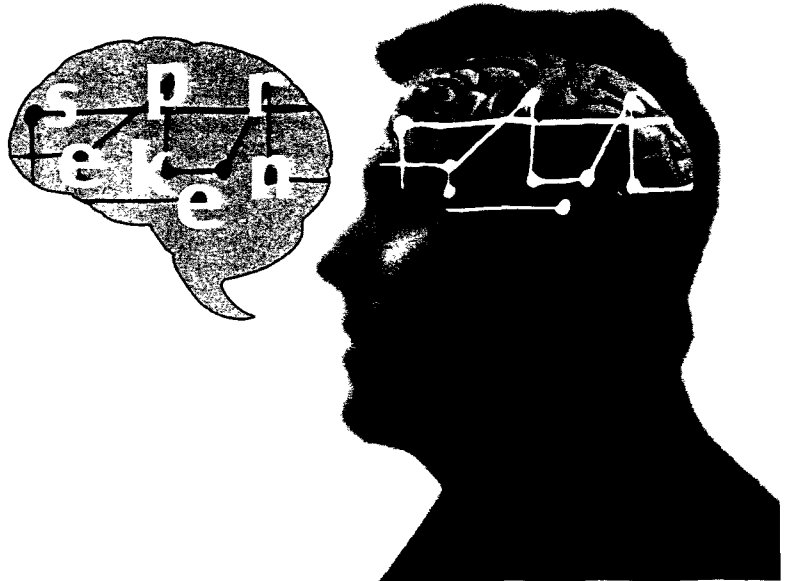


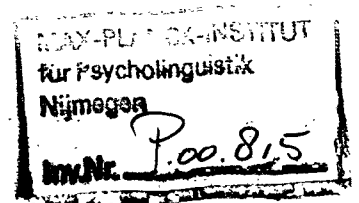
# De neurale architectuur van taal

*Welke hersengebieden zijn betrokken bij het spreken?*

PETER INDEFREY



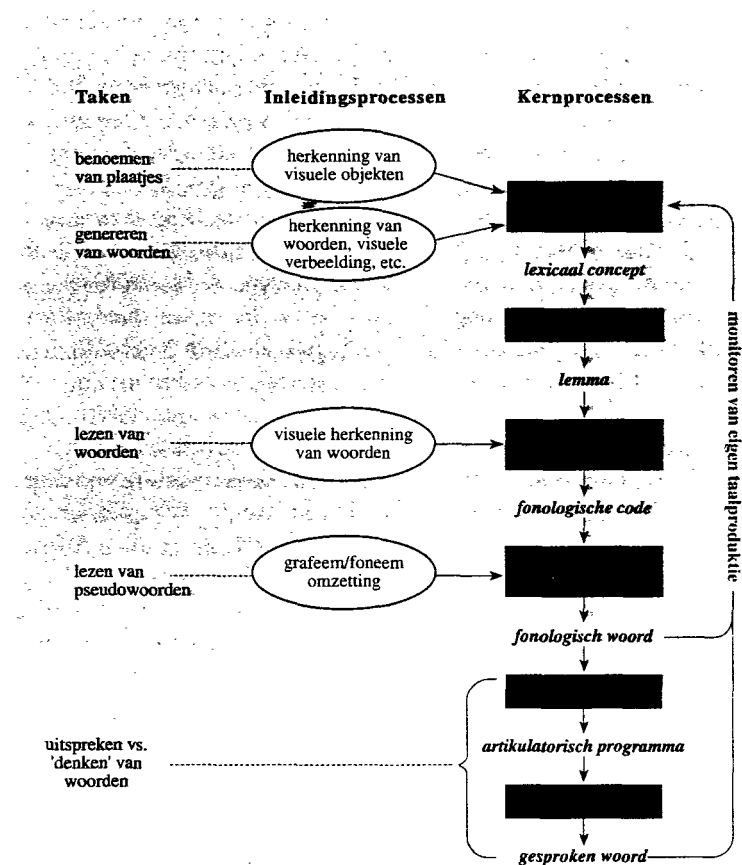
‘Hoe was je weekend?’ Deze vraag is een uitnodiging om woorden te produceren. Hij roept allerhande activiteit op in onze hersenen, die nodig is om op deze vraag een antwoord te geven als: ‘Prima, we zijn naar het bloemencorso geweest.’ Niet al deze hersenactiviteit heeft puur en alleen met het taalproductieproces als zodanig te maken. We moeten bijvoorbeeld ons geheugen raadplegen om de juiste informatie over het afgelopen weekend op te halen en ook moeten we een keuze maken over wat we wel en wat we liever niet vertellen.



Vanuit het perspectief van de taalproductie kunnen dergelijke processen worden beschreven als inleidingsprocessen die voorafgaan aan het eigenlijke spreekproces. Er moet immers eerst een boodschap zijn alvorens de kernprocessen van het spreken kunnen beginnen. Zonder gedachte valt er niets in woorden uit te drukken. De inleidingsprocessen vereisen de nodige inspanning, bijvoorbeeld wanneer de vereiste informatie niet direct beschikbaar is ('Wat deed u op de dertiende van de vorige maand?'). De kernprocessen van het spreken daarentegen verlopen onder normale omstandigheden snel en automatisch.

Dit artikel gaat niet over de neurale correlaten van het hele scala aan taalproductieprocessen. Het antwoord op de vraag naar de activiteiten in het weekend gaf al aan dat dit niet bestaat uit woorden alleen, maar uit woorden in een bepaalde grammaticale volgorde. Het plannen van deze grammaticale volgorde wordt wel syntactisch coderen genoemd. Vermoedelijk vindt dit tegelijk plaats met het produceren van woorden en verschaft het de spreker een structuur waarin de woorden kunnen worden ingevoegd. Vergeleken met wat wij weten over het spreken van losse woorden, is er nog maar weinig bekend over de hersenstructuren die betrokken zijn bij het syntactisch coderen. Daarom beperk ik mij in dit artikel tot de gegevens die bekend zijn over het produceren van losse woorden.

Hoewel talige uitingen meer zijn dan een verzameling losse woorden, bevatten de woorden wel de meeste informatie over datgene wat de spreker aan de luisteraar wil meedelen. Derhalve is de route van een gedachte of 'concept' naar het akoestische signaal dat uiteindelijk door de spraak-



organen (mond, tong, enzovoort) wordt geproduceerd, grotendeels hetzelfde voor losse woorden als voor langere uitingen. Deze route bestaat uit een aantal stappen die hierna meer in detail worden beschreven. Daarbij zal ernaar worden gekeken welke van deze stappen aan bod komen in experimentele taken die ontworpen zijn om de hersenactiviteit tijdens het spreken van woorden te meten. Deze taakanalyse vormde de basis voor een omvangrijke analyse en bespreking van het hersenscanningsonderzoek naar woordproductie (Indefrey en Levelt). In kort bestek zullen hieronder de belangrijkste bevindingen worden samengevat.

Figuur 1

De reeks kernprocessen tijdens woordproductie (rechter kolom). De linker kolom geeft aan in welk stadium van het spreekproces verschillende experimentele taken het woordproductieproces binnenkomen. De middelste kolom specificeert de taakspecifieke inleidingsprocessen.

### De componenten van woordproductie

Over de componenten van taalproductie bestaat grote mate van overeenstemming, ook al zijn er verschillen van opvatting over hoe deze componenten op elkaar inwerken (zie Levelt, Roelofs en Meyer, 1998 en de commentaren daarop). Met gebruikmaking van de terminologie van het invloedrijke taalproductie-model van Levelt (1989; Levelt, Roelofs en Meyer, 1998) verloopt het ophalen en uitspreken van het woord 'bloemen' in ons voorbeeld als volgt (zie figuur 1). We nemen aan dat de spreker bij het doorzoeken van zijn of haar geheugen op alle gebeurtenissen van het afgelopen weekend een visuele voorstelling vindt van een praalwagen met bloemen. In deze visuele voorstelling zouden bloemen kunnen voorkomen die de spreker niet kent. Het enige 'lexicale concept' – dat is het concept waarvoor een woord bestaat – is in dat geval BLOEM. De bloemen zouden echter ook rozen kunnen zijn, een bloemensoort die de spreker kan benoemen. In dat geval zijn voor hetzelfde object twee lexicale concepten beschikbaar: BLOEM en ROOS. De spreker moet nu kiezen of het beter is om het voorwerp als een bloem of als een roos te beschrijven. Hier is sprake van het eerste kernproces in het produceren van woorden, een proces dat bekend staat als de conceptuele voorbereiding. Gedurende dit stadium moet de spreker zich rekenschap geven van allerlei aspecten van de spreksituatie, zoals zijn eigen kennis en die van de luisteraar, en hoe gedetailleerd de gebeurtenis beschreven moet worden om verwarring met andere gebeurtenissen te voorkomen (bijvoorbeeld een auto- of pluimveetentoonstelling versus een tulpententoonstelling).

Nadat de spreker besloten heeft dat hij/zij het concept BLOEM wil gebruiken, moet het bijbehorende woord gevonden worden temidden van alle andere woorden die de spreker heeft opgeslagen in dat deel van het geheugen, dat bekend staat als het mentale lexicon. Dit proces heet lexicale selectie. Als eenmaal het juiste woord in het mentale lexicon is gelokaliseerd, wordt eerst de grammaticale woordinformatie (het 'lemma') opgehaald, zoals bijvoorbeeld dat het een zelfstandig naamwoord is met een onzijdig woordgeslacht ('het konijn') of een niet-onzijdig woordgeslacht ('de tulp'). vervolgens vindt het ophalen van de fonologische code plaats, waarin de spraakklanken (fonemen) waaruit het woord bestaat beschikbaar komen. Dit geheel aan spraakklanken vormt onderdeel van de woordvorm. Evidentie voor deze stap in het proces is onder andere afkomstig uit de puntje-van-de-tong toestand. We weten wat we willen zeggen en we weten dat er een woord voor is, maar het ophalen van de fonologische code mislukt en dus kunnen we er niet zo gauw opkomen hoe het woord klinkt.

Behalve fonemen bevat de woordvorm ook zogenaamde metrische informatie: de informatie over het aantal lettergrepen en het klemtoonpatroon. Beide soorten informatie worden samengevoegd tijdens de volgende stap in het proces, fonologische codering. Daarbij worden de fonemen van links naar rechts in de lettergreepposities geplaatst. Sommige versprekingen (bijvoorbeeld 'taswafel' in plaats van 'wastafel') zijn het gevolg van fonemen die tijdens deze stap in de verkeerde lettergreep terecht komen. De output van het fonologische codeerproces is het zogenaamde fonologische

woord, een representatie van de woordklank die bestaat uit de opeenvolging van lettergrepen met het juiste klemtoonpatroon (/blu://men/). Volgens het model van Levelt is het fonologische woord de 'stille spraak' die de spreker intern monitort alvorens het tot de feitelijke articulatie komt. (Uiteraard hoort de spreker ook de eigen stem, zodat er nog een tweede, externe feedbackloop bestaat.)

Tot slot zijn er nog twee stappen nodig om de complexe articulatoire motorprogramma's behorend bij de lettergrepen op te halen en uit te voeren. Allereerst moeten de lettergrepen tijdens het fonetische codeerproces worden vertaald in een fonetisch plan. Aangenomen wordt dat deze code door de articulatieorganen 'begrepen' wordt. Het gaat hierbij om een abstracte code die geen rekening houdt met de feitelijke articulatieomstandigheden, zoals de verschillende uitgangsposities van tong en lippen die bijvoorbeeld bij het spreken met een pijp in de mond heel anders zijn dan bij spreken zonder een dergelijk voorwerp. Voor vaak voorkomende lettergrepen zou het bijbehorende fonetische plan opgeslagen kunnen zijn in een lettergreepbestand ('syllabary'), maar we zijn ook in staat een fonetisch plan te maken voor zelden voorkomende of zelfs geheel nieuwe lettergrepen. Tijdens de laatste stap, de articulatie, voert het articulatoire motorsysteem één mogelijk patroon van spieractivering uit dat tot het correcte akoestische signaal leidt.

### Hersenscanningsonderzoek naar het spreken van woorden

Een zeer heterogene verzameling experimentele taken en controlecondities is gebruikt om de hersenactiviteit op te roepen die met woord-

productie samenhangt. Twee van de meest gebruikte taken zijn het benoemen van plaatjes en het genereren van woorden. Deze taken omvatten alle stappen van het spreekproces. Ze verschillen echter in de inleidingsprocessen, zodat de resulterende hersenactiviteit niet gemakkelijk aan het spreken van woorden als zodanig kan worden gerelateerd. Bij het benoemen van plaatjes moeten proefpersonen de objecten op de plaatjes herkennen en benoemen. In de taak waarin woorden gegenereerd moeten worden, is het idee dat proefpersonen bij een aangeboden woord woorden zoeken en produceren die daar naar hun betekenis bij passen. Er wordt bijvoorbeeld een categorienaam aangeboden ('dier'), waarna de proefpersonen zo veel mogelijk exemplaren moeten noemen als zij kunnen bedenken. In een andere variant krijgen de proefpersonen een zelfstandig naamwoord (bijvoorbeeld 'huis') te horen of te lezen, waarbij zij vervolgens passende werkwoorden moeten produceren (bijvoorbeeld 'kopen' – 'verkopen', 'wonen' – 'schilderen'). Deze taken kunnen via verschillende strategieën worden uitgevoerd. De dierennamen kunnen bijvoorbeeld in alfabetische volgorde worden genoemd, of de proefpersoon kan zich een bezoek aan de dierentuin voorstellen en de dieren benoemen op basis van een ingebeeelde wandeling door de dierentuin. Er spelen dus verschillende ongecontroleerde geheugenzoekprocessen een rol.

Andere taken omvatten slechts een gedeelte van de stappen in het spreekproces. Zo wordt bij het hardop lezen van een geschreven woord dat woord in het lexicon niet opgezocht op basis van het lexicale concept, maar op basis van de visuele

woordvorm. In dit geval volgt het ophalen van de betekenis van het woord op het activeren van de woordvorm, precies omgekeerd als bij het spreken. Het hardop lezen van pseudowoorden (woorden die niet bestaan, zoals 'moner') haakt op een nog later moment aan bij het stappenplan van het spreken. Pseudowoorden komen niet voor in het mentale lexicon. Derhalve wordt de foneemcode voor pseudowoorden gemaakt door de letters (grafemen) van het geschreven woord om te zetten in de bijbehorende spraakklanken. De output van dit proces haakt aan bij het fonologisch codeerstadium, waarna de woorden op dezelfde manier als bij het woordproductieproces in lettergrepen worden opgedeeld, vervolgens fonetisch gecodeerd en gearticuleerd op dezelfde wijze als normale woorden.

#### **Hersengebieden betrokken bij woordproductie**

Hersenactiviteit tijdens taalproductie is onderzocht met behulp van een heel scala aan technieken, variërend van elektrische stimulatie van de cortex en bronbepaling van elektrische en magnetische hersenactiviteit (ERP, MEG) tot technieken die gebaseerd zijn op veranderingen in de lokale doorbloeding. Onder deze laatste technieken vallen positron-emissie-tomografie (PET) en functionele magnetische-resonantie-imaging (f-MRI). Al deze technieken hebben op hun eigen wijze bijgedragen aan onze huidige kennis over het neurale substraat van het spreken van woorden. Corticale stimulatie wordt bijvoorbeeld toegepast ter voorbereiding op een operatie. Deze techniek heeft laten zien welke hersengebieden bij stimulatie tijdelijk het woordproductieproces belemmeren. Dit zijn dus kennelijk gebieden die daar-

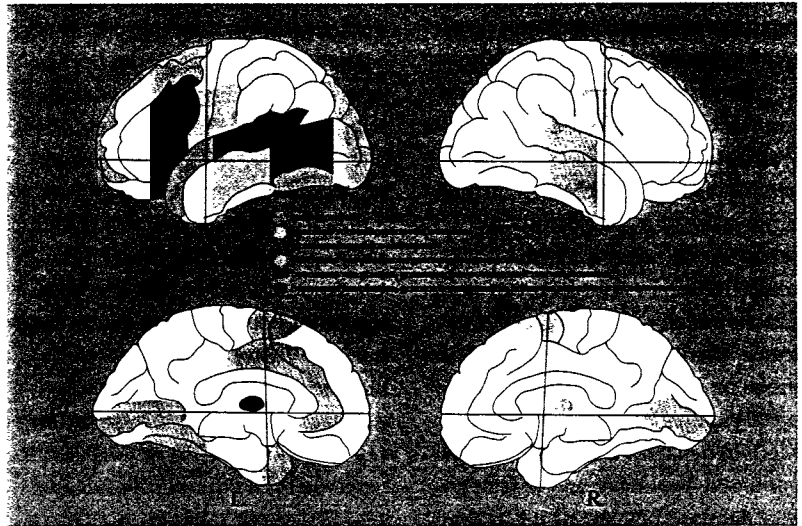
bij doorgaans een rol spelen. Met deze techniek wordt echter maar een beperkt gebied van de hersenschors afgetast. PET en f-MRI kunnen in principe alle gebieden laten zien die tijdens woordproductie toename in activiteit vertonen. Maar daaronder vallen ook gebieden die niet essentieel zijn voor het spreekproces. ERP en MEG tenslotte geven een vrij precies beeld van het tijdsverloop van corticale activering.

Indefrey en Levelt analyseerden de data van meer dan vijftig taalproductiestudies waarin taken gebruikt werden zoals beschreven in de vorige paragraaf. De locaties van de gerapporteerde activeringen werden gehercodeerd in een anatomisch referentiesysteem dat de hersenen in 104 gebieden had opgedeeld. Ten gevolge van de heterogeniteit van de studies waren niet alle corticale gebieden even vaak gemeten. Derhalve gebruikten wij in onze analyse een criterium waardoor alleen gebieden werden onderzocht die in de studies significant vaker werden gerapporteerd dan op basis van toeval mocht worden verwacht.

Het uitgangspunt van de analyse vormde een theoretisch onderbouwd idee over de verwerkingsstappen in taalproductie die in de verschillende experimenten gemeten werden (zie de vorige paragraaf). De achterliggende gedachte was dat hersengebieden die voor een bepaalde verwerkingsstap cruciaal zijn, voor alle taken waarin deze verwerkingsstap een rol speelde moesten worden gevonden. Omgekeerd, voor die hersengebieden die niet in alle taken met een gemeenschappelijke verwerkingsstap geactiveerd waren, werd aangenomen dat ze bij taakspecifieke processen betrokken waren en niet met de cruciale verwerkingsstap samenhangen.

**Figuur 2**

Overzicht van cerebrale activeringspatronen in verschillende woordproductietaken. Boven: zijzichten van de linker en rechter hersenhelft. Onder: binnenaanzichten van de linker en rechter hersenhelft. Witte gebieden werden niet consistent geactiveerd tijdens de woordproductietaken. Voor verdere uitleg van de gekleurde gebieden, zie de tekst.



### Inleidingsprocessen

De taken die het meest werden toegepast – het benoemen van plaatjes en het genereren van woorden – hebben beide de kerncomponenten van het woordproductieproces in zich. Desalniettemin laten ze niet exact hetzelfde patroon van hersenactiviteit zien. Figuur 2 geeft weer waar beide taken verschillen. Zoals eerder uiteengezet, komt dit door de verschillen in het ophalen van de concepten. De inleidingsprocessen verschillen tussen beide taken. Het benoemen van plaatjes begint bijvoorbeeld met het zien en herkennen van een plaatje. Dit geldt niet in het geval van het genereren van woorden. De meeste gebieden die specifiek zijn voor het benoemen van plaatjes, zoals het achterste gedeelte van de gyrus fusiformis en de linker en rechter mediale gedeelten van de occipitaalkwab, zijn inderdaad gebieden die betrokken zijn bij visuele waarneming. Deze worden ook geactiveerd tijdens lezen. Het genereren van woorden daarente-

gen vertoont onder andere een specifieke activering in de voorzijde van de linker frontaalkwab. Deze activering heeft vermoedelijk te maken met de zoekprocessen in het geheugen, die plaatsvinden om de woorden te vinden die naar betekenis passen bij het aangeboden woord.

### De kernprocessen van woordproductie

De gebieden die zowel door het benoemen van plaatjes als het genereren van woorden worden geactiveerd (alle paarse en rode gebieden in figuur 2) zijn gerelateerd aan de kernprocessen van woordproductie, tot en met het fonologisch coderen. De stappen na het fonologisch coderen hangen af van het feit of het woord al dan niet hardop wordt uitgesproken. Het neurale netwerk voor woordproductie is duidelijk gelateraliseerd: het bevindt zich geheel in de linker hersenhelft. Dit netwerk bestaat uit de achterzijde van de onderste frontaalgyrus (het gebied van Broca), het middelste gedeelte van

de bovenste en middelste temporaalgyrus, het achterste gedeelte van de bovenste en middelste temporaalgyrus (het gebied van Wernicke), en de linker thalamus.

Met inachtneming van de taken die de latere stappen van het spreekproces aanslaan, zal ik in het vervolg de hersengebieden identificeren die voor verschillende verwerkingsstappen cruciaal zijn.

### Conceptuele voorbereiding en lexicale selectie

Het activeren van een lexicaal concept en de daarop volgende selectie van het bijbehorende lemma, zijn processen die plaatsvinden tijdens het benoemen van plaatjes en het genereren van woorden, maar niet tijdens het lezen van woorden. In het netwerk voor woordproductie werd een gebied aangetroffen – het middelste gedeelte van de middelste temporaalgyrus in de linker hersenhelft (lichtroze in figuur 2) – dat duidelijk minder vaak was geactiveerd tijdens het lezen dan tijdens beide

andere taken. Dit gebied is vermoedelijk het neurale correlaat van conceptuele en/of lexicale selectieprocessen bij het spreken van woorden. Daarbij moet echter worden opgemerkt dat het activeren van een lexicaal concept slechts een van een hele reeks conceptueel-semantische processen is. Het moet worden onderscheiden van semantische zoekprocessen tijdens het genereren van woorden (vermoedelijk verzorgd door de voorste frontaalschorsgebieden), maar ook van niet-talige conceptuele processen betrokken bij het herkennen en categoriseren van voorwerpen (vermoedelijk in de ventrale temporaalkwab en een heterogene verzameling gebieden voor specifieke categorieën; zie Martin et al., 1995, 1996; Damasio et al., 1996; Beauregard et al., 1997).

#### *Het ophalen van de fonologische code*

Het ophalen van de lexicale woordvorm vindt plaats bij het benoemen van plaatjes, het genereren van woorden en het lezen van woorden, maar niet bij het lezen van pseudoworden. Overeenkomstige activering voor de eerste drie taken is gevonden in de achterzijde van de linker bovenste en middelste temporaalgyrus (het gebied van Wernicke) en de linker thalamus (het roze gebied in figuur 2, onderste plaatje). Het achterste gedeelte van de bovenste temporaalkwab wordt eveneens geactiveerd tijdens het begrijpen van woorden (Price, Wise, Warburton et al., 1996). Het is dus zeer wel denkbaar dat een gemeenschappelijk netwerk van woordvormrepresentaties wordt geactiveerd bij taalproductie en taalbegrip.

#### *Fonologisch coderen*

Alle taken inclusief het lezen van pseudoworden hebben met elkaar gemeen dat er fonologische woor-

den moeten worden geproduceerd. Derhalve moeten de bijbehorende neurale structuren in al deze taken geactiveerd zijn. Aan deze eis voldeed het achterste gedeelte van de onderste frontaalgyrus in de linker hersenhelft (het gebied van Broca) en het middelste gedeelte van de linker bovenste temporaalgyrus (de rode gebieden in figuur 2). Het is bekend dat het gebied van Broca geactiveerd wordt tijdens taalbegrip wanneer een taak vereist dat er fonologische informatie wordt verwerkt (Démonet et al., 1992, 1996; Zatorre et al., 1992; Fiez en Raichle, 1997). De gemeenschappelijke noemer van deze bevindingen lijkt te zijn dat we hier te maken hebben met een niet-lexicaal systeem van taalklankanalyse.

Activering van de linker bovenste temporaalgyrus is ook gevonden in relatie tot het monitoren van de eigen taalproductie (McGuire et al., 1996). Gegeven dat de output van het fonologisch coderen gebruikt wordt voor interne feedback, lijkt het plausibel dat hetzelfde gebied betrokken is bij beide processen.

#### *Fonetisch coderen en articulatie*

Een activering die samenhangt met het aanmaken en uitvoeren van het abstracte articulatieprogramma wordt gevonden door taken waarin woorden hardop worden uitgesproken te vergelijken met taken waarin woorden niet hardop worden uitgesproken. Een dergelijke vergelijking leert dat het hardop uitspreken samengaat met activering van de primaire motorische en sensorische gebieden (de blauwe gebieden in figuur 2). Eveneens geactiveerd werden de rechter supplementaire motorschors (SMA; blauw in figuur 2) en het mediale gedeelte van het cerebellum en eveneens het linker cere-

bellum (niet zichtbaar in figuur 2). Van deze cerebellaire gebieden is bekend dat ze betrokken zijn bij de output van het motorisch systeem (Shulman et al., 1997; Fiez en Raichle, 1997).

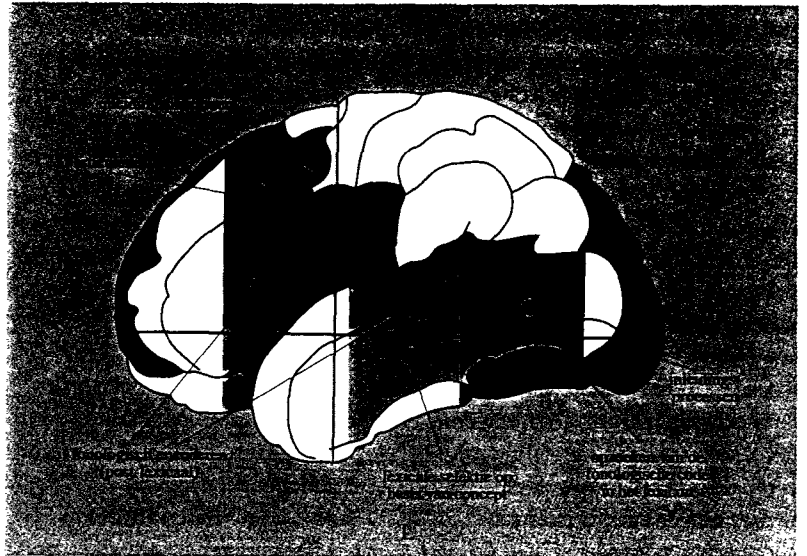
De SMA-gebieden zijn op complexe wijze betrokken bij de motorische planning en het zich voorstellen van articulatie. In tegenstelling tot de rechter SMA, die specifiek betrokken lijkt bij het hardop spreken, wordt de linker SMA soms ook geactiveerd tijdens interne woordproductie in afwezigheid van articulatie. De variatie in de activering van de linker SMA is vermoedelijk het gevolg van verschillende taakinstructies in zogenaamd stille taken. Die lopen van alleen maar kijken naar wat op het scherm verschijnt, via stil denken tot en met het stil uitvoeren van articulatorische bewegingen. Hierbij kunnen verschillende gradaties van motorische voorbereiding worden opgeroepen.

#### **Tot besluit**

Het neurale netwerk voor het spreken van woorden, dat op basis van een groot aantal PET- en f-MRI-experimenten is geïdentificeerd, is grotendeels identiek met de gebieden die tijdens het benoemen van plaatjes zijn gevonden bij corticale stimulatiestudies. Dit duidt erop dat, ondanks de verschillen in methoden en taken, hersenscanningsstudies erin zijn geslaagd de hersengebieden op te sporen die verantwoordelijk zijn voor de kernprocessen van woordproductie. Eveneens kunnen deze gebieden onderscheiden worden van het grote aantal cerebrale activeringen dat samenhangt met taak- en experiment-specifieke processen. Door een gerichte taakanalyse is het mogelijk gebleken hersenactiviteit te relateren aan de specifieke

Figuur 3

De functionele rol van corticale gebieden tijdens woordproductie op een zijaanzicht van de linker hersenhelft. Alleen gebieden in de linker hersenhelft zijn gerelateerd aan de eerste stappen in het spreekproces. Alleen de latere stappen die samenhangen met hardop spreken laten ook activeringen van de rechter hersenhelft zien in sensorimotorische gebieden en de supplementaire motorschors (SMA, niet zichtbaar).



ke stappen in het woordproductieproces.

De resultaten zijn ook grotendeels in overeenstemming met gegevens over het tijdsverloop van de activeringen tijdens woordproductie, die afkomstig zijn uit enkele elektrofyysiologische en MEG-studies (Crone et al., 1994; Salmelin et al., 1994, 1996; Fujimaki et al., 1996; Abdullaev en Posner, 1997; Levelt et al., 1998). Op basis daarvan ontstaat de volgende schets over het spatio-temporele activeringspatroon tijdens het spreken van woorden (zie figuur 3). Visuele en conceptuele inleidingsprocessen activeren allereerst, afhankelijk van de taak, occipitale, ventro-temporale of anterior-frontale gebieden. Wanneer deze processen hebben geleid tot de keuze van een lexicaal concept, wordt de bijpassende woordinformatie geselecteerd. Het middelste gedeelte van de middelste temporaalgyrus in de linker hersenhelft is vermoedelijk betrokken bij het conceptueel gestuurde lexicale selectieproces. De active-

ring spreidt vervolgens naar het gebied van Wernicke waar de opgeslagen fonologische codes voor woorden worden opgehaald. Deze informatie wordt doorgesluisd naar het gebied van Broca en/of het midden-gedeelte van de linker bovenste temporaalschors voor het fonologisch coderen van de opgehaalde lexicale informatie. In de laatste stappen wordt het fonologische woord fonetisch gecodeerd, met mogelijke bijdragen van SMA en cerebellum. De sensorimotorische gebieden worden ten slotte actief bij de articulatieprocessen.

Als men bedenkt hoe complex dit

hele spreekproces is, is het verbaazingwekkend hoe snel deze hele serie van processen plaatsvindt. Het duurt niet langer dan ongeveer een halve seconde om van het zien van het plaatje te komen tot het uitspreken van de naam van het daarop getoonde voorwerp. Dit houdt in dat elke stap in het hele proces niet langer dan 100 tot 200 milliseconden duurt. Informatie over het precieze tijdsverloop van het proces van spreken zal ons in de toekomst nog beter in staat stellen om het spatio-temporele patroon van activering dat tijdens het spreekproces in onze hersenen optreedt, in kaart te brengen.

#### Literatuur

- Abdullaev, Y. G. en Posner, M. I. (1997). Time course of activating brain areas in generating verbal associations. *Psychol. Sci.* 8, 56-59.
- Beauregard, M., Chertkow, H., Bub, D., Murtha, S., Dixon, R. en Evans, A. (1997). The neural substrate for concrete, abstract, and emotional word lexica: A positron emission tomography study. *J. Cogn. Neurosci.* 9, 441-461.
- Crone, N. E., Hart Jr. J., Boatman D., Lesser, R. P. en Gordon, B. (1994). Regional cortical activation during language and related tasks identified by direct cortical electrical recording. Paper presented at the Academy of Aphasia.

- Damasio, H., Grabowski, T. J., Tranel, D., Hichwa, R. D. en Damasio, A. R. (1996). A neural basis for lexical retrieval. *Nature* 380, 499-505.
- Démonet, J.-F., Fiez, J. A., Paulesu, E., Petersen, S. E. en Zatorre, R. J. (1996). PET studies of phonological processing: A critical reply to Poeppel. *Brain Lang.* 55, 352-379.
- Démonet, J.-F., Chalet, F., Ramset, S., Cardebat, D., Nespoulous, J.-L., Wise, R., Rascol, A. en Frackowiak, R. (1992). The anatomy of phonological and semantic processing in normal subjects. *Brain* 115, 1753-1768.
- Fiez, J. A. en Raichle, M. E. (1997). Linguistic processing and the cerebellum: Evidence from clinical and positron emission tomography studies. *Neurobiology* 41, 233-254.
- Fujimaki, N., Hirata, Y., Kuriki, S. en Nakajima, H. (1996). Event-related magnetic fields during processing of readable and unreadable character strings. In: Hashimoto, I., Okadaen, Y. C. en Ogawa, S. (red.) *Visualization of Information Processing in the Human Brain: Recent Advances in MEG and Functional MRI (EEG Suppl.47)*, Elsevier Science, 219-229.
- Indefrey, P. en Levelt, W. J. M.. The neural correlates of language production. In: . Gazzaniga (red.) *The Cognitive Neurosciences*, 2nd edition. MIT Press, nog te verschijnen
- Levelt, W. J. M. (1989). *Speaking. From intention to articulation*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Levelt, W. J. M., Praamstra, P., Meyer, A. S., Helenius, P. en Salmelin, R. (1998). An MEG study of picture naming. *J. Cogn. Neurosci.* 10, 553-567
- Levelt, W. J. M., Roelofs, A. en Meyer, A. S. (1998). A theory of lexical access in speech production. *Behav. Brain Sci.* 21.
- Martin, A., Haxby, J. V., Lalonde, F. M., Wiggs, C. L. en Ungerleider, L. G. (1995). Discrete cortical regions associated with knowledge of color and knowledge of action. *Science* 270, 102-105.
- Martin, A., Wiggs, C. L., Ungerleider, L. G. en Haxby, J. V. (1996). Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature* 379, 649-652.
- McGuire, P. K., Silbersweig, D. A., Murray, R. M., David, A. S., Frackowiak, R. S. J. en Frith, C. D. (1996). Functional anatomy of inner speech and auditory verbal imagery. *Psychol. Med.* 26, 29-38.
- Price, C. J., Wise, R. J. S., Warburton, E. A., Moore, C. J., Howard, D., Patterson, K., Frackowiak, R. S. J. en Friston, K. J. (1996). Hearing and saying. The functional Neuro-anatomy of auditory word processing. *Brain* 119, 919-931.
- Salmelin, R., Hari, R., Lounasmaa, O. V. en Sams, M. (1994). Dynamics of brain activation during picture naming. *Nature* 368, 463-465.
- Salmelin, R., Service, E., Kiesilä, P., Uutela, K. en Salonen, O. (1996). Impaired visual word processing in dyslexia revealed with magnetoencephalography. *Ann. Neurol.* 40, 157-162.
- Shulman, G. L., Corbetta, M., Buckner, R. L., Fiez, J. A., Miezin, F. M., Raichle, M. E. en Petersen, S. E. (1997). Common blood flow changes across visual tasks: I. Increases in subcortical structures and cerebellum but not in nonvisual cortex. *J. Cogn. Neurosci.* 9, 624-647.
- Zatorre, R. J., Evans, A. C., Meyer, E. en Gjedde, A. (1992). Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science* 256, 846-849.