgesloten.

Ten slotte werd in de meeste studies aan de proefpersonen gevraagd niet alleen de zinnen te lezen maar ook eventuele grammaticale of andere onvolkomenheden te detecteren. Mogelijk hangen sommige van de gerapporteerde activaties niet zozeer samen met het verwerken van specifiek syntactische

toemijngeliege taaloplag, in de laesie productie van syntactische verwerking? Is de syntactische betrokkenheid van het gebied van Broca vergelijkbaar of verschillend bij taalbegrip en taalproductie? Is de betrokkenheid hetzelfde of verschillend voor auditieve en visuele input? Tevens roepen de laesiestudies de vraag op hoe noodzakelijk de bijdrage van het gebied van Broca is.

De tamelijk uitvoerige bespreking van het onderzoek naar de neurale architectuur van syntaxis diende ter illustratie van de vele paradoxen en complexiteiten waarmee we daarin geconfronteerd worden. In vergelijking met de cognitieve modellen van taalverwerking en ondanks een neuropsychologische traditie van ruim een eeuw, staat het onderzoek naar de relatie tussen taal en hersenen nog maar in de kinderschoenen.

4.3 DE ROL VAN DE RECHTER HERSENHELFT

Bij verreweg de meeste mensen is de linker hersenhelft belangrijker voor taal dan de rechter hersenhelft. Toch is ook de rechter hersenhelft voor ons taalvermogen niet zonder belang. Met name voor het begrijpen van connotatieve en metaforische aspecten van betekenis, en voor het interpreteren en aanbrengen van (de emotionele aspecten van) zinsintonatie is een intacte rechter hersenhelft vereist (Hagoort, 1997). Desalniettemin leidt een laesie in de rechter hersenhelft doorgaans niet tot ernstige afatische verschijnselen.

In de context van de beperkte rol voor de rechter hersenhelft die op basis van laesiestudies kon worden geconcludeerd, kwam het als een verrassing dat in zeer veel PET-studies niet alleen activatie in de linker hersenhelft zichtbaar was, maar vaak ook in de homologe gebieden in de rechter hersenhelft. Kenne-

lijk speelt de rechter hersenhelft in het normale proces van taalverwerking een grotere rol dan gedacht. De laesiestudies suggereren echter dat deze bijdrage niet in zijn volledige omvang noodzakelijk is. Toekomstig onderzoek zal moeten uitwijzen hoe gebieden in de rechter hersenhelft precies zijn ingeschakeld in het netwerk van taalgebieden in het brein.

5 Conclusie

Als we ons afvragen welke gebieden in de hersenen taal verwerken, is het antwoord afhankelijk van de vraag over welk aspect van taal we het eigenlijk hebben. Bij de waarneming van geschreven woordvormen zijn andere gebieden betrokken dan bij de waarneming van woordklanken. Wat een woord betekent, wordt door een ander circuit van hersengebieden bepaald dan hoe een woord klinkt of geschreven wordt. Kortom, wanneer wij woorden spreken of lezen dan wel ernaar luisteren, wordt een groot aantal hersengebieden gerecruiteerd. Deze gebieden zijn onderling met elkaar verbonden, maar ze zijn ook verbonden met de primaire visuele gebieden (lezen) en auditieve gebieden (luisteren), de motorische schors (spreken), en met de hersengebieden die onze aandacht sturen. Afhankelijk van wat de taalgebruiker op een bepaald moment met woorden moet doen, wordt de activiteit van deze verschillende gebieden neuraal georkestreerd. Uiteraard neemt de complexiteit van dit samenspel in het brein alleen nog maar toe indien we daarbij betrekken hoe woorden in een zinsverband worden ingebed, hoe bij het uitspreken van een zin de juiste intonatie wordt geproduceerd, enzovoort.

Het onderzoek naar de samenhang tussen taal en hersenen maakt duidelijk dat taal, net als andere hogere cognitieve functies, zowel gelokaliseerd als gedistribueerd in het brein verankerd is. Gelokaliseerd in de zin dat bepaalde gebieden in het brein noodzakelijk en verantwoordelijk zijn voor ons taalvermogen; gedistribueerd, omdat de verschillende deelaspecten van dit taalvermogen uitkomst zijn van een neurofysiologisch proces waarbij verschillende hersengebieden worden ingeschakeld en hun activiteit temporeel op elkaar is afgesteld.

Literatuur

- Friston, K.J. (1997). Imaging cognitive anatomy. *Trends in Cognitive Sciences*, 1, 21-27.
- Geschwind, N. (1979). Specializations of the human brain. *Scientific American*, 241, 158-168.
- Hagoort, P. (1997). Valt er nog te lachen zonder de rechter hersenhelft? *Psychologie*, 16, 52-55.
- Hagoort, P., & Van Turenout, M. (1997). The electrophysiology of speaking: Possibilities of event-related potential research on speech production. In: W. Hulszijn, P.H.H.M. van Lieshout, & H.F.M. Peters (red.). *Speech production: Motor control, brain research and fluency disorders*. Amsterdam: Elsevier.
- Hagoort, P., Brown, C.M., & Groothusen, J. (1993). The syntactic positive shift (SPS) as an ERP-measure of syntactic processing. *Language and Cognitive Processes*, 8, 439-483.
- Hagoort, P., e.a. (1997). The neural circuitry involved in the reading of german words and pseudowords. Manuscript.
- Just, M.A., e.a. (1996). Brain Activation Modulated by Sentence Comprehension. *Science*, 274, 114-116.
- Kwong, K.K., e.a. (1992). Dynamic magnetic resonance imaging of human brain activity during primary sensory stimulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89, 5675-5679.
- Lassen, N.A. (1966). The luxury perfusion syndrome and its possible relation to acute metabolic acidosis localized within the brain. *Lancet*, 2, 1113-1115.
- Lassen, N.A., & Ingvar, D.H. (1972). Radioisotopic assessment of regional cerebral blood flows. *Progress in Nuclear Medicine*. Vol. 1. Baltimore: University Park Press.
- Liberman, A.M., & Mattingly, I.G. (1989). A specialization for speech perception. *Science*, 243, 489-494.
- Mazoyer, B.M., e.a. (1993). The cortical representation of speech. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 467-479.
- Mesulam, M-M. (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory. *Annals of Neurology*, 28, 597-613.
- Nichelli, P., e.a. (1995). Where the brain appreciates the moral of a story. *NeuroReport*, 6, 2309-2313.
- Ogawa, S., e.a. (1990). Oxygen-sensitive contrast in magnetic resonance image of rodent brain at high magnetic fields. *Magnetic Resonance Medicine*, 14, 68-78.
- Osterhout, L., & Holcomb, P.J. (1992). Event-related brain potentials elicited by syntactic anomaly. *Journal of Memory and Language*, 31, 785-806.
- Poepffel, D. (1996). A critical review of PET-studies of phonological processing. *Brain and Language*, 55, 317-351.
- Price, C.J., Moore, C.J., & Frackowiak, R.S.J. (1996a). The effect of varying stimulus rate and duration on brain activity during reading. *Neuroimage*, 3, 40-52.
- Price, C.J., Wise, R.J.S., & Frackowiak, R.S.J. (1996b). Demonstrating the implicit processing of visually presented words and pseudowords. *Cerebral Cortex*, 6, 62-70.
- Pugh, K.R., e.a. (1996). Cerebral organization of component processes in reading. *Brain*, 119, 1221-1238.
- Stowe, L.A., e.a. (1991). PET studies of language: An assessment of the reliability of the