

## HJERNE OG KOGNITION

Axel Larsen og Anders Gade

*Kognitive processer er hjerneprocesser, og forestillingen om en principiel adskillelse mellem sjæl og legeme, mellem bevidsthed og materie, eller mellem kognition og hjerne synes ikke holdbar. Med eksempler fra sansning og visuel perception, arbejdshukommelse og opmærksomhedskontrol søger vi at vise, hvordan en empirisk tværvidenskabelig tilgang til klassiske problemer med metoder fra neurobiologi og kognitionspsykologi øger vores forståelse af kognition. Det langsigtede mål er at kunne gøre systematisk rede for, hvordan mentale repræsentationer og processer realiseres i hjernevævet.*

Forholdet mellem sjæl og legeme, bevidsthed og materie eller – i en mere moderne variant – hjerne og kognition er et af de store uløste problemer i videnskaben. Ud over etiske og religiøse aspekter – såsom sjælens udødelighed og genopstandelse efter døden – rummer det udfordringer for psykologi, filosofi, sprogvidenskab, fysik, kemi og de biologiske videnskaber.

Der er dog ingen mangel på løsningsforslag. Alene spændvidden af såkaldte materialistiske synspunkter er enorm, fra Rubinsteins (1972) *Sein und Bewusstsein* til Tiplers (1994) *The Physics of Immortality: Modern Cosmology, God and the Resurrection of the Dead*. Mængden og variationen af såkaldte idealistiske synspunkter er ikke mindre omfattende, fra Hegels objektive idealisme i *Åndens fænomenologi* (1830/1967) til Tranekjær Rasmussens (1956) subjektive idealisme i *Bevidsthedsliv og Erkendelse*. Termen *subjektiv idealisme* er ikke Tranekjær Rasmussens egen – han mente vel nærmest at hans synspunkt var monistisk – men den illustrerer meget godt den tendens til polemik, der har præget den mere filosofiske diskussion af sjæl-legeme problemet.

Ved siden af disse overvejende filosofisk spekulative eller analytiske tilgange er der en lang tradition for en realvidenskabelig indfaldsvinkel.

---

Axel Larsen er forskningsprofessor ved Center for Visuel Kognition og Institut for Klinisk Psykologi, Københavns Universitet.

Anders Gade er lektor i neuropsykologi ved Københavns Universitet, Psykologisk Laboratorium.

I denne tradition angribes (aspekter af) forholdet mellem hjerneprocesser og kognitive processer i det væsentlige som et empirisk problem, som man kan gøre sig håb om at løse med de gængse videnskabelige metoder i psykologi, neurobiologi og tilgrænsende specialer som fx kognitiv eller komputationel neurovidenskab. Her finder man forskere som Hermann von Helmholtz og i nyere tid David Marr (1982) og David Hubel (1988). I denne artikel bygger vi i det væsentlige på den realvidenskabelige indfaldsvinkel. Vi vil med præsentation af en række overvejende nye forskningsresultater vise, hvorledes det gradvist har været muligt at kaste lys over forholdet mellem hjerneprocesser og kognitive processer.

## Sansning og perception

Den almindelige brug af termer som bevidsthed, oplevelse, opmærksomhed mv. er ofte flertydig og inkonsistent. For at tale mere entydigt om væsentlige dele af bevidsthedslivet end dagligsproget muliggør benytter vi her en terminologi, der blev genindført af Claus Bundesen (1974). Ifølge denne terminologi har vi dels sanseindtryk, fx et synsindtryk af en bil, et (høre)indtryk af kimen for ørene, af kropslige eller emotionelle indtryk o.s.v. Herudover kan vi tænke på, klassificere eller begrebsmæssigt indordne det vi har indtryk af. I det sidste tilfælde perciperer vi eller ser bilen etc. (jvf. Ryle, 1949), hvilket indebærer at vi er opmærksomme på det, vi har et indtryk af. Ser vi ud over en forsamling efter en bestemt person, som faktisk er tilstede, så har vi under normale omstændigheder et synsindtryk af personen, mens vi leder efter ham. Først i det øjeblik vi får 'øje på' personen ser eller perciperer vi ham.

Sondringen deler med andre ord mentale processer op i to store kategorier. På den ene side er der den information vi registrerer gennem vore kropslige sanser, altså resultatet af de mere eller mindre *datadrevne* eller *automatiske* sensoriske processer. Den anden side omfatter de begreber og tanker vi gør os. Begreber kan omhandle det, som vi har sanseindtryk af, men de kan også som noget særligt omhandle andre begreber.

I størsteparten af moderne kognitionspsykologi findes lignende sondringer. Som eksempel kan nævnes Marr (1982), hvor sensoriske processer, der opererer nedefra og op (bottom-up), frembringer og opererer på en *primal sketch* (et todimensionalt (2D) synsindtryk). Dette giver som resultat en *2½D sketch* (et ufuldstændigt 3D synsindtryk). Først herefter genkendes de objekter, der er repræsenteret i de sensoriske repræsentationer, ved sammenligning med repræsentationer i hukommelsen.

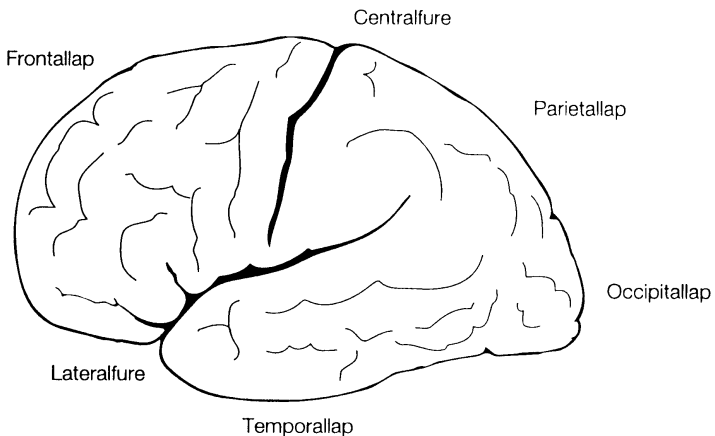
## Kortikal processing af visuel information

Inden for neurologien og neurobiologien har synspunkterne delt sig mellem på den ene side et lokaliseringsdomineret synspunkt, hvorefter selv de mindste evner kunne placeres i bestemte hjernestrukturer, og et helhedsorienteret synspunkt, hvorefter hjernen skulle fungere som en integreret helhed (se fx Zeki, 1993; og for en grundig introduktion på dansk, Gade, 1997).

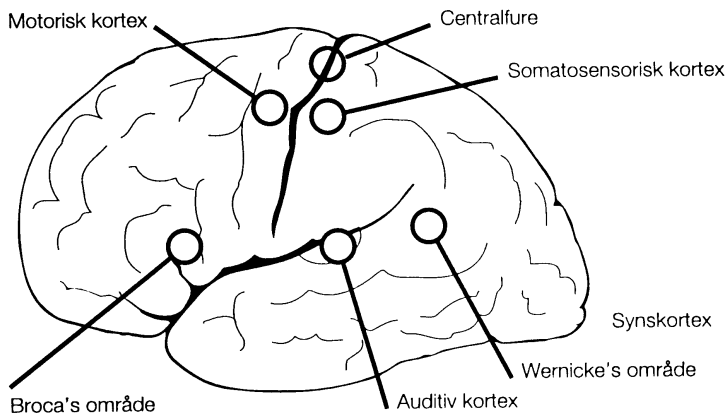
Især med Lashleys (1929) studier over indlæringsreduktion hos rotter som funktion af omfanget og lokaliseringen af læsioner i hjernevævet fandt ideen om ækvipotentialitet vid udbredelse inden for psykologien. Lashley tolkede sine fund som udtryk for, at lokaliseringen af en læsion var mindre afgørende, idet forskellige dele af hjernen kunne træde i stedet for hinanden (var ækvipotentielle).

Lashleys synspunkter var bekvemme for behaviorismen og for det senere informations-behandlingsparadigme, idet de kan bruges til at begrunde en formodning om, at mennesker i det store hele formes gennem indlæring eller kan opfattes som generelt programmérbare informations-behandlingssystemer.

På baggrund af moderne neurobiologisk og neuropsykologisk forskning må ideen om ækvipotentialitet imidlertid afvises som en naiv alt for vidtgående generalisering. Alle forskningsresultater peger i modsat retning: mod en meget raffineret funktionel arkitektur og en svimlende kompleksitet, der på en måde man endnu kun dårligt forstår samtidig er forenelig med en betydelig plasticitet.



Figur 1. **Hjernelapper.** Yderside af venstre hjernehalvdel med angivelse af den store *centralfure*, som adskiller frontallap og parietallap, og *lateralfuren*, som adskiller temporallap fra frontal- og parietallap. [Fra Gade, 1997]

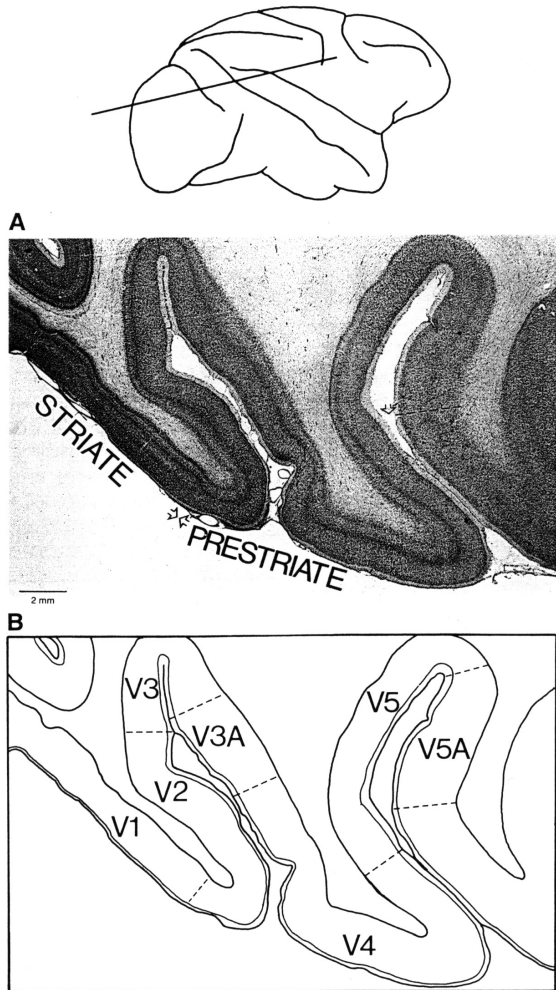


Figur 2. Skematisk tegning af yderside af venstre halvdel af storhjerne. Frontallappen er til venstre, occipitallappen til højre. Synskorteks er gemt i en dyb fold på indersiden, og hele storhjerne fremtræder mere foldet end det fremgår af tegningen. [Fra Gade, 1997]

Figur 1 viser en skematisk menneskehjerne med en markering af et par af de væsentligste anatomiske kendetegn samt de store lapper, og figur 2 viser den omtrentlige lokalisation af nogle af de vigtigste funktionelt definerede områder.

Det mest velbelyste enkeltområde inden for neurobiologien og inden for kognitionspsykologien er synet. Forskningen har af mange grunde ikke været koordineret, så medens der inden for kognitionspsykologien er samlet meget stor viden om den visuelle informationsbehandling hos mennesket, så er den neurobiologiske viden om synet i meget høj grad baseret på studier af primater, især makakaber.

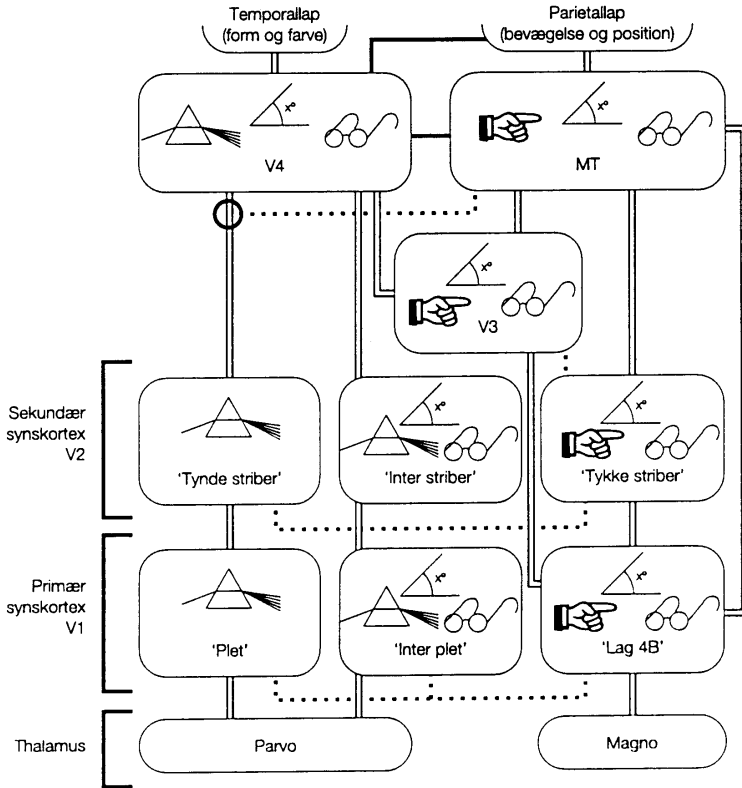
Figur 3 viser synsområderne hos makakaben, fra V1 til V5a (V står visual), men en mere detaljeret kortlægning afslører mere end 30 forskellige synsområder. Områderne er defineret ved en kombination af data fra vævstypanalyse og neurofysiologiske forsøg, og det er i vid udstrækning lykkedes at påvise homologe synsområder i menneskets hjerne.



Figur 3.  
**Synsområde V1 til V5A** i et horisontalt tværsnit af makabens nakkelap.  
 [Fra Zeki, 1990]

Figur 4 viser den funktionelle arkitektur eller arbejdsdelingen mellem forskellige synsområder i hjernen. Hvad angår primater er den skitserede arkitektur for synssystemet ganske velkonsolideret. For menneskets vedkommende har de sidste knap 10 års studier med *positron emissionstomografi* (PET) og *funktionel magnetisk resonans-skanning* (fMRI) dokumenteret en tilsvarende funktionel arkitektur hos os.

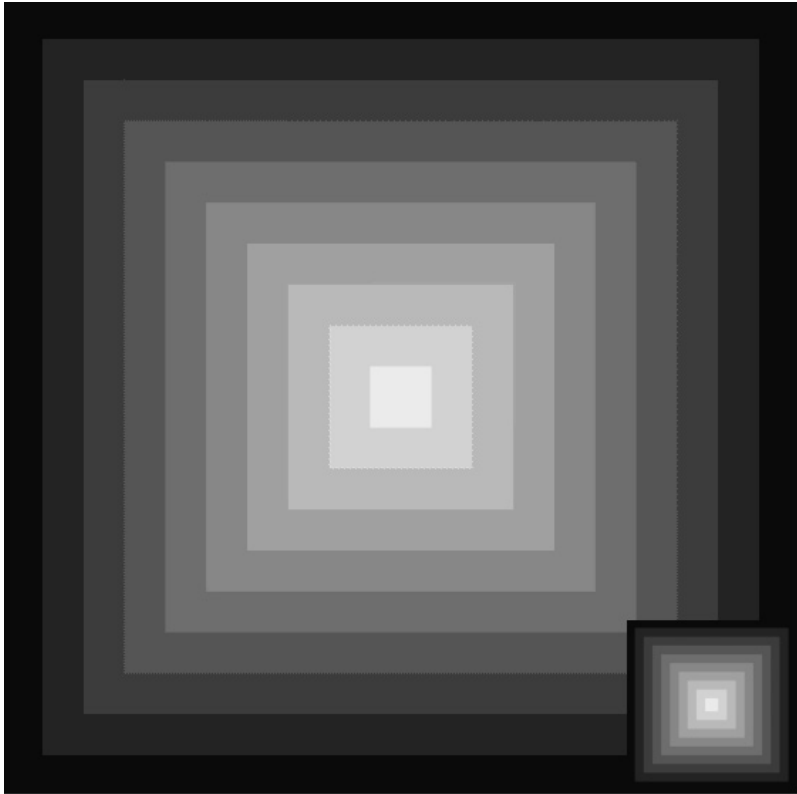
Studier af såvel dyr som patienter med hjerneskade har også demonstreret en mere global opdeling af processeringsruterne for visuel information. Den såkaldte dorsale strøm går mod parietallappen, og den såkaldte ventrale strøm går mod temporallappen (se senere).



Figur 4. **Seriel og parallel informations-behandling i det visuelle system.** Skematisk diagram af anatomiske forbindelser og stimulus-selektivitet i abens visuelle system til og med V4 og V5/MT. I thalamus er der en opdeling i lag med store (Magno) og små (Parvo) celler, som har forskellige egenskaber, så det fx kun er parvoceller som fører information om bølgelængde ('farve'). I primær og sekundær synskortex er der opdeling i søjler og celledag ('pletter' og 'striber') hvor den delvise informationsopdeling opretholdes. MT (V5, 'bevægelsesmodulet') sender information videre til parietallappen, og V4 ('farve- og formmodulet') sender information videre til temporallappen. Dobbeltlinier = de mest markante forbindelser. Enkeltlinier = numerisk svagere forbindelser. Stiplede linier = Forbindelser som kræver bekræftelse. Alle viste forbindelser går begge veje, og nogle mindre forbindelser er ikke medtaget. **Ikoner:** prisme = neuroner med selektivitet for bølgelængde; vinkel = orienteringsselektivitet; briller = selektivitet for binokulære dybdecues; pegende hånd = selektivitet for bevægelsesretning. [Fra Gade, 1997 (efter DeYoe & Van Essen)]

## Beregning af synsindtryk

Vore synsindtryk er et resultat af visuelle beregninger. I den såkaldte pyramideillusion (figur 5) har vi et synsindtryk af et diagonalt stående lidt lysende kors. En nærmere ransagning af figuren vil afsløre, at det lysende kors er en illusion, og at hvert trin i pyramiden har nøjagtig samme lys-hed.



Figur 5. **Pyramideillusionen.** De to pyramider er afbildet i forskellig skala, men er ellers ens. Hvert trin i pyramiderne har samme gråtoneværdi, alligevel ser det ud som om pyramiderne indeholder et diagonalt stillet, noget lysere kors. Illusionen forårsages af visuelle beregninger i synsbanerne og synes ofte mere iøjnefaldende på den lille pyramide.

Man kan konstruere et kamera, der er udsat for samme illusion, ved at lade hver lysfølsom celle i kameraet 'kigge' på en lille cirkelformet del af synsfeltet, således at input fra centrum forstærkes kraftigt, mens input fra en cirkulær bræmme uden om centrum dæmpes med afstanden og der

yderst er en ring, hvor input direkte hæmmes. Såfremt cellerne i kameraet overlapper hinanden delvist, vil kameraets output danne en repræsentation, hvori det lysende diagonale kors er stærkt fremhævet nøjagtig på samme måde, som det er tilfældet med vores synsindtryk. Ved den visuelle processering af stimuli modulerer vort synssystem det visuelle input med de beskrevne overlappende 'mexicanske hatte' på samme måde som det skitserede videokamera i et lag af neuroner i nethinden. De visuelle beregninger, der foretages på kortikalt niveau, fra område V1 og frem, er langt mere komplekse.

Omkring 90% af synsfibrene ender i område V1, der virker som en port eller et filter, der leverer signaler videre til V2 og V3, som formodes at være specialiseret til bl.a. formperception (Zeki, 1992). V1/V2 er forbundet med V4, der håndterer farveberegninger, herunder antagelig farvekonstans, samt V5 (eller MT), der er specialiseret til analyse af visuel bevægelse. Det billede af den funktionelle arkitektur, der er opnået gennem læsionsstudier og især måling af den elektriske aktivitet i enkeltneuroner i visuel cortex i dyreforsøg (Hubel, 1988; Zeki, 1993; van Essen & DeYoe, 1995) har som nævnt fundet støtte i studier af hjerneaktivering hos mennesker. Alligevel må man nok sige, at der indtil videre kun foreligger en relativt begrænset forståelse af behandlingen af visuelle signaler i synsområderne. Bl.a. komplicerer det tingene en hel del, at områder der modtager input, stort set altid kobler signaler tilbage til de områder, de modtager fra, uden at funktionen af denne tilbagekoblingsmekanisme er forstået.

## Forstyrrelser i beregningen af synsindtryk

Den udtalte funktionelle specialisering i synskortex giver anledning til det såkaldte *sammenbindingsproblem* ('the binding problem'). Det vedrører spørgsmålet om, hvorledes de forskellige begivenheder i synsfeltet opleves med form, farve og bevægelse, som jo skilles ad under synsprocesseringen. Hvis mange objekter i mange forskellige farver bevæger sig, så må det være et problem for hjernen at holde rede på hvilke former, farver og bevægelser, der hører sammen. Sammenbindingsproblemet er ikke løst, men et ofte fremsat løsningsforslag går ud på, at egenskaber, der hører til samme objekt, aktiveres på samme tid (synkront) i hjernen (Singer, 1996).

Hvorledes ændres synsindtryk som følge af læsioner i et af de funktionelt specialiserede undersystemer? Zeki (1990, 1993) har beskrevet cerebral akromatopsi eller farveblindhed, der forekommer i forbindelse med læsion i områder i hjernen, der inkluderer synsområde V4. Synsindtrykket beskrives som farveløst med grålige eller grumsede farvetoner, med en tendens til at den synsoplevede verden fremtræder grå, farveløs og trist (se også Sacks, 1995).



Det tilsvarende tab af bevægelsesopfattelse, der kaldes akinetopsi er uhyre sjældent, og der er kun én virkeligt veldokumenteret beskrivelse i litteraturen (Zihl et al., 1983). Denne patient havde store bilaterale læsioner, der omfattede synsområde MT/V5. Sammenhængen med læsion af MT/V5 er senere dokumenteret ved mere afgrænsede unilaterale læsioner, som giver mere subtile defekter i bevægelsesopfattelsen.

Langt hyppigere forekommer der delvise bortfald af synsindtrykket ved læsioner i synsområde V1, som især optræder efter blodpropper. V1 er retinotopisk organiseret, og læsion her medfører derfor blindhed i eller bortfald af synsindtrykket for bestemte dele af synsfeltet. Som nævnt er det imidlertid ikke al visuel information, der går til de kortikale områder via V1. Specielt synes der at være en rute til synsområde V5 uden om V1. Barbur et al. (1993) har således beskrevet en patient med læsion i V1, men med intakt bevægelsesområde (V5) og synsindtryk af bevægelse i det 'blinde' område.

De foreløbige resultater giver os ikke noget helt entydigt svar på de nødvendige og tilstrækkelige betingelser for at have fuldgyldige synsindtryk. Den viden der foreligger synes at kunne give os nogenlunde præcise, men dog stadigvæk kun delvise svar.

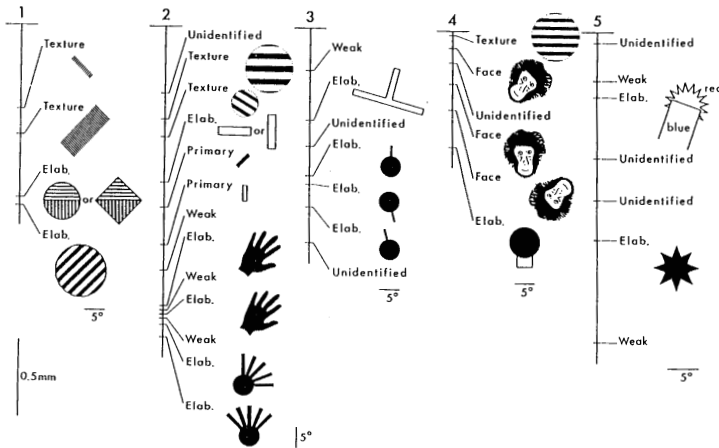
I det følgende vil vi belyse to andre aspekter ved bevidsthedslivet. For det første om man kan være blind og alligevel se i den forstand, at man ved hjælp af synet kan erkende, at et bestemt objekt må foreligge i synsfeltet, selv om man ikke 'ser' det. For det andet om man kan have klare og velartikulerede synsindtryk af objekter, der normalt kan erkendes umiddelbart som fx ansigter og redskaber, uden at det er muligt at genkende dem.

## Blindsyn

Ved beskadigelser i synsområde V1 dannes der ikke oplevede synsindtryk af de korresponderende dele af synsfeltet. Hvis man præsenterer bogstaver eller tal i de blinde områder og beder patienter om at sige hvad de ser, afviser de opgaven som meningsløs. De kan jo ikke se noget som helst. Men går man videre og får dem til at prøve alligevel ved blot at gætte, overstiger sandsynligheden for korrekte svar langt, hvad man skulle forvente ved gæt. Larry Weiskrantz (1986) har med den her uformelt beskrevne metodik vist, at mennesker kan udnytte visuel information, der ikke foreligger for dem som synsindtryk af form, farve mv., til at fælde visuelle domme. Denne evne, *blindsyn*, virker ved første øjekast dybt overraskende. Den er antagelig baseret på de ca 10 % af fibrene i synsbanerne, der fra relæstationerne i thalamus ikke går til synsområde V1, men til 'satellitområder' i visuel kortex (nok især område V5). Blindsyn og andre lignende fænomener er tidligere beskrevet i Psyke & Logos (Udesen & Gade, 1995).

## Visuel agnosi (tab af visuel genkendelse)

Den japanske neurobiolog Tanaka har i en række neurofysiologiske studier (fx 1993) af aber undersøgt celler i temporallappen. Han interesserede sig for at finde celler, som var specialiseret for bestemte konfigurationer af visuelle stimuli. Hvad han fandt var, at store områder af den nederste del af temporallappen (inferotemporal cortex) tilsyneladende indeholder 'ikonbiblioteker' af den type, der er vist i figur 6.



Figur 6. **Ikonbibliotek i nedre temporallap på makakabe.** Figuren bygger på målinger af enkeltneuroner i fem forskellige områder af temporallappen. Neuronerne er delvist ordnet i søjler vinkelret på overfladen af hjernebarken, og søjlerne synes at indeholde celler, der reagerer maksimalt på visuelle stimuli, der ligner hinanden. Nervecellerne er som oftest bredt tunet, således at en celle, der reagerer maksimalt på en stimulus også vil respondere (men mindre kraftigt) på en stimulus, der ligner. Elab. betegner neuroner, der reagerer på de viste ikke helt simple stimuli. Primary betegner neuroner, der reagerer på simple stimuli af den angivne type. [Fra Tanaka et al., 1991]

Stimulismønstrene i figur 6 viser nøglestimuli, som er de stimuli, som cellerne responderede kraftigst på. Cellerne i inferotemporal cortex responderer dog også i et vist omfang på påvirkninger, der afviger let fra de pågældende nøglestimuli. Det ses også, at cellerne synes at være delvist ordnede i grupper, der fx responderer kraftigst på grupper af beslægtede stimuli.

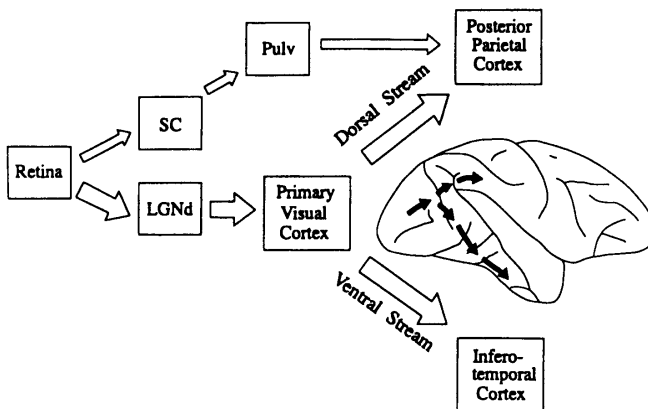
Larsen og Bundesen (1996) har udviklet en genkendelsesmodel, der viser hvorledes neurale netværk i fx inferotemporal cortex kan optrænes til at signalere tilstedeværelsen af en bestemt genstand på grundlag af den samlede aktivitet i flere hundrede (men i princippet antagelig flere tusinde) neuroner, hvis respons er særlig tunet til ikonlignende relativt simple stimulusmønstre.

Hos mennesker fører læsion af inferotemporal kortex ofte til visuel agnosi, der er udtryk for det forhold, at genstande, på trods af at de sanses uden besvær, ikke kan genkendes eller identificeres. Visuel agnosi kan være domænespecifik, fx for ansigter, og kan i sjældne tilfælde også være delvist kategorispecifik. For eksempel er der beskrevet både manglende evne til at genkende levende genstande, men ikke redskaber, og omvendt.

Spørgsmålet om, hvorvidt genkendelse af forskellige typer af genstande såsom ansigter, redskaber, naturlige objekter m.v. er adskilt anatomisk eller er adskilt ved at blive håndteret af forskellige funktionelle systemer i inferotemporal kortex har været genstand for en livlig debat. Damasio et al. (1997) konkluderede på grundlag af en meget omfattende undersøgelse af patienter, at vanskeligheder med at identificere bestemte typer af objekter tilsyneladende er associeret med læsion af afgrænsede områder i inferotemporal kortex og i grænseområdet mellem inferotemporal kortex og occipital kortex.

### Visuomotorisk styring

Ungerleider og Mishkin (1982) fremsatte den tese, at synssystemet kan opdeles i en såkaldt dorsal og en såkaldt ventral strøm (figur 7). Den ventrale (*knowing what*) rute går mod inferotemporal kortex, mens den dorsale (*knowing where*) rute fører frem mod motorisk kortex via parietallappen. Ungerleider og Mishkin byggede i det væsentlige deres opfattelse på dyrestudier, men de to ruter kan også dokumenteres hos mennesker. Det skete først i patientstudier og dernæst i PET-studier (Haxby et al., 1991).



Figur 7. Oversigt over **dorsale og ventrale informations-behandlingsruter**.

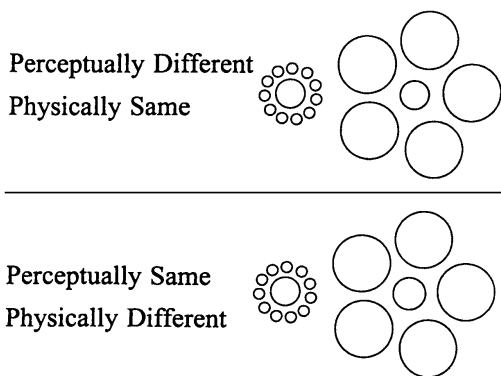
SC = Colliculus Superior, LGN = Nucleus Geniculatum Laterale, Pulv = Pulvinar, Primary Visual Cortex = V1/Striat kortex. [Fra Milner & Goodale, 1995]

Haxby et al. benyttede det såkaldte *match-to-sample* paradigme, der er meget anvendt i undersøgelser af primaters perception. Paradigmet består i først at vise et stimulusmønster og derefter to mønstre, hvoraf det ene er identisk med det foregående og det andet er nyt. Forsøgsdyret (forsøgspersonen) har til opgave at udpege den stimulus, der er identisk med den forud viste. Opgaven kan gøres vanskeligere ved, at der går lang tid eller er mange stimulusekspositioner mellem sample og match stimuli. Opgaven kan også gøres vanskeligere ved at den iøvrigt identiske stimulus afviger fra den første på systematisk vis.

Haxby et al. brugte i en del af eksperimentet et fotografi af et menneske, der i matchsituationen blev sammenlignet med et fotografi af samme person set fra en anden vinkel og en ny person. PET-resultaterne viste at denne form for visuel identifikation blev udført ved rekruttering af neurale strukturer i den ventrale strøm til inferotemporal cortex.

I den anden match-to-sample opgave blev der vist en lille lysende prik på en bestemt position i et kvadrat, hvis ene side var markeret med dobbeltstriber. Matchstimuli bestod her af kvadrater med en enkelt dobbeltstribet side, der var drejet i forhold til sample stimulus, og hvor det lysende punkt i et af kvadraterne var placeret i en let forskudt position. Priklokalisationsopgaven udløste en helt anden hjerneaktivering, der omfattede strukturer fra occipitallappen og hen over parietallappen mod motorisk cortex, fuldstændig i overensstemmelse med teorien om de to kortikale visuelle processeringsruer.

Milner og Goodale (1995) har i en monografi *The Visual Brain in Action* argumenteret for, at den dorsale processeringsrute næppe har så meget at gøre med stedbestemmelse som med beregning af information til at understøtte bevægelser (fx navigation og det at række ud efter noget) i det visuelle rum. Synspunktet forekommer plausibelt og støttes bl.a. af nogle demonstrationer, der baserer sig på Titchener-illusionen (figur 8).



Figur 8. **Titchener-illusionen.** I den øverste figur er de centrale cirkler af samme størrelse, mens de i den nederste figur er af forskellig størrelse. [Fra Milner & Goodale, 1995]

Titchener-illusionen viser at vor perception er kontekstbestemt. Det øverste panel i figur 8 viser to lige store cirkler, der er omgivet af en mængde små, respektivt store cirkler. Den cirkel, der er omgivet af store cirkler ser ud som om den er mindre end cirklen, der er omgivet af små cirkler. Illusionseffekten er illustreret i det nederste panel i figur 8, hvor størrelsen af den ene af de indkransede cirkler er ændret, så de to cirkler ser lige store ud.

Goodale og Milner udarbejdede en taktile version af Titcheners illusion. De erstattede i den taktile udgave cirklerne med små cylindre, og deres forsøgspersoner havde til opgave at række ud og gribe om en af de indkransede cylindre. Ved at måle afstanden mellem pege- og tommelfinger, når gribebevægelsen påbegyndtes, kunne Goodale og Milner afgøre om det visuo-motoriske system også er offer for Titchener-illusionen. De fandt, at dette ikke er tilfældet.

Dette er således endnu et eksempel på, at specialiserede moduler i hjernen ikke altid 'har viden' om, hvad andre moduler foretager sig.

Milner og Goodales synspunkt støttes også af undersøgelser af patienter med visuel agnosi. Hvis sådanne patienter skal række efter en genstand for at gribe om den med hånden, danner de korrekte bevægelser og håndstillinger svarende til genstandens facon og funktion, selv om de ikke kan genkende den pågældende genstand.

Det er derfor rimeligt at antage, at den meget effektive visuelle beregning af objekters *affordance* (den 'umiddelbart' perciperede tjenlighedsbestemmelse eller funktionalværdi, jvf. Gibson, 1966) enten sker i, eller meget stærkt involverer, den dorsale processeringsrute.

## Arbejdshukommelse og opmærksomhedskontrol

Vores evne til at bearbejde information er begrænset. I en klassisk artikel: *The magical number seven, plus or minus two* argumenterede George Miller (1956) for, at vi kan holde omkring syv ting i hovedet (dvs. i korttidshukommelsen). Millers artikel gav anledning til en omfattende udforskning af korttidshukommelsen. I dag taler man som regel om et arbejdslager eller en arbejdshukommelse, der kan indeholde 3-4 tanker eller 'items'.

Arbejdshukommelsen assisteres af to hjælpesystemer. Det ene er en 'fonologisk sløjfe' (phonological loop) med en kapacitet på den mængde tal, bogstaver (eller generelt: 'items'), man kan sige for sig selv i løbet af et par sekunder (typisk 5-8). Det andet er en såkaldt 'visuel skitseblok', der virker som en buffer med transformérbare visuelle forestillingsbilleder (Baddeley, 1986; se også Kosslyn, 1980; 1994; Larsen, 1997).

Studiet af arbejdshukommelse og tilhørende hjælpesystemer lader sig i praksis dårligt adskille fra studiet af opmærksomhed, der i det væsentlige drejer sig om vore muligheder for at kontrollere, hvad der finder vej

til arbejdshukommelsen. Selektion og kontrol af de handlinger, vi udfører, hører dog også med til opmærksomhed.

Man kan ikke sige, at detaljerne i kognitionspsykologiens forståelse af arbejdshukommelse, opmærksomhedskontrol, handlingsselektion, specielt selektion af sproghandlinger, er på plads. (Men se Bundesen (1990) for en omfattende teori om visuel opmærksomhed). Vor viden om de neurale strukturer, der er involveret, er også usikker og mangelfuld, men det er et meget aktivt forskningsområde, og der begynder at tegne sig et generelt billede (se fx Gade, 1997, Kosslyn, 1994; Kosslyn & Koenig, 1992; Posner, 1995). Frontallapperne synes at indeholde en række undermoduler, hvoraf mindst et, men ofte flere er involveret ved opgaver, der kræver opmærksomhedsmæssig kontrol af materiale, der finder vej til arbejdshukommelsen eller som vi søger at fastholde i arbejdshukommelsen. (Andre aspekter af opmærksomhed involverer også områder i højre parietallap).

Patricia Goldman-Rakic (1987, 1996) har fået stor betydning for forståelsen af arbejdshukommelse. Hun har især arbejdet med forsøg over såkaldt forsinket reaktion (delayed response). Opgaven går i sin klassiske form ud på, at et forsøgsdyr (fx en abe) iagttager et fødeemne blive placeret i en af to foderskåle, som herefter skjules af en skærm. Forsøgslederen har mulighed for at flytte rundt på foderskålene bag skærmen og kan således, gennem dyrets senere valg af foderskål under kontrollerede omstændigheder, få et skøn over, hvor længe forsøgsdyret kan fastholde placeringen af fødeemnet i arbejdshukommelsen.

Der er gennemført talrige undersøgelser med forskellige varianter af denne opgave. Den korrekte løsning synes altid at afhænge kritisk af, om præfrontal cortex er intakt. I Goldman-Rakic' formulering er arbejdshukommelsens frontale komponent forskellig efter typen af det materiale, som holdes i arbejdshukommelsen. Hun synes også at mene at informationen i arbejdshukommelsen er direkte repræsenteret i den frontale komponent, som i andre formuleringer er modalitetsuafhængig.

Stroop-testen kan betragtes som en form for prototype på opgaver, der kræver opmærksomhedskontrol. Testen består af farvenavne som *rød*, *grøn*, *blå* ...., der er trykt med farvet blæk, der også kan være rødt, grønt etc. Opgaven går ud på at benævne farven, uden hensyn til det trykte farvenavn. Hvis de to ikke svarer til hinanden, er der betydelig interferens i form af forlængede reaktionstider og evt. fejl. Vi har åbenbart så svært ved at se på et ord uden at læse det, at det interfererer med instruktionen om blot at rapportere farven på tryksvarten.

Mens normale forsøgspersoner har lidt besvær med Stroop-testen, har mange patienter med frontallapsskade helt ekstraordinært store vanskeligheder med at gennemføre testen og undertrykke den automatiserede læsespons. Den bruges da også i den neuropsykologiske klinik som 'frontallapsprøve'. Svarende hertil har PET-studier under løsning af

Stroop-opgaven (Pardo et al., 1990; Carter et al., 1995; Taylor et al., 1994) vist en markant aktivering i et område medialt i frontallappen (Brodmanns område 32 eller gyrus cingularis anterior).

Det er uafklaret om den centrale del af arbejdshukommelsen er modalitetsuafhængig. Derimod er der ikke tvivl om, at de associerede slavesystemer, den fonologiske sløjfe og den visuelle skitseblok, er modalitets-specifikke. I et interessant studie af Schumacher et al. (1995) bestod den centrale opgave i at holde rede på en strøm af enkeltvist præsenterede bogstaver. Under ét sæt af betingelser blev bogstaverne præsenteret et efter et på en skærm og under et andet sæt af betingelser blev de præsenteret auditivt. Hvert bogstav blev eksponeret i omkring 500 msek. og intervallet mellem bogstaverne var 2500 msek. Opgaven for forsøgspersonerne var den såkaldte *3-baglæns* opgave, der går ud på at svare 'ja' til en præsenteret stimulus, hvis den er identisk med den tredje forudgående stimulus. I modsat fald er svaret 'nej'. Opgaven er ikke helt let, idet den kræver, at forsøgspersonen til hver en tid skal fastholde både serieposition og identiteten af de forudgående tre stimuli.

Uanset stimuluspræsentationsmåden fandt Schumacher et al. forøget aktivitet i en del af parietallappen i god overensstemmelse med en række andre studier over opmærksomhedskontrol (se fx Posner, 1995). Herudover var gyrus cingularis anterior involveret ligesom i Stroop-testen. Endelig var der også forøget aktivitet i Brocas område (jvf. figur 2) i overensstemmelse med en formodning om, at både visuelle og auditive stimuli omkodes til artikulatorisk form og fastholdes i korttidshukommelsen ved at blive repeteret i den fonologiske sløjfe.

Aktiveringen af Brocas område, som er et centralt område for tale – her antagelig blot indre tale, støtter i høj grad Baddeleys (1986) og andres formodning om, at visuelt materiale, der skal holdes og bearbejdes i korttidshukommelsen, underkastes en fonologisk omkodning.

## Konklusion

Den moderne empirisk baserede tværvideenskabelige udforskning af hjerne og kognition bygger på den neurobiologiske kortlægning af hjernens funktionelle anatomi og på kognitionspsykologiens modellering af indre mentale processer og repræsentationer. Det langsigtede mål er at gøre systematisk rede for, hvorledes mentale repræsentationer (hukommelse, forestillingsbilleder, sprog) og processer realiseres i hjernevævet. Det mål er, som det forhåbentlig fremgår, rykket lidt nærmere. Samtidig forekommer det i høj grad sandsynligt, at der allerede med de nuværende metoder og teknikker er meget store muligheder for at udvide vores forståelse i væsentlig grad.

Vi har ikke sagt noget om de virkelig svære spørgsmål, fx hvordan det kan gå til, at der i den relativt almindelige samling af atomer og molekyl-

ler, som vi består af, kan opstå smerte, selvbevidsthed, tvivl, synsindtryk etc. Det kan måske være tilløkkende at kaste sig ud i spekulationer herover, men efter vor opfattelse er det ikke muligt at sige noget rigtigt klart ud fra vores nuværende viden. Som antydnet i indledningen betragter vi spørgsmål af denne type som empiriske spørgsmål. Vort bedste gæt er derfor, at hvis der overhovedet kan findes fyldestgørende svar, så vil de bygge på resultatet af de forenede anstrengelser inden for de discipliner, som man i dag sammenfatter under betegnelsen kognitiv neurovidenskab.

## REFERENCER

- BARBUR, J.L., WATSON, J.D.G., FRACKOWIAK, R.S.J., & ZEKI, S. (1993): Conscious visual perception without V1. *Brain*, 116, 1293-1302.
- BADDELEY, A. (1986): *Working memory*. Oxford: Clarendon Press.
- BADDELEY, A. (1990): *Human memory: Theory and practice*. London: Erlbaum.
- BUNDESEN, C. (1974): *Om sansning og perception*. København: Psykologisk Laboratorium.
- BUNDESEN, C. (1990): A theory of visual attention. *Psychological Review*, 97, 523-547.
- CARTER, C.S., MINTUN, M., & COHEN, J.D. (1995): Interference and facilitation effects during selective attention: An H<sub>2</sub>150 PET study of stroop task performance. *NeuroImage*, 2, 264-272.
- GADE, A. (1997): *Hjerneprocesser: Kognition og neurovidenskab*. København: Frydenlund Grafisk.
- GIBSON, J.J. (1966): *The senses considered as perceptual systems*. Boston, MA: Houghton-Mifflin.
- GOLDMAN-RAKIC, P.S. (1987): Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representational memory. I F. Plum & V.B. Mountcastle (Red.), *Handbook of physiology: The nervous system, Vol.5*. Baltimore: Williams & Wilkins.
- GOLDMAN-RAKIC, P.S. (1996): The prefrontal landscape: implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 351, 1445-1453.
- HAXBY, J.V., GRADY, C.L., HORWITZ, B., UNGERLEIDER, L.G., MISHKIN, M., CARSON, R.E., HERSCOVITCH, P., SCHAPIRO, M.B., & RAPOPORT, S.I. (1991): Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 88, 1621-1625.
- HEGEL, G.F.W. (1967): *Åndens fenomenologi (i utval)*: Oslo: Pax.
- HUBEL, D.H. (1988): *Eye, Brain, and Vision*. New York: Scientific American Library.
- KOSSLYN, S.M. (1980): *Image and mind*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- KOSSLYN, S.M. (1994): *Image and brain. The resolution of the imagery debate*. Cambridge, MA: MIT Press.
- KOSSLYN, S.M., & KOENING, O. (1992): *Wet mind: The new cognitive neuroscience*. New York: Free Press.
- LARSEN, A. (1997): Levende billeder: Om dannelse og omdannelse af forestillingsbilleder i hjernen. *Psyke & Logos*, 18, 21-38.



- LARSEN, A., & BUNDESEN, C. (1996): A template-matching pandemonium recognizes unconstrained handwritten characters with high accuracy. *Memory and Cognition*, 24, 136-143.
- LASHLEY, K.S. (1929): *Brain mechanisms and intelligence: A quantitative study of injuries to the brain*. Chicago: University of Chicago Press.
- MARR, D. (1982): *Vision*. San Francisco: Freeman.
- MILLER, G.A. (1956): The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63, 81-97.
- MILNER, D.A., & GOODALE, M.A. (1995): *The Visual Brain in Action*. Oxford: Oxford University Press.
- PARDO, J.V., PARDO, P.J., JANER, K.W., & RAICHLE, M.E. (1990): The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87, 256-259.
- POSNER, M.I. (1995): Attention in cognitive neuroscience: An overview. I M.S. Gazzaniga (Red.), *The cognitive neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- RUBINSTEIN, S.L. (1972): *Sein und Bewusstsein*. Berlin: Akademie – Verlag.
- RYLE, G. (1949): *The concept of mind*. Harmondsworth: Penguin Books.
- SACKS, O. (1995): *An anthropologist on Mars*. New York: Alfred Knopf.
- SCHUMACHER, I.H., LAUBER, E., AWH, E., JONIDES, J., SMITH, E.E., & KOPPE, R.A. (1996): PET evidence for an amodal verbal working memory system. *NeuroImage*, 3, 79-88.
- SINGER, W. (1996): Neuronal synchronization: A solution to the binding problem? I R. Llinás & P.S. Churchland (Red.), *The mind-brain continuum: Sensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press.
- TANAKA, K. (1993): Neuronal mechanisms of object recognition. *Science*, 262, 685-688.
- TANAKA, K., SAITO, H.-A., FUKADA, Y., & MORYA. (1991): Coding visual images of object in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 66, 170-189.
- TAYLOR, S.F., KORNBLLUM, S., MINOSHIMA, S., OLIVER, L.M., & KOEPPE, R.A. (1994): Changes in medial cortical blood flow with a stimulus-response compatibility task. *Neuropsychologia*, 32, 249-255.
- TIPPLER, F. (1994): *The physics of immortality: Modern cosmology, God and the resurrection of the dead*. London: Macmillan.
- TRANEKJÆR RASMUSSEN, E. (1956): *Bevidsthedsliv og erkendelse. Nogle psykologisk-erkendelsesteoretiske betragtninger*. København: Munksgaard.
- TRANEL, D., DAMASIO, H., & DAMASIO, A.R. (1997): A neural basis for the retrieval of conceptual knowledge. *Neuropsychologia*, 35, 1319-1327.
- UDESEN, H., & GADE, A. (1995): Hjerneskader og bevidsthed. *Psyke & Logos*, 16, 474-507.
- UNGERLEIDER, L.G., & MISHKIN, M. (1982): Two cortical visual systems. I D.J. Ingle, M.A. Goodale, & R.J.W. Mansfield (Red.), *Analysis of visual behavior*. Cambridge, MA: MIT Press.
- VAN ESSEN, D.C., & DeYOE, E.A. (1995): Concurrent processing in the primate visual cortex. I M.S. Gazzaniga (Red.), *The cognitive neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- WEISKRANTZ, L. (1986): *Blindsight: A case study and implications*. Oxford: Oxford University Press.
- ZEKI, S. (1990): Colour vision and functional specialization in the visual cortex. *Discussions in Neuroscience*, 6, 11-64.
- ZEKI, S. (1993): *A vision of the brain*. Oxford: Blackwell.
- ZIHL, J., VON CRAMON, D., & MAI, N. (1983): Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 106, 313-340.