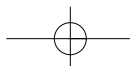
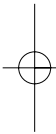
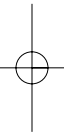
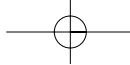


Het geheugen: een overzicht van de verschillende systemen en processen

G D'haenens, M De Hert, J Peuskens, B Sabbe, D Van Gool, I Meire

Verantwoordelijke uitgever: V. Leclercq - Varenstlaan 6 - 1950 Kraainem



Inleiding

In de psychiatrische praktijk worden we regelmatig geconfronteerd met mensen met geheugenstoornissen. Omdat deze problematiek ons hierdoor vertrouwd in de oren klinkt, krijgen we de indruk een goed beeld te hebben over het geheugen. Echter, nader beschouwd blijkt dat we geen correct inzicht hebben betreffende de organisatie en de werking van het geheugen.

Vaak klaagt men b.v. over problemen bij het "onthouden op korte termijn", waarmee men doorgaans bedoelt dat gegevens uit het recent verleden (minuten, uren, dagen of soms maanden) snel vergeten worden. Door deze uitspraken krijgen we de indruk dat er slechts één enkel geheugensysteem verantwoordelijk is voor het opslaan van informatie. Daarnaast is er bij verschillende problematieken een verschil in gradatie en ernst. Bij sommige pathologieën zijn deze beperkingen heel uitgesproken (b.v. Alzheimer, Korsakov, ...).

Casus 1: een 53-jarige man met een chronisch alcoholprobleem lijdt onder een acute episode van het Wernicke-Korsakoffsyndroom. Na scheiding van zijn vrouw, ontwikkelde hij een nomadische levensstijl en at niet evenwichtig. Het alcoholmisbruik verergerde. Zijn inprenting was ernstig gestoord. Hij was volledig gedesoriënteerd in tijd en kon zich moeilijk het recent verleden voor de geest halen. Bovendien maakte hij zich overdreven zorgen om zijn terminaal zieke dochter die in werkelijkheid al een aantal maanden overleden is. Hij stelde voortdurend dezelfde vragen en presteerde laag op de *Wisconsin Card Sorting Test* (WCST) en woordvlotheidstaken.

Bij andere psychiatrische aandoeningen, zoals schizofrenie, staan de geheugendeficits minder op de voorgrond. Bij schizofrene patiënten gaan deze beperkingen vaak verscholen achter acute psychotische of andere meer aandachtsvragende symptomen. En tenslotte is het geheugen niet bij elke patiënt op dezelfde manier of in dezelfde mate gestoord. Bij sommige patiënten is er enkel een stoornis van het bijhouden en het reproduceren van verbaal materiaal, terwijl anderen moeilijkheden hebben om zich te oriënteren.

Onderzoek op het vlak van cognitieve psychologie en neuropsychologie van het geheugen kan op een logische manier geordend worden volgens twee algemene concepten: "geheugensystemen" en "geheugenprocessen". In de eerste benadering wordt het geheugen doorgaans opgedeeld in verschillende componenten (b.v. langetermijn- vs. kortetermijngeheugen, declaratief vs. proceduraal geheugen, impliciet vs. expliciet geheugen, zie verder). "Geheugen" is bovendien nauw gekoppeld aan "leren": als er over het geheugen wordt gesproken, gaat het vaak over verwerven van informatie; en leren impliceert bijhouden en reproduceren van informatie (1). Hiertoe kunnen er verschillende geheugenprocessen onderscheiden worden, b.v. coderen, herhalen, oproepen, herinneren en herkennen (2). Vooraleer een overzicht gegeven wordt van de systemen en processen, wordt dieper in gegaan op de neurofysiologische basis van het geheugen.

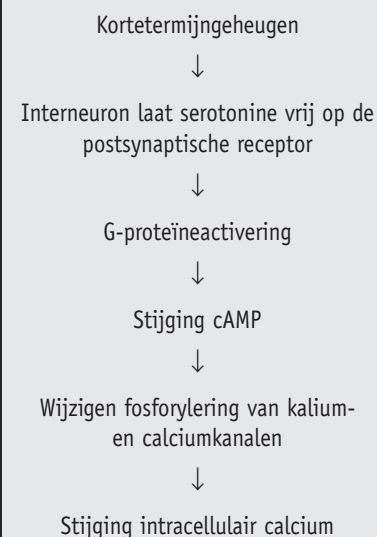
1. Elektrochemische basis van het geheugen

Recent onderzoek probeert de elektrochemische basis van het geheugen te ontrafelen. Al snel blijkt dat, naast de klinische evidentie voor kortwerkende en langwerkende geheugenmechanismen, er ook een elektrochemische basis is voor dit fenomeen. Dit fenomeen kent drie opeenvolgende karakteristieken: een snelle elektrische respons, een tweede tragere respons op eiwitniveau en ten laatste een aanpassing van de synaptische complexiteit na activeren van DNA-transcriptie (synaptische plasticiteit).

Een neuron met geheugenfunctie zal bij een stimulusoverdracht in de eerste plaats een elektrisch fenomeen in gang zetten. Bij aankomst van een actiepotentiaal start een ingewikkeld mechanisme in de postsynaptische cel. Vooreerst gaan ter hoogte van de postsynaptische membraan onder invloed van serotonine afkomstig uit een interneuron twee kanalen reageren: een kaliumkanaal sluit en een calciumkanaal opent met de influx van calcium tot gevolg. Deze effecten worden postsynaptisch veroorzaakt door activeren van een G-proteïne als gevolg van het stimuleren van de serotoninereceptor.

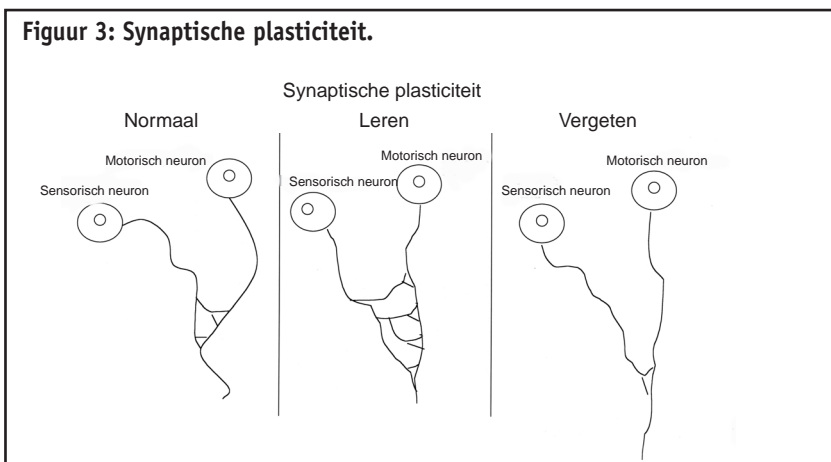
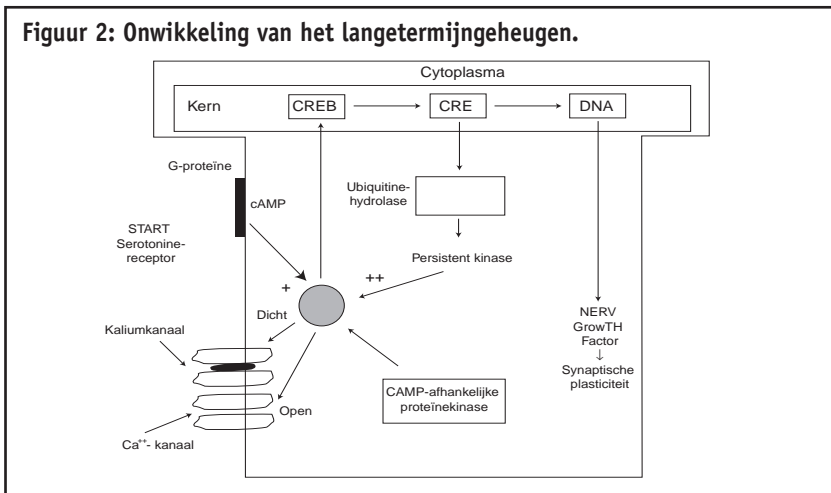
Deze G-proteïne gaat het adenylaatcyclase activeren met de vorming van cyclisch AMP (cAMP) tot gevolg. cAMP gaat op zijn beurt het cAMP-afhankelijke proteïne-kinase activeren dat wijzigingen aanbrengt in fosforyleringsgraad ter hoogte van de kalium- en calciumkanalen. Daardoor verlengt de actiepotentiaal met verhoogde calciuminflux tot gevolg. Het eindresultaat is het stijgen van intracellulair calcium (Figuur 1).

Figuur 1: Kortetermijngeheugen.



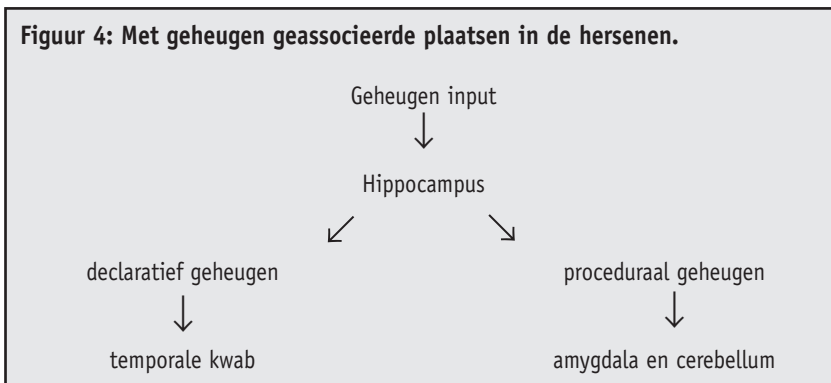
Dit mechanisme is het eerste niveau van het geheugen. Het is een elektrochemische vorm van geheugen die zeer snel optreedt maar ook zeer vaag is. Het kan kortetermijngeheugen worden genoemd (*short-term facilitation*: minuten).

Wanneer de stimuli blijven aanhouden, zal dit mechanisme versterken en zal de cAMP-afhankelijke proteïnekinase ter hoogte van de celkern een fosforyleren van transcriptionele activeerders (de cAMP-response-element-bindende (CREB)) veroorzaken. Deze gefosforyleerde CREB's binden met de cAMP-regulerende elementen (CRE) die twee proteïnesystemen activeren: een ubiquitinehydrolase die de activiteit van het cAMP-afhankelijke proteïnekinase persisteert, en DNA-transcriptie van een groeifactor die de synaptische connecties vermeerderd (Figuur 2). De synaptische plasticiteit wordt schematisch voorgesteld in figuur 3. Deze twee mechanismen hangen samen met het langetermijngeheugen (*long-term facilitation* (één of meerdere dagen en langer)).



De plaats van de gebeurtenis in de hersenen is een voorwerp van intensief onderzoek. De hippocampus lijkt de enige plaats te zijn waar langetermijngeheugen kan ontstaan. Dit hersengebied faciliteert de *transfer* van korte- naar langetermijngeheugen. Vanuit de hippocampus wordt de informatie geleidelijk verspreid in de gehele cortex. Al snel werd duidelijk dat er een onderscheid gemaakt moet worden tussen declaratief geheugen (feitenkennis) en proceduraal geheugen (hoe we dingen doen; aangeleerde vaardigheden). Het

eerste situeert zich vooral in de temporale kwab. Indien er een temporaal letsel is, zal de patiënt vanuit het kortetermijngeheugen geen enkele informatie kunnen opslaan. Deze letsels hebben echter alleen invloed op het onthouden van nieuwe informatie. Informatie verworven in de periode vóór het letsel blijft bestaan in een veel globaler hersengebied: de totale cerebrale cortex. Het proceduraal geheugen lijkt eerder in de amygdala en het cerebellum gelocaliseerd (Figuur 4).



2. Geheugenmodellen

In de eerste paragraaf wordt kort het verloop geschetst van de ontwikkeling van de verschillende geheugenmodellen (2.1). Daar er over het model van Atkinson & Shiffrin (3) het meest consensus bestaat, wordt dit model in een volgende paragraaf uitgebreider beschreven (2.2). In de jaren 1970 werden enkele kritieken op dit model geformuleerd. Steeds meer werd de nadruk gelegd op de processen dan op de systemen. Op die geheugenprocessen wordt in de volgende paragraaf wat dieper ingegaan (2.3). Gezien hun snelle ontwikkeling, worden recente neuronale netwerkmodellen van het geheugen op het eind van dit artikel kort beschreven (2.4).

2.1. Evolutie

Hevige discussies tijdens de jaren 1960 leidden tot een groot gamma geheugenmodellen, met een gelijkaardige vorm (4). Reeds in 1958 suggereerde Broadbent (5) twee soorten geheugen: een kortetermijngeheugen (KTG), waarin items tijdelijk worden vastgehouden en daarna vervagen, tenzij oefening plaatsvindt; en een langetermijngeheugen (LTG), waarin informatie gedurende langere tijd kan worden opgeslagen (6) en vergeten kan worden door onderlinge interferentie van de langetermijngeheugensporen.

Begin de jaren 1960 rees er controverse omtrent het model van één of meerdere geheugensystemen. Melton (7) vond het onnodig om het bestaan van verschillende onderverdelingen te veronderstellen. Volgens hem is het KTG niets meer dan een afgezwakte vorm van het LTG en is "vergeten" in beide vormen het resultaat van interferentie met nieuwe informatie en niet van het vervagen van het geheugenspoor na verloop van tijd.

Toch kreeg de dichotome benadering weer de bovenhand. Waugh & Norman (8) maakten een onderscheid tussen *primary memory* en *secondary memory*. In het primair geheugen wordt informatie vervangen door nieuwe informatie, tenzij ze wordt geconsolideerd door herhaling. Door Glanzer & Cunitz (9) werd gesuggereerd dat *free recall tasks* twee componenten bevatten. In zo'n taak wordt gevraagd een voorgelezen woordenlijst onmiddellijk te herhalen. Uit de resultaten blijkt dat zowel de eerste als de laatste

items beter gereproduceerd kunnen worden dan die in het midden van de lijst. Volgens Glanzer en Cunitz worden de eerste items opgeroepen uit het LTG, terwijl de laatst aangeboden items nog in het tijdelijke KTG zitten. In 1966 stelde Baddeley bovendien vast dat er op een verschillende manier gecodeerd wordt in het korte- en langetermijngeheugen: in het kortetermijngeheugen wordt fonologisch gecodeerd, terwijl in het langetermijngeheugen volgens betekenis wordt gecodeerd. Vier jaar later werd er tevens neuropsychologische evidentie gevonden voor een meervoudig geheugensysteem (10).

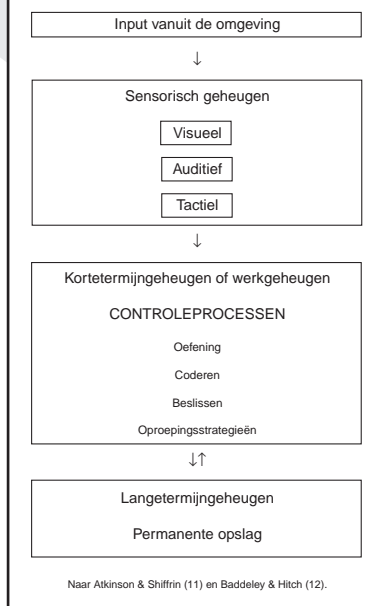
Tegen het einde van de jaren zestig stapelde de evidentie zich op ten gunste van drie soorten geheugen: sensorisch geheugen, kortetermijngeheugen en langetermijngeheugen (zie verder). Deze drie aspecten worden goed weergegeven in het model van Atkinson en Shiffrin (11), waardoor het *the modal model* wordt genoemd. In dit model wordt aangenomen dat informatie uit de omgeving binnenkomt in parallelle stromen, die doorgaan naar een gemeenschappelijke kortetermijnopslagplaats. In tegenstelling tot voordien, wordt deze kortetermijnopslagplaats ook werkgeheugen genoemd omdat het niet alleen meer instaat voor kortstondige opslag, maar eerder functioneert als werkbuffer, waar al een deel van de informatieverwerking gebeurt. Daarnaast vormt het KTG de cruciale link met het langetermijngeheugen. Zonder het KTG zou zowel het leren van nieuw materiaal als het oproepen van vroeger verworven informatie onmogelijk zijn (Figuur 5).

2.2. Het model van Atkinson & Shiffrin (3)

2.2.1. Het sensorisch geheugen

Veronderstel dat je gevraagd wordt je ogen even te sluiten en zo accuraat mogelijk de scène voor je te beschrijven. Als je je in een vertrouwde omgeving bevindt, zal dit geen problemen opleveren. Maar zelfs wanneer je de scène niet kent, wordt de taak niet onmogelijk. Bij de meeste mensen lijkt er een soort visueel geheugen voor de scène te bestaan. Hoewel dit geheugensysteem enigzins afwijkt van wat we spontaan "geheugen" zouden noemen, staat het toch in voor kortdurige opslag

Figuur 5: The modal model. Geheugenmodel naar Atkinson en Shiffrin en naar Baddeley en Hitch.



(250msec) van informatie. Dit kan het best geïllustreerd worden aan de hand van een voorbeeld.

Wanneer je rondom je heen kijkt, zie je een continue scène waarin mensen vloeiende bewegingen maken. Dit is echter niet de manier waarop dit door de ogen wordt verwerkt. Wat er eigenlijk gepresenteerd wordt, is een reeks stilstaande beelden, gescheiden door korte zwarte periodes. Toch kunnen we vloeiende bewegingen zien, omdat het visueel systeem van het sensorisch geheugen in staat is om een beeld vast te houden totdat het volgende komt. Wanneer het interval tussen de twee beelden te groot wordt, kan men niet bewust beweging waarnemen.

Het geheugen dat hiervoor wordt gebruikt, noemen we iconisch geheugen. Hetzelfde geldt voor de auditieve component van het sensorisch systeem, het echoïsch geheugen. We illustreren dit opnieuw met een voorbeeld.

Wanneer er in een bepaalde hoek van de kamer waarin je je bevindt, een geluid wordt geproduceerd, ben je perfect in staat om te beslissen uit welke richting het kwam. Dit gebeurt op basis van het kleine tijdsverschil waarop het geluid

beide oren bereikt. Dankzij het sensorisch geheugen zijn we in staat om de toon gedurende een fractie van een seconde bij te houden, zodat de discrepantie accuraat kan geschat worden.

2.2.2. Het kortetermijn- of werkgeheugen

Het kortetermijngeheugen verwijst naar een tijdelijke opslag van informatie gedurende de uitvoering van andere, meer complexe taken (13). Volgens Fleming e.a. (14) gaat het over een proces waarbij voorstellingen vastgehouden worden, ondanks interferentie, afleiders of ruis. Dit levert de basis voor mentale processen en is essentieel tijdens verschillende cognitieve functies, waaronder planning, begrijpen, leren, redeneren, ... Dit kan eveneens geïllustreerd worden met een eenvoudig voorbeeld.

Iemand zou je kunnen vragen 23 met 7 te vermenigvuldigen. Hiervoor moet je vooreerst al deze twee getallen gedurende een korte tijd kunnen bijhouden. Daarna begin je wellicht met 20 en 7 te vermenigvuldigen. Het antwoord moet je even onthouden totdat je "3 x 7" hebt uitgerekend. Tenslotte moeten de beide uitkomsten (140 en 21) opgeteld worden. Om dit te kunnen doen, moet je ze accuraat en op het juiste tijdstip kunnen oproepen. Wanneer je enkele rekenoefeningen na elkaar oplost, is het onmogelijk om alle informatie bij te houden in het kortetermijngeheugen. Het gaat eerder om informatie die tijdelijk essentieel is, maar daarna irrelevant wordt.

Men stelde vast dat zelfs kleine hoeveelheden informatie snel vergeten worden wanneer *rehearsal* verhinderd wordt (15, 16). Het kortetermijngeheugen bleek meer te zijn dan een passieve opslagplaats. Op deze manier is de term "werkgeheugen" geëvolueerd uit het kortetermijngeheugen, gezien actieve herhaling essentieel is en maakt dat het systeem bestand is tegen interferentie.

Wanneer we b.v. een nieuw telefoonnummer opzoeken in het telefoonboek herhalen we het nummer voortdurend (in stilte) totdat we het nummer gedraaid hebben. Als we dit niet zouden doen, of als iemand ons zou storen, verliezen we zo'n betekenisloze reeks cijfers heel snel uit het geheugen. Dit is te wijten aan het

uitdoven van een geheugenspoor door interferentie met nieuw materiaal. Ons eigen telefoonnummer, alsook nummers van vrienden die we af en toe eens opbellen, lijken opgeslagen in een meer permanente opslagplaats, waar iets al dan niet gemakkelijk kan opgeroepen worden.

De capaciteit van het kortetermijngeheugen bedraagt gemiddeld 7 eenheden (± 2). Er zijn b.v. weinig mensen die 1-8-3-5-6-2-9-4-7 na één keer lezen correct kunnen herhalen. Wanneer de items luidop worden gelezen, is de kans groter dat de reeks correct wordt gereproduceerd, gezien de klanken van de cijfers eveneens in het echoïsch geheugen (zie vorige paragraaf) worden geregistreerd. Groeperen lijkt eveneens reproductie te bevorderen (17). Een telefoonnummer kan b.v. het best gedictieerd worden in groepjes van drie cijfers.

Sommige reeksen (b.v. 1-2-3-4-5-6-7-8-9) kunnen we uiteraard wel gemakkelijk onthouden. Deze reeks bestaat slechts uit 1 *chunk* (18). Betekenisvolle patronen laten toe meer op te slaan in het kortetermijngeheugen dan 7 digits. Dit proces (groeperen van samenhangende informatie) heten we *chunking*.

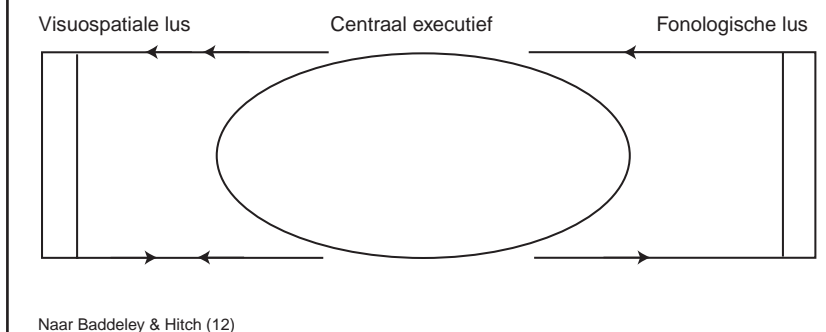
Baddeley & Hitch (12) vonden het nodig om de idee van enkelvoudig KTG achterwege te laten en stelden een driedelig model voor. Hierbij gaat het om een *central executive* die bijgestaan wordt door twee *slave systems*, het *visuospatial sketchpad* en de *phonological loop*. Het eerste is in staat om visuele en spatiale beelden bij te houden en te bewerken; het tweede verwerkt talige informatie (Figuur 6).

Hanley e.a. (19) vonden een dissociatie tussen deze twee subsystemen. Sommige patiënten vertonen b.v. deficits in het korte termijn bijhouden van visueel aangeboden items, terwijl er geen probleem is wanneer stimuli verbaal worden aangeboden. Warrington en Shallice (20) vonden het tegenovergestelde patroon: patiënten met specifieke deficits voor verbaal aangeboden items, terwijl visuele aanbidding geen problemen geeft.

2.2.2.1. Het centraal executief systeem

Het centraal executief systeem heeft een beperkte opslagcapaciteit en staat in voor

Figuur 6: Driedelig model van het kortetermijngeheugen volgens Baddeley en Hitch.



selectie van strategie en planning. Het is verantwoordelijk voor de link tussen de twee slaafsystemen en het LTG. In die zin is het centraal executief systeem van essentieel belang voor de mens, omdat het in staat is om zowel informatie uit de omgeving als informatie uit het LTG te coördineren. Het laat toe om aangepaste voorstellingen van de context te maken vanuit de actuele situatie, rekening houdend met informatie uit het LTG, om zodoende de meest geschikte actie te selecteren. Dit systeem is het meest complex van de drie, waardoor het het moeilijkst is om te onderzoeken.

2.2.2.2. Het visuospatiaal sketch pad (VSSP)

Binnen het werkgeheugen is er een specifieke component die instaat voor het verwerken en opslaan van visuele beelden. Hierdoor worden bepaalde visuospatiale taken correct uitgevoerd. Evidentie voor een apart subsysteem voor deze visuospatiale informatie kwam vanuit studies waarin het subject gevraagd werd talige informatie (nonsenssequenties) bij te houden tijdens een visuospatiale volgtaak (een bewegend lichtpuntje volgen met een balpen). Er was geen effect op het onthouden van de nonsenssequenties, maar de prestatie op de volgtaak daalde significant. Later bleek dat de volgtaak niet per se visueel hoefde te zijn. Wanneer proefpersonen een bewegende geluidsbron (spatiaal) moesten aanduiden, werd hetzelfde effect bekomen (21).

Binnen het *visuospatial sketchpad* kan er dus nog eens een opdeling gemaakt worden tussen (22-4):

- een opslagplaats verantwoordelijk voor het tijdelijk bijhouden van visueel materiaal (kleuren en vormen);

- een opslagplaats voor het tijdelijk bijhouden van temporele eigenschappen, beweging, van spatiale stimuli.

Casus 2: een patiënte ontwikkelde herpes-simplexencefalitis (HSE) op haar negentiende. Wat in eerste instantie tot uiting kwam, was een ernstig amnestisch syndroom, zoals te verwachten bij beschadiging van de mediotemporale en orbito-frontale gebieden. Spatiaal leren was uitzonderlijk zwak. Het duurde b.v. 6 maanden vooraleer ze de weg van de badkamer naar de woonkamer vond.

De weg van visuele input tot beide opslagplaatsen is via representaties van visuele vormen uit het langetermijngeheugen en/of spatiale informatie over een bewegende scène. Wanneer deze LTG-voorstellingen geactiveerd worden, komt de visuele of spatiale informatie het VSSP binnen.

2.2.2.3. De fonologische lus

Casus 3: K.F. vertoonde een posterieure temporale laesie die resulteerde in een totale onmogelijkheid om verbale stimuli (digits, letters, woorden of zinnen) te herhalen. Het LTG, daarentegen, was zo goed als normaal (oproepen van korte verhaaltjes of *paired associates*). Anderzijds zijn er ook mensen met anterograde amnesie voor expliciete informatie zonder tekenen van beperkingen in het kortetermijngeheugen voor woorden en digits (25).

Het fonologisch systeem bestaat eveneens uit twee componenten:

- een opslagplaats die informatie kan bijhouden gedurende één of twee seconden;
- *rehearsal* (oefening).

De opslagplaats (1) wordt verondersteld talige informatie bij te houden door middel van sporen die na ongeveer twee seconden uitdoven. Deze sporen kunnen echter behouden worden door subvocale articulatorische herhaling (2) (wat ook gebruikt wordt om toegang te krijgen tot de opslagplaats). Als herhaling belemmerd wordt, verdwijnen de sporen. Dit wordt bevestigd vanuit verschillende bronnen:

- *Irrelevant speech effect*: uit studies blijkt dat het oproepen van een woordenlijst gestoord wordt door gelijktijdige aanbieding van irrelevant woordmateriaal. De betekenis van de woorden doet er niet toe. Deze irrelevante woorden krijgen eveneens automatisch toegang tot de fonologische opslagplaats, waardoor eerdere geheugensporen verdwijnen.
- *Word length effect*: lange woorden worden minder goed onthouden dan korte woorden. Dit zou niet te maken hebben met het aantal lettergrepen, maar wel met de tijd nodig om het woord uit te spreken (26). Bij lange woorden duurt het ook langer om ze te herhalen. Hierdoor krijgen de geheugensporen van andere woorden meer tijd om uit te doven, vooraleer ze kunnen geconsolideerd worden door herhaling (26).
- *Articulatory suppression*: het onthouden van een bepaalde reeks woorden, wordt gestoord wanneer gelijktijdig irrelevante geluiden moeten worden geproduceerd (27). Visuele stimuli hebben dit effect niet.
- *Phonological similarity effect*: dit betekent dat mensen minder in staat zijn om lijsten te onthouden wanneer de items gelijkaardig klinken (mat, kat, rat) dan wanneer ze fonologisch van elkaar verschillen (man, ei, boot) (28). Dit wordt veroorzaakt doordat de fonologische opslagplaats werkt met fonologische codes. Gelijkaardige codes leiden tot minder onderscheiden kenmerken tussen items, waardoor de oproeping zwakker wordt.

De fonologische lus speelt vooral een rol bij het aanleren van een taal:

- begrijpen van taal (29),
- belangrijk voor fonologisch leren (30),
- aanleren van moedertaal (31).

2.2.3. Het langetermijngeheugen

Van de drie geheugensystemen komt het LTG het best overeen met wat men in de omgangstaal met "geheugen" bedoelt: informatie die voor een lange periode wordt opgeslagen, gaande van enkele minuten tot jaren. Het gaat hierbij b.v. over het herinneren van je eigen naam, de plaats waar je opgegroeid bent, waar je vorig jaar op reis bent geweest. Het langetermijngeheugen is dus in de eerste plaats bedoeld voor opslag, in tegenstelling tot b.v. het kortetermijngeheugen, waar opslag bijkomstig is aan andere aspecten (4).

Wat de capaciteit van het langetermijngeheugen betreft, bestaat er niet echt een consensus, maar één ding staat vast: het is gigantisch. Hoeveel iemand ook bijleert gedurende de levensloop, tot nu toe is er nog niemand geweest waarbij het langetermijngeheugen tekort schoot. Het komt ongetwijfeld voor dat we ons bepaalde dingen niet meer kunnen herinneren, maar dit is niet het gevolg van plaats te maken voor nieuwe informatie (32). Dit betekent uiteraard niet dat we ons bepaalde dingen niet verkeerd kunnen herinneren. Mensen creëren voor een stuk zelf hun verleden, op basis van informatie uit het geheugen, algemene kennis of de sociale wenselijkheid van de situatie. Loftus (33) stelde b.v. in een reeks experimenten vast hoe de herinnering aan een traumatische gebeurtenis beïnvloed wordt door achteraf aangeboden misleidende informatie. De reden hiervoor zou kunnen zijn dat deze misleidende informatie opgenomen wordt in de geheugenrepresentaties van het incident en het zodoende veranderen.

Of het langetermijngeheugen een unitair systeem is, is een controversiële vraag. Veel evidentie wijst in de richting dat het langetermijngeheugen geen monolithische opslagplaats is, maar bestaat uit meerdere

geheugensystemen. De criteria omtrent het onderscheiden van de verschillende systemen worden tegenwoordig veel bediscussieerd, maar er werd nog geen consensus bereikt betreffende het precieze aantal. Tenminste twee types van onderscheid worden vaak gemaakt: declaratief versus proceduraal of expliciet versus impliciet.

2.2.3.1. Declaratief versus proceduraal geheugen (34)

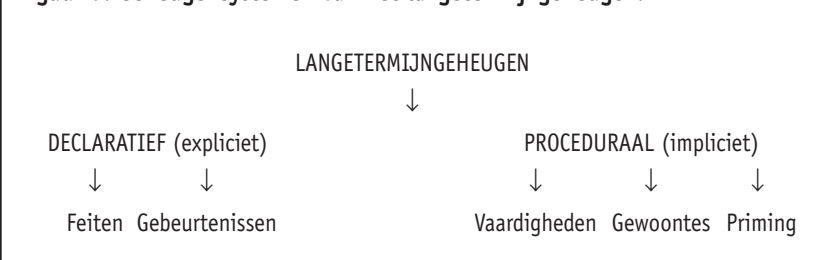
Bij declaratief geheugen gaat het over gebeurtenissen, feiten en concepten (wat?). Procedurale kennis, daarentegen, verwijst naar vaardigheden (hoe?). Het declaratief geheugen werd voordien opgesplitst in episodisch en semantisch geheugen (35, 36):

- episodisch geheugen: geheugen voor persoonlijke gebeurtenissen, tijds- en plaats- bepaald, b.v.: vorige week ben ik naar de tandarts geweest;
- semantisch geheugen: opgeslagen, onpersoonlijke informatie betreffende kennis van woorden en hun betekenis, kennis betreffende objecten en hun functie, alsook algemene feitenkennis, b.v. weten wat de hoofdstad van Frankrijk is.

Casus 4: J.R. is een 48-jarige ingenieur die tijdens zijn werk plotseling onwel werd, waarbij zijn zicht niet meer scherp was. Daarna stelde hij moeilijkheden vast bij het zich herinneren van namen en bij het benoemen van objecten. Een MRI-scan wees op een infarct in de linker thalamus.

Er wordt een continue interactie tussen beide systemen verondersteld (37). Dit betekent dat semantische kennis gedeeltelijk opgebouwd wordt uit eerder opgedane informatie via het episodisch geheugen en dat episodische herinneringen geïnterpreteerd worden binnen het kader van bestaande semantische kennis.

Figuur 7: Geheugensystemen van het langetermijngeheugen.



Gezien dit onderscheid door weinig experimentele evidentie werd gesteund, suggereerden Squire e.a. (38, 39) dat deze twee vormen van geheugen beschouwd konden worden als verschillende aspecten van hetzelfde systeem, namelijk het declaratief geheugen.

Casus 5: T.J. was 32 jaar oud toen nasofaryngeale kanker werd vastgesteld en bovendien succesvol behandeld aan de hand van radiotherapie. Er werden geen neuropsychologische gevolgen opgemerkt. Zeven jaar later werd de kanker opnieuw gedetecteerd en behandeld met radiotherapie. Twee jaar nadien ontwikkelde zich een aanzienlijke geheugenbeperking. Zowel voor algemene kennis als voor autobiografische gegevens is de LTG-beperking heel opvallend. Echter, aangeleerde vaardigheden bleven intact en hij is nog steeds in staat de meeste van zijn hobby's uit te oefenen. Uit onderzoek bleek dat er sprake was van necrose van de bilaterale temporale kwab.

2.2.3.2. Impliciet en expliciet geheugen

De laatste jaren rees de belangstelling voor een nieuwe benadering van het langetermijngeheugen. In tegenstelling tot de onderscheiden systemen van Tulving, wordt de nadruk nu gelegd op hoe er gereageerd wordt op bepaalde geheugentaken. Op deze manier ontstaat het onderscheid tussen expliciet en impliciet geheugen.

Impliciet geheugen komt tussen wanneer een taak gefaciliteerd wordt door voorafgaande ervaring, zonder uitdrukkelijk naar die voorafgaande leerfase te verwijzen (b.v. *priming**, aanleren van motorische vaardigheden).

* *Priming verwijst naar een stijging in de accuraatheid en snelheid van een antwoord op een stimulus, door voorafgaande blootstelling aan de stimulus. Uit verschillende studies bleek b.v. dat proefpersonen bij het vervullen van woordstammen (b.v. DEF____) significant meer woorden maakten uit vooraf aangeboden dan niet eerder geziene woorden, hoewel er niet uitdrukkelijk naar die voorafgaande studiefase verwezen werd.*

Bij expliciet geheugen wordt bewust beroep gedaan op eerder opgedane informatie.

Expliciet geheugen wordt gemeten aan de hand van taken waarin subjecten bewust informatie moeten oproepen uit een

Tabel 1: Samenvattende tabel (32).

opslag	duur	capaciteit	coderen	oproepen
sensorisch	250ms	groot	sensorisch	parallel zoeken
korte termijn	20s	7 ± 2	sensorisch semantisch	serieel exhaustief zoeken
lange termijn	jaren	onbeperkt	sensorisch semantisch	parallel zoeken

voorafgaandelijke leerfase. In de instructies wordt expliciet verwezen naar de voorgaande leerfase (b.v. *free recall*, *cued recall*, *recognition*). Bij impliciete taken wordt er niet uitdrukkelijk verwezen naar de vooraf opgedane ervaring. Toch wordt de prestatie erdoor beïnvloed. B.v., blootstelling aan het woord "*strawberry*" vergemakkelijkt de identificatie van de onvolledige letterreeks "*_TRA_BE_R_*" (40).

Casus 6: R.K. is een 34-jarige man bij wie een hypothalamisch glioma vastgesteld werd. De ventrikels werden geshunt, maar enkele uren daarna trad er een spontane bloeding in de tumor op. Daar dit niet kan geopereerd worden, werd er gebruik gemaakt van radiotherapie. Hij had geen moeilijkheden met het herkennen van vooraf gepresenteerde zinnen (impliciet), maar kon niet aangeven in welke van twee lijsten ze gepresenteerd werden (expliciet).

2.3. Procesbenadering van het geheugen

In de vorige paragraaf werden bepaalde geheugenopslagplaatsen beschreven. Elke opslagplaats veronderstelt uiteraard ook bepaalde processen, zoals coderen of registreren, bijhouden (bij voorkeur zonder veel verlies van informatie) en oproepen. Deze processen zijn eigenlijk moeilijk te onderscheiden en niet exclusief verbonden aan één bepaald systeem. Fuster (41) stelde b.v. dat het werkgeheugen grotendeels, zonet geheel, gekenmerkt wordt door een aangehouden activatie van een wijd verspreid netwerk binnen het langetermijngeheugen. Een opdeling blijkt toch nuttig in het begrijpen van de werking van de geheugensystemen.

2.3.1. Coderen

Dit verwijst naar de initiële stap in de informatieverwerking wanneer iets moet memoriseerd worden. In tegenstelling tot vroeger, wordt het nu aangenomen dat

informatie in het kortetermijngeheugen gebaseerd is op een akoestische articulatorische code. Het is b.v. vaak zo dat mensen zich vergissen wanneer twee letters gelijkaardig klinken (zoals B en V) tijdens kortetermijngeugentaken (42). Gelijk klinkende woorden worden minder goed gereproduceerd dan totaal anders klinkende woorden (43). Verwarring naar aanleiding van visuele kenmerken van letters kwam zelden voor (zoals E en F). Bovendien is er ook weinig verwarring wat betekenis betreft. Bij het langetermijngeheugen is de betekenis van woorden belangrijker dan het gelijkaardig klinken (43). Er kon op basis hiervan geconcludeerd worden dat verbaal materiaal in het kortetermijngeheugen op een akoestisch articulatorische manier wordt verwerkt, terwijl coderen in het langetermijngeheugen gebaseerd is op semantiek.

Echter, deze redenering kan niet worden beperkt tot het fonologische alleen. Wanneer we b.v. dagdromen, zien we levendige visuele beelden. Bovendien kunnen we beroep doen op opgeslagen spatiale informatie, b.v. bij een routebeschrijving.

Op basis van deze verschillende verwerkingsniveaus, stellen Craik en Lockhart (44) de *level of processing hypothesis* voor, die gebaseerd is op de rol van coderen bij het leren. Volgens hun hypothese is er een relatie tussen de manier waarop het materiaal wordt verwerkt en de kans dat het vervolgens onthouden wordt. Er wordt aangenomen dat de duur van het geheugenspoor afhankelijk is van diepte van codeerproces. Ze maken een onderscheid tussen de verwerking van visuele kenmerken (oppervlakkige codering) van stimuli en de verwerking van semantische eigenschappen (diepere codering). Een voorbeeld: beslissen of het woord "hond" in hoofdletters of in kleine letters aangeboden wordt (perceptuele

aspecten), leidt tot minder onthouden dan wanneer gevraagd wordt "Is het een dier?" (semantische aspecten).

2.3.2. Opslaan en vergeten

Opslaan of bijhouden van informatie roept onvermijdelijk het concept "vergeten" op. Reeds enkele decennia terug trok dit fenomeen de aandacht van verschillende onderzoekers. Men ging na of vergeten veroorzaakt wordt door het spontaan uitdoven van een geheugenspoor of door interferentie met ander materiaal. Zowel "proactieve" (ervaringen uit het verleden interfereren met de mogelijkheid om nieuwe informatie op te doen en te onthouden) als "retroactieve interferentie" (stoornis van het geheugen doordat recent opgedane ervaringen interfereren met oproepen van vroeger opgedane kennis) komt voor.

In elk van de drie onderverdelingen van het geheugen (sensorisch geheugen, KTG en LTG) vervagen de sporen na verloop van tijd. Daarnaast kan in het sensorisch geheugen de gehele inhoud vervangen worden door nieuw materiaal. In het KTG vervangt nieuwe informatie slechts een deel van de oude.

2.3.3. Oproepen en herkennen

Met oproepen (*recall*) wordt de mogelijkheid bedoeld om informatie waar actief naar gezocht wordt op te roepen uit het geheugen (2). Gewoonlijk wordt bij een *free recall task* een groot aantal items gepresenteerd die onmiddellijk daarna gereproduceerd moeten worden.

Opvallend is dat het bij het oproepen van deze woordenlijst vaak zo is dat de eerste en de laatste woorden het best onthouden worden (*primary* en *recency effect*). De woorden in het midden van de lijst worden minder goed onthouden. Dit effect wordt bekomen onafhankelijk van de lengte van de lijst, de betekenis van het aangeboden materiaal en de snelheid van de presentatie (4). Echter, wanneer het oproepen enkele seconden wordt uitgesteld, valt het *recency effect* weg, maar het *primary effect* blijft behouden. Volgens Glanzer (45) wordt dit veroorzaakt doordat de laatste woorden in het werkgeheugen bijgehouden worden (en bijgevolg vervagen), terwijl de eerste woorden reeds in het langetermijngeheugen zitten (zie 2.1).

Herkennen (*recognition*) leidt doorgaans tot betere prestatie dan vrije oproeping. Bij herkennen gaat het om aangeven of de gepresenteerde stimuli reeds eerder aangeboden of geleerd is (2). Dit kan ofwel door middel van een ja-neetaak, of door een gedwongenkeuzetaak.

Casus 7: L.E. is een 20-jarige vrouw die werd opgenomen na een anderhalf jaar durende periode waarin ze dagelijks ongeveer een fles whisky dronk. Daarnaast had ze al 6 jaar een gestoord eetpatroon (vreetbuien en braken). Neurologisch onderzoek wees op de klassieke triade van Wernicke's encephalopathie, wat verbeterde na behandeling. Neuroradiologisch onderzoek wees op ernstige corticale atrofie. Neuropsychologische testen wezen op een ernstig deficit in oproepen (*recall*), terwijl de prestatie op herkenning (*recognition*) gelijk was aan die van controlepersonen. Deze geheugenproblemen veroorzaakten aanzienlijke problemen, maar maakten het haar niet onmogelijk om zonder permanente verzorging te functioneren. Haar intacte herkenning liet haar toe bekende gezichten te onderscheiden, en op basis van situationele *cues* kon ze uitzoeken wie het precies was.

2.3.4. Organisatie

Zoals uit het bovenstaande blijkt is het conceptueel zinvol om een onderscheid te maken tussen coderen, bijhouden en oproepen van informatie. Daarnaast is het ook noodzakelijk om goed voor ogen te houden dat deze drie processen interageren. Mandler (46) stelde b.v. vast dat subjecten even goed presteerden op een oproepingstaak, wanneer ze vooraf gevraagd werden het studiemateriaal in categorieën te plaatsen (zonder vooraf op de test te wijzen) dan wanneer ze expliciet gevraagd worden de informatie in te studeren. Een ander voorbeeld is een visueel mnemotechnisch middelje. Stel dat je tijdens een woordassociatietaak het woord "hond" en "hoed" samen moet onthouden. Een visuele voorstelling van een pekinnees met een hoed op zijn kop, zou je kunnen helpen om vlot "hoed" te zeggen bij de *cue* "hond". Is dit een voorbeeld van coderen, bijhouden of oproepen? Een goed gecodeerd item leidt dus tot efficiënte oproeping, gebaseerd op goede opslag.

2.4. Neuronale netwerkmodellen

Gezien de snelle huidige ontwikkelingen op vlak van geheugenonderzoek, is een overzicht van geheugenmodellen niet volledig zonder een woord over "parallele verwerkingsprocessen". Echter, een volledige uitwerking van deze benadering valt buiten de bedoeling van dit artikel. We halen slechts kort enkele grote lijnen aan.

In deze benadering van het geheugen worden een groot aantal knopen (*nodes*) verondersteld, die met elkaar verbonden worden. De verbindingen worden gevormd door herhaaldelijke associatie. De sterkte van deze verbindingen varieert. Op deze manier kunnen clusters van informatie worden gevormd.

Oorspronkelijk ging het in deze parallele verwerkingsmodellen om permanente associaties, geheugen op lange termijn, en werd er weinig nagedacht over hoe tijdelijke opslag in dit model zou passen. Nu zijn er reeds modellen voor tijdelijke opslag ontwikkeld. Volgens het eerste (47) berust tijdelijk onthouden op tijdelijke reactivering van bestaande netwerken. Bepaalde verbindingen (*slow weights*) hebben veel tijd nodig om op te bouwen, maar eens ze zijn opgebouwd, duurt het lang vooraleer ze kunnen veranderen. Dit wordt dus met langetermijngeheugen geassocieerd. Andere (*fast weights*) worden snel opgebouwd, maar worden ook snel vervangen bij de presentatie van nieuwe stimuli. Het kortetermijngeheugen wordt dus beschouwd als het reactiveren van langetermijngeheugensporen. Een ander model (48) veronderstelt verschillende lagen, bestaande uit knopen met variabel niveau van activiteit. De activiteit wordt verspreid van knoop tot knoop, over de lagen heen. Daarnaast zijn er ook feedbackstromen, die werken als een soort kettingmechanisme waardoor stimuliverbindingen worden opgeslagen.

Besluit

Het geheugen is geen enkelvoudig systeem, maar eerder een scala van interagerende subsystemen, die elk in staat zijn tot coderen, registreren of opslaan van informatie, en de mogelijkheid bieden om deze informatie opnieuw op te roepen.

Tot nu toe bestaat er het meeste consensus omtrent de opdeling in 1) sensorisch geheugen; 2) kortetermijn- of werkgeheugen; en 3) langetermijngeheugen. Bij het sensorisch geheugen gaat het om de rol van kortstondige opslag tijdens waarnemingsprocessen. Het kortetermijngeheugen verwijst naar een tijdelijke opslagplaats die complexe taken

toelaat. Het langetermijngeheugen maakt langdurige opslag mogelijk. De informatie die hierin wordt opgeslagen, wordt onderscheiden in declaratieve en procedurele kennis en doet beroep op onderscheiden systemen.

Recent krijgen de parallelle informatieverwerkingsystemen meer en meer aandacht. Deze modellen geven wellicht een bredere

kijk op het geheugen en leren dan het model van Atkinson en Shiffrin, maar dit gaat echter ten koste van gedetailleerde technische specificaties. Misschien kunnen in de toekomst de sterke kanten van de verschillende theorieën gecombineerd worden, zodat een gedetailleerde, maar vooral eenvoudige benadering van het geheugen mogelijk wordt.

Referenties

1. Tulving E. Introduction. Gazzaniga MS (editor). *The cognitive neurosciences*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press; 1995. p. 751-3.
2. Brébion G, Amador X, Smith MJ, Gorman JM. Mechanisms underlying memory impairment in schizophrenia. *Psychological Medicine* 1997;27:383-93.
3. Atkinson RC, Shiffrin RM. Human memory: A proposed system and its control processes. Spence KW (editor). *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*. New York: Academic Press; 1968. p. 89-195.
4. Baddeley AD. *Essentials of human memory*. Hove: Psychology Press; 1999.
5. Broadbent DE. *Perception and communication*. London: Pergamon Press; 1958.
6. Baddeley AD. *The concept of working memory*. Gathercole SE (editor). *Models of short-term memory*. Hove: Psychology Press; 1996. p. 1-27.
7. Melton AW. Implications of short-term memory for a general theory of memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior* 1963;2:1-21.
8. Waugh NC, Norman DA. Primary memory. *Psychological Review* 1965;72:89-104.
9. Glanzer M, Cunitz AR. Two storage mechanisms in free recall. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 1966;5:351-60.
10. Baddeley AD, Warrington EK. Amnesia and the distinction between long- and short-term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior* 1970;9:176-89.
11. Atkinson RC, Shiffrin RM. The control of short-term memory. *Scientific American* 1971;225(2):82-90.
12. Baddeley AD, Hitch G. Working memory. Bower GA (editor). *The Psychology of Learning and Motivation*. New York: Academic Press; 1974. p. 47-89.
13. Baddeley A. Working memory. Gazzaniga MS (editor). *The cognitive neurosciences*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press; 1995. p. 755-64.
14. Fleming K, Goldberg TE, Binks S, Randolph C, Gold JM, Weinberger DR. Visuospatial Working memory in patients with schizophrenia. *Biological Psychiatry* 1997;41:43-9.
15. Brown J. Some tests of the decay theory of immediate memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 1958;10:12-21.
16. Peterson LR, Peterson MJ. Short-term temporal changes in free recall. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1959;58:193-8.
17. Wickelgren WA. Size of rehearsal group and short-term memory. *Journal of Experimental Psychology* 1964;68:413-9.
18. Miller GA. The magical number seven, plus or minus two: some limits on capacity for processing information. *Psychological Review* 1956;63:81-97.
19. Hanley JR, Young AW, Pearson NA. Impairment of the visuo-spatial sketch pad. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1991;43(1):101-25.
20. Warrington EK, Shallice T. The selective impairment of auditory verbal short-term memory. *Brain* 1969;92:885-96.
21. Baddeley AD, Lieberman K. Spatial working memory. Nickerson RS (editor). *Attention and Performance VIII*. Hillsdale NJ: Erlbaum; 1980. p. 521-39.
22. Logie RH, Marchetti C. Visuo-spatial working memory: Visual, spatial or central executive? Logie M, Denin M (editors). *Mental Images in Human Cognition*. Amsterdam: Elsevier; 1991. p. 106-15.
23. Farah MJ. Is visual memory really visual? Overlooked evidence from neuropsychology. *Psychological Review*. 1988;95:307-17.
24. Jonides J, Smith EE, Koeppe RA, Awh E, Minoshima S, Mintun MA. Spatial working memory in humans as revealed by PET. *Nature* 1993;363:623-5.
25. Kolb B, Whishaw I Q. Performance of schizophrenic patients on tests sensitive to left or right frontal, temporal, or parietal function in neurological patients. *J Nerv Ment Dis* 1983;171(7):435-43.
26. Baddeley AD, Thomson N, Buchanan M. Word length and the structure of short-term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior* 1975;14:575-89.
27. Baddeley AD, Lewis VJ, Vallar G. Exploring the articulatory loop. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1984;36:233-52.
28. Conrad R, Hull A. Information, acoustic confusion and memory span. *British Journal of Psychology* 1964;55:429-32.
29. Clark HH, Clark EV. *Psychology and language*. New York: Harcourt Brace Jovanovic; 1977.
30. Baddeley AD, Papagno C, Vallar G. When long term learning depends on short term storage. *Journal of Memory and Language* 1988;27:586-95.
31. Gathercole SE, Baddeley AD. Phonological memory deficits in language-disordered children: Is there a causal connection. *Journal of Memory and Language* 1990;29:336-60.
32. Kellogg RT. *Cognitive Psychology*. London, UK: Sage Publications Ltd; 1995.
33. Loftus E, Kechtam K. *The myth of repressed memory: false memories and allegations of sexual abuse*. New York: St. Martin's Press; 1994.
34. Squire LR. Memory and the hippocampus: A synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychol Rev* 1992;99:143-145.
35. Tulving E. Episodic and semantic memory. Tulving E, Donaldson W (editors). *Organization of memory*. New York: Academic Press; 1972.
36. Tulving E. How many memory systems are there? *American Psychologist* 1985;40:385-398.
37. Tulving E. *Elements of Episodic Memory*. Oxford, UK: Oxford University Press; 1983.
38. Cohen NJ, Squire LR. Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science* 1980;210:207-210.
39. Squire LR. *Memory and the brain*. New York: Oxford University Press; 1987.
40. Schwartz BL, Rosse RB, Deutsch SI. Toward a Neuropsychology of memory in schizophrenia. *Psychopharmacology Bulletin* 1992;28:341-351.
41. Fuster JM. Distributed memory for both short and long term. *Neurobiology of Learning and Memory* 1998;70(1-2):268-74.
42. Conrad R. Acoustic confusion in immediate memory. *British Journal of Psychology* 1964;55:75-84.
43. Baddeley AD. Short-term memory for word sequences as a function of acoustic, semantic and formal similarity. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1966;18:362-5.
44. Craik FIM, Lockhart RS. Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior* 1972;11:671-84.
45. Glanzer M. Storage mechanisms in recall. Bower GH (editor). *The Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research and Theory*. New York: Academic Press; 1972.
46. Mandler G. Organization in memory. Spence KW, Spence TJ (editors). *The psychology of learning and motivation*. New York: Academic Press; 1967. p. 327-72.
47. Hinton GE, Plaut DC. Using fast weights to deblur old memories. *Proceedings of the ninth annual conference of the cognitive science society*. Hillsdale, New York: Lawrence Erlbaum Associates Inc.; 1987. p. 177-86.
48. Burgess N, Hitch GJ. Toward a network model of the articulatory loop. *Journal of Memory and Language* 1992;31:429-60.

