

De oorsprong van menselijke cognitie

Citation for published version (APA):

van Duijn, M. (2014). De oorsprong van menselijke cognitie. In C. Wildevuur, J. Dibbets, & G. J. ten Duis (Eds.), *Beeldende kunstbeleving: een biocognitief spectrum* (pp. 13-37). University of Groningen.

Document status and date:

Published: 01/11/2014

Document Version:

Publisher's PDF, also known as Version of record

Please check the document version of this publication:

- A submitted manuscript is the version of the article upon submission and before peer-review. There can be important differences between the submitted version and the official published version of record. People interested in the research are advised to contact the author for the final version of the publication, or visit the DOI to the publisher's website.
- The final author version and the galley proof are versions of the publication after peer review.
- The final published version features the final layout of the paper including the volume, issue and page numbers.

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

If the publication is distributed under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license above, please follow below link for the End User Agreement:

<https://www.ou.nl/taverne-agreement>

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at:

pure-support@ou.nl

providing details and we will investigate your claim.

Downloaded from <https://research.ou.nl/> on date: 24 Jan. 2025


Open Universiteit
www.ou.nl



De oorsprong van menselijke cognitie (pre-publication)

Marc van Duijn

Related papers

[Download a PDF Pack](#) of the best related papers 



[THE BIOCOGNITIVE SPECTRUM Biological Cognition as Variations on Sensorimotor Coordinati...](#)

Marc van Duijn

De oorsprong van menselijke cognitie

Marc van Duijn

Inleiding

Het evolutionaire succes van de mens is misschien wel voor het belangrijkste deel te danken aan zijn cognitie. Er is geen andere diersoort met zulke diverse en geavanceerde cognitieve vermogens. In 1871 publiceerde Darwin zijn *The descent of man*, waarin hij stelde dat de verschillen in de mentale vermogens van mensen en andere dieren van graduele en niet van absolute aard zijn zoals vaak werd verondersteld. Recent onderzoek onderschrijft Darwins visie en wijst uit dat cognitieve eigenschappen die lang verondersteld werden uniek menselijk te zijn, zoals zelfbewustzijn, probleemoplossend vermogen, imitatief gedrag en cultuuruitingen, ook bij sommige dieren voorkomen. We mogen in het huidige wetenschappelijk klimaat zelfs spreken van een herwaardering van de cognitieve vermogens van dieren en andere organismen. Neurobiologisch onderzoek demonstreert bijvoorbeeld dat het gedrag van organismen zoals insecten complexer, veelzijdiger en flexibeler is dan lange tijd voor mogelijk werd gehouden en al ruimschoots voldoet aan de meeste standaarddefinities van cognitie (Giurfa & Menzel, 2013). Dit realistischere beeld van de complexiteit van biologische vormen van cognitie vraagt ook om een nieuwe kijk op de oorsprong van menselijke cognitie. In dit hoofdstuk zal ik beargumenteren dat de fylogenetische continuïteit van biologische cognitie tussen verschillende levensvormen veel ouder is dan Darwin ooit voor mogelijk heeft gehouden.

Het lijkt misschien vreemd, gegeven het grote succes van de evolutietheorie in de biologie, maar ruim 140 jaar na de publicatie van Darwins *The descent of man* is er nog steeds geen eenduidige theorie over de evolutie van cognitie. Dit is voor een deel te wijten aan het feit dat de verschillende disciplines die zich met cognitie bezighouden, de cognitieve psychologie, neurowetenschap, de kunstmatige intelligentie, de philosophy of mind en de cognitieve biologie, er altijd grotendeels hun eigen ideeën op nahielden over wat cognitie precies is. Toch is er in de afgelopen twee decennia buitengewoon veel vooruitgang geboekt in de cognitiewetenschappen. Het klassieke cognitivistische perspectief, dat sinds halverwege de jaren vijftig dominant is in de cognitiewetenschappen, stelt dat cognitie draait om symboolmanipulatie en informatie-verwerkingsprocessen in de hersenen. Tegenwoordig wordt deze klassieke aanpak langzaam verdrongen door een meer biologisch plausibele, belichaamde en gesitueerde kijk op cognitie, die stelt dat cognitie zich niet zozeer alleen in de hersenen afspeelt, maar vooral gerealiseerd wordt door de manier waarop organismen hun perceptie en actiemogelijkheden op elkaar afstemmen om op een adequate manier te interacteren met hun omgeving. Er lijkt zelfs een nieuwe synthese binnen de cognitiewetenschappen op handen die een eenduidiger en

fundamentele begrip van cognitie mogelijk maakt en ons dwingt om ons oude begrip van cognitie te herzien.

De term cognitie wordt van oudsher voornamelijk geassocieerd met zaken die behoorlijke hersengymnastiek vergen, zoals schaken, wiskundige stellingen oplossen of het componeren van een muziekstuk. Cognitie is dan een begrip dat typisch menselijke vaardigheden uitdrukt, vaardigheden die absent zijn of slechts in rudimentaire vorm aanwezig zijn bij andere dieren. Door de dominante positie van dit antropocentrische denken over cognitie heeft het concept 'cognitie' dan ook voor de meeste wetenschappers en filosofen sterke connotaties met typisch menselijke vermogens als taal, denken en redeneren. Deze antropocentrische interpretatie van cognitie is zeer invloedrijk in de cognitiewetenschappen. In een recent artikel stelt Frans de Waal (2010, p. 201) dat er in de wetenschap met betrekking tot cognitie nog steeds vaak impliciet een Scala Naturae wordt verondersteld: mensen staan qua cognitie bovenaan de evolutionaire ladder en de fylogenetische continuïteit tussen de verschillende levensvormen die we tegenwoordig als vanzelfsprekend veronderstellen in de biologie, verdwijnt vreemd genoeg als sneeuw voor de zon als het om gedrag en cognitie gaat.

Binnen dit antropocentrische, top-down perspectief worden menselijke cognitieve vaardigheden als de maatstaf genomen en wordt er gekeken of, en in hoeverre, andere dieren over deze typisch menselijke vaardigheden beschikken. De Waal merkt op dat er bij dit soort onderzoek vooral wordt gekeken naar wat dieren niet kunnen. Zo'n antropocentrische interpretatie van cognitie roept hierdoor een dichotomie op tussen complexe, typisch menselijke cognitieve eigenschappen en automatische processen als reflexen en instincten: rigide, aangeboren gedragsroutines die verondersteld worden het gedrag van niet-cognitieve organismen te verklaren. Volgens deze interpretatie is cognitie dan ook een schaars goed in de natuur en zijn cognitieve processen pas relatief laat in de evolutie ontwikkeld. Tot vrij recent focuste het meeste onderzoek naar de evolutie van cognitie zich dan ook vooral op de afgelopen paar miljoen jaar, toen de prefrontale cortex bij vroege mensachtigen zich explosief ontwikkelde en typisch menselijke vormen van cognitie zoals het gebruik van symbolen ten tonele verscheen (Tooby & Cosmides, 2005).

In de biologie en in andere natuurwetenschappen heeft het bottom-up denken juist heel veel succes gehad. Bottom-up benaderingen beginnen bij het onderzoeken van eenvoudige systemen en proberen aan de hand van de kennis die is opgedaan vervolgens de werking van complexere systemen te verklaren. Bottom-up benaderingen zijn ook langzaam in opkomst in de cognitiewetenschappen. Als tegenhanger van de antropocentrische top-down benadering zijn er de afgelopen jaren diverse auteurs geweest die een meer biologisch georiënteerde bottom-up aanpak van cognitie verdedigen. Pamela Lyon (2005) noemt dit de 'biogenische' benadering van cognitie, omdat deze benadering begint te theoretiseren vanuit de biologie, los van de mens en computers zoals lang de standaardbenadering is geweest in de cognitiewetenschappen. Deze benadering probeert niet alleen een biologische kijk op typisch menselijke cognitie te

ontwikkelen, maar ook het begrip cognitie zelf te naturaliseren of te 'biologiseren'. Hierbij wordt ons begrip van wat 'cognitie' precies is vooral afhankelijk gemaakt van empirische verschijnselen in de biologie in plaats van van onze antropocentrische vooroordelen. De filosoof Peter Godfrey-Smith beweert dat natuurlijke cognitie in de eerste plaats geëvolueerd is omdat het organismen helpt zich aan te passen aan complexiteit in hun omgeving. Zijn stelling is dat natuurlijke cognitie het beste als een glijdende schaal kan worden gezien in de natuur, die van zeer complexe menselijke vaardigheden als wiskunde gradueel overgaat in basale biologische processen als metabolisme. De filosoof Evan Thompson (2007) gaat in zijn boek *Mind in Life* zelfs nog een stap verder door cognitie gelijk te schakelen aan het leven zelf. In navolging van de Chileense biologen Maturana en Varela die in de jaren zeventig al zo'n soort visie ontwikkelden, stelt Thompson dat cognitie en het leven zelf sterk met elkaar zijn verweven. De eenvoudigste levensvormen beschikken al over basale adaptieve mechanismen, die zorgen dat ze kunnen reageren en anticiperen op veranderingen in de omgeving.

Hoewel deze verschillende incarnaties van de biogenische benadering van cognitie nog vrij algemeen zijn, en zeker in het geval van Thompson ook mijns inziens terecht weerstand oproepen omdat hij adaptatie en cognitie over één kam scheert, roept de biogenische aanpak tegelijkertijd interessante en fundamentele vragen op: Hoe en waarom zijn elementaire vormen van natuurlijke cognitie geëvolueerd? Wat is de relatie tussen natuurlijke vormen van cognitie en andere vormen van adaptatie? En wat is de relatie tussen elementaire vormen van natuurlijke cognitie en menselijke cognitie?

In dit hoofdstuk zal ik voortbouwen op de biogenische benadering van cognitie en de inzichten uit de belichaamde cognitie en op basis daarvan op zoek gaan naar de fylogenetische oorsprong van menselijke cognitie. Ik maak hierbij gebruik van het begrip biocognitie om uit te drukken dat het hier gaat om primitieve vormen van natuurlijke cognitie die de fylogenetische basis vormen voor de vele verschijningsvormen van menselijke cognitie. Ik zal eerst beargumenteren dat de organisatieprincipes van biocognitie zeer oud zijn en dat de basismechanismen al bij eencelligen voorkomen.

De oorsprong van biocognitie ligt in het vermogen van eencelligen om zich doelgericht voort te bewegen door middel van sensomotorische coördinatie: het adaptief coördineren van waarnemingen (perceptie) en bewegingen (actie). Vervolgens kijken we hoe de evolutie van primitieve zenuwstelsels sensomotorische coördinatiestrategieën op het niveau van meercellige organismen mogelijk maakte. De evolutie van gecentraliseerde hersenen zorgde voor hiërarchisch georganiseerde vormen van sensomotorische coördinatie en maakte daarmee complexere vormen van biocognitie mogelijk. In het laatste gedeelte van dit hoofdstuk ga ik dieper in op hoe het oeroude principe van sensomotorische coördinatie ook aan de basis staat van complexe, menselijke cognitieve vaardigheden als rekenen, taal en sociale cognitie. Sensomotorische coördinatie vormt dus het overkoepelende organisatieprincipe dat ons helpt om de evolutionaire continuïteit van biocognitie te begrijpen, dat in zijn vele verschijningsvormen

wijdverspreid is over de fylogenetisch boom en ook op ontogenetische schaal het fundament vormt voor menselijke cognitie.

De evolutionaire oorsprong van biocognitie

Om te begrijpen welke plaats biocognitie inneemt ten opzichte van andere biologische processen is het zinvol om te kijken naar de evolutie van het leven. Al het leven op aarde wordt gekenmerkt door het vermogen zich aan te passen aan veranderingen in de omgeving. In de biologie noemt men dit fenomeen 'adaptatie'. Adaptatie speelt zich af op verschillende tijdschalen en organisatieniveaus: adaptatie op evolutionaire schaal wordt 'fylogenetische adaptatie' genoemd. Dit fenomeen speelt zich af op populatieniveau: een groep organismen evolueert door mutatie en genetische drift (variatie) geleidelijk nieuwe voordelige kenmerken, die zich vervolgens door middel van natuurlijke selectie door de populatie kunnen verspreiden. De eerste levensvormen evolueerden naar schatting 3,7 miljard jaar geleden. Deze oerorganismen konden zich net als virussen via fylogenetische adaptatie aanpassen aan hun omgeving.

Adaptatie op de tijdschaal en het niveau van een individueel organisme wordt 'ontogenetische adaptatie' genoemd. Een individu past zich hierbij aan bepaalde omgevingsomstandigheden aan. Het is zeer waarschijnlijk dat deze eerste oerorganismen al beschikten over ontogenetische adaptatiemechanismen als 'homeostase'¹. Bij ontogenetische adaptatie kunnen we onderscheid maken tussen een groot aantal verschillende processen die zich voltrekken op verschillende tijdschalen van jaren tot milliseconden: processen zoals ontogenese (de ontwikkeling van embryo tot volwassene) kunnen zich bij de mens voltrekken over het tijdsbestek van vele jaren, terwijl processen als hypertrofie van spieren als reactie op krachttraining en de neuronale processen die ten grondslag liggen aan leergedrag en geheugen zich afspelen op een veel kortere tijdschaal: van dagen en uren tot enkele minuten. Habituatie, een vorm van sensorische adaptatie, bijvoorbeeld het wennen van je ogen aan het donker, speelt zich af op een nog kortere tijdschaal: van minuten tot seconden. Zo zijn er in de loop van de evolutie een groot aantal mechanismen ontstaan die individuele organismen helpen zich aan te passen aan veranderende omstandigheden in hun omgeving.

Een vorm van ontogenetische adaptatie die een belangrijke rol gespeeld kan hebben bij oerorganismen is omgevingsafhankelijke genetische regulatie. Met behulp van eenvoudige sensoren in de vorm van transmembraanproteïnen konden de oerorganismen hun genetische

¹ Homeostase betekent letterlijk 'stabiele toestand'. Alle levensvormen, van bacterie en plant tot mens, hebben het vermogen om een relatief constant intern milieu voor zichzelf te creëren en in stand te houden. Organismen beschikken over een arsenaal aan reguleringsmechanismen die ervoor zorgen dat interne condities als temperatuur, pH-waarde en osmotische- en redoxwaarden relatief constant blijven. Ook als het externe milieu sterke fluctuaties in deze waarden vertoont, moeten organismen deze kunnen opvangen om het metabolisme aan de gang te houden. Homeostatische mechanismen zijn terugkoppelingsmechanismen die werken als een soort thermostaat die door middel van negatieve feedback zorgt dat fluctuaties in omgevingsparameters teniet worden gedaan en een relatief constante interne waarde behouden blijft. Homeostatische controlemechanismen maken het mogelijk voor organismen om te overleven in een bredere range van omgevingscondities (Futuyma, 1998).

expressie en metabolisme afstemmen op omgevingscondities. Een voorbeeld van deze vorm van adaptatie is het lac-operon systeem dat het metabolisme van lactose bij de *Escherichia coli* bacterie reguleert. Dit cluster van genen is normaal gesproken uitgeschakeld, aangezien de bacterie glucose prefereert boven het complexere lactose. Wanneer de bacterie een laag glucose-niveau detecteert in de omgeving en lactose volop aanwezig is, dan wordt het lac-operon systeem gedisinhibeerd, zodat transcriptie en expressie van het lac-operon systeem in gang worden gezet en lactose metabolisme mogelijk wordt (Garrity & Ordal, 1995). Dit soort processen behoren waarschijnlijk tot de primitiefste vormen van ontogenetische adaptatie.

Een cruciale stap in de vroege evolutie van biocognitie is het vermogen tot doelgerichte beweging. Veel evolutionair biologen speculeren dat de eerste organismen sessiele organismen waren, organismen die niet in staat waren zich zelfstandig voort te bewegen. Om doelgerichte beweging mogelijk te maken, moet er vroeg in de evolutie een koppelingsmechanisme zijn ontstaan, die sensoren met een bewegingsapparaat verbond. Volgens sommige biologen is het bewegingsapparaat bij eencelligen in eerste instantie geëvolueerd om ongerichte beweging mogelijk te maken, los van sensorische informatie, een proces dat op zichzelf ook al van overlevingswaarde kan zijn (Wei et al., 2010). Beweging bij hedendaagse prokaryoten² is zelden ongericht. Vroeg in de evolutie van het leven maakte de koppeling tussen sensoren en het bewegingsapparaat het mogelijk voor primitieve eencelligen om zich zelfstandig en doelgericht van locatie A (weinig voedsel) naar locatie B (veel voedsel) te bewegen, een proces dat natuurlijk enorme selectieve voordelen met zich meebrengt. De koppeling tussen waarnemen en bewegen maakte sensomotorische coördinatie mogelijk: een vorm van ontogenetische adaptatie die zorgt voor doelgerichte beweging. Door middel van sensomotorische coördinatie kunnen organismen zelfstandig de externe condities voor hun homeostase en metabolisme optimaliseren. Hierdoor kunnen organismen op zoek gaan naar voedsel en ontsnappen aan lokale beperkingen en gevaren.

Er zijn op het niveau van prokaryoten veel verschillende manieren van doelgericht voortbewegen geëvolueerd, waarvan bij een aantal vormen de precieze werking nog onbekend is (zie: Jarell & McBride, 2008). Veelvoorkomende vormen van doelgericht voortbewegen bij prokaryoten zijn onder andere: (1) zwemmen: door het roteren van een of meerdere flagella, relatief lange zweepachtige structuren, kunnen bacteriën zich snel verplaatsen in een vloeistof; (2) zwermen: een collectief gedrag waarbij bacteriën zich gedragen als een gecoördineerde zwerm insecten en de gehele kolonie zich met behulp van flagella verplaatst over solide oppervlakken, zoals de bodem van een petrischaaltje; (3) glijden over een oppervlakte, wat veelal met behulp van pili (kleine haarachtige structuren) gebeurt; en (4) twitching, wat geschiedt met behulp van het uitstrekken en intrekken van type IV pili, die gebruikt worden als kleine

²Prokaryoten zijn eencellige organismen zonder celkern en gespecialiseerde organellen zoals mitochondriën, in tegenstelling tot eukaryoten. Prokaryoten worden over het algemeen beschouwd als de oudste vormen van leven en worden in evolutionaire taxonomieën opgedeeld in Archaea (oerbacteriën) en bacteriën.

haken waarmee de bacterie zich voorttrekt over een oppervlakte. Een uitvoerig bestudeerde vorm van doelgerichte beweging op het niveau van prokaryoten is chemotaxis, een van de primitiefste vormen van sensomotorische coördinatie (Garrity & Ordal, 1995).

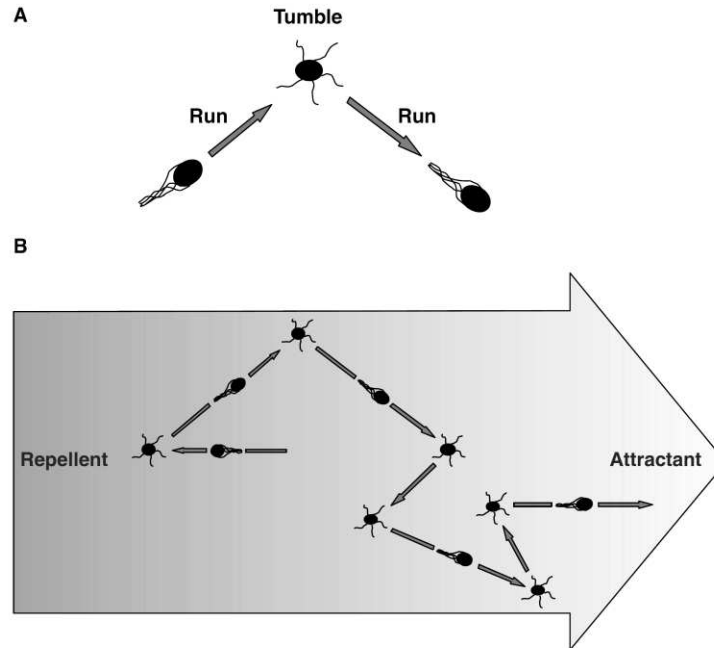
Minimale cognitie: bacteriële chemotaxis

Bacteriële chemotaxis is de eenvoudigste vorm van sensomotorische coördinatie in de natuur en daarmee ook een goed voorbeeld van *minimale cognitie*, de meest elementaire vorm van biocognitie (van Duijn, Keijzer & Franken, 2006). Chemotaxis helpt bacteriën om een optimaal chemisch milieu te vinden door minieme concentratieverschillen van chemicaliën te detecteren en zich langs deze chemische gradiënten voort te bewegen. De meeste bacteriën moeten zich voortbewegen om een chemische gradiënt te kunnen detecteren en maken daarbij gebruik van een primitieve vorm van geheugen die informatie over een periode van een paar seconden kan opslaan, zodat de bacterie temporele verschillen in chemische concentraties kan detecteren.

Het chemotaxis systeem van de *Escherichia coli* bacterie is een van de best bestudeerde systemen in de microbiologie (Sourjik & Wingreen, 2012). Deze ongeveer 2 µm lange bacterie leeft in het darmstelsel van de meeste dieren. De *E. coli* bacterie heeft vijf verschillende soorten receptoren die gevoelig zijn voor verschillende moleculen en vier ervan worden gebruikt voor chemotaxis. Bij chemotaxis beweegt de *E. coli* zich voort door het afwisselen van twee gedragspatronen: zwemmen en tuimelen. Bij het zwemgedrag draaien de vijf à zes flagella tegen de klok in waarbij ze een bundel vormen en de bacterie in een min of meer rechte lijn wordt voortgestuwd. Het zwemgedrag duurt ongeveer één seconde, waarin die bacterie een afstand van ongeveer vijftien maal zijn eigen lichaamslengte overbrugt. Het zwemgedrag wordt afgewisseld met een kort (0.1s) tuimelgedrag waarbij de flagella met de klok mee draaien; de flagella vliegen hierbij uit elkaar waardoor de bacterie van richting verandert en vervolgens een andere, willekeurige kant opzwemt (figuur 1a).

Om de sensoren en het bewegingsapparaat te coördineren beschikt de *E. coli* bacterie over een chemisch signaalverwerkingsysteem, het TCST-systeem (*Two Component Signal Transduction*). De meeste bacteriën beschikken over een batterij aan TCST-systemen die verschillende functies reguleren zoals genetische transcriptie, celdeling en diverse vormen van taxis. Het TCST-systeem maakt sensomotorische coördinatie bij bacteriën mogelijk: het koppelt de receptoren van de bacterie aan de flagella en reguleert de activiteit van de flagella op basis van de waarnemingen die de bacterie doet. Wanneer de bacterie een hogere concentratie van aantrekkelijke chemicaliën – zoals glucose – detecteert, dan zal het TCST-systeem het tuimelgedrag onderdrukken en wordt het zwemgedrag iets verlengd, zodat de bacterie langer de gradiënt opzwemt. Wanneer de bacterie een lagere concentratie glucose detecteert, dan zal het TCST-systeem het tuimelgedrag activeren en wordt het zwemgedrag verkort, zodat de bacterie een andere, willekeurige richting opzwemt. Op deze manier is de netto verplaatsing van de bacterie zo dat het zich langs de gradiënt naar een chemisch optimum begeeft (figuur 1b). Er wordt sinds kort verondersteld dat ook het tuimelgedrag gereguleerd wordt en dat bacteriën die een gradiënt opzwemmen niet alleen minder vaak tuimelen, maar ook minder hevig, waardoor er

kleinere koerswijzigingen plaatsvinden dan wanneer de bacterie de verkeerde richting op zou zwemmen (Sourjik & Wingreen, 2012).



Figuur 1. Chemotaxis bij de *E.coli* bacterie (uit Webre, Wolanin & Stock, 2003).

Het TCST-systeem reguleert het sensorisch geheugen van de bacterie, waardoor de bacterie de huidige samenstelling van het chemisch milieu kan vergelijken met die van een paar seconden ervoor. Dit gebeurt doordat het TCST-systeem met enige vertraging een methylgroep toevoegt aan de bezette receptoren. De concentratie van methylgroepen op de receptoren geeft de bacterie een weergave van de chemische condities van rond de één à twee seconden terug. Een hoge methylconcentratie op de receptoren betekent dat er één à twee seconden eerder bijvoorbeeld veel attractieve moleculen zoals glucose in de omgeving waren, terwijl een lage methylconcentratie aangeeft dat er weinig attractieve moleculen in de omgeving aanwezig waren. Het TCST-systeem vergelijkt continu de huidige concentratie van attractieve moleculen met de methylconcentratie op de receptoren. De bacterie weet hierdoor of de chemische situatie de afgelopen seconden gunstiger of slechter is geworden. Als deze gunstiger is, zal hij langer doorzwemmen en als het slechter is zal de bacterie eerder tuimelen.

Doordat het TCST-systeem met een vertraging van enkele seconden de methylgroepjes op de receptoren ook weer verwijdert, worden de receptoren gereset naar hun beginwaarde en zijn ze weer ontvankelijk voor omgevingsprikkels, zodat de cyclus weer opnieuw kan beginnen. Dit feedbackmechanisme van methylatie en demethylatie van de receptoren zorgt ervoor dat de bacterie gevoelig is voor relatieve verschillen in concentratieniveaus in plaats van absolute verschillen. De receptoren werken hierdoor als een soort neus die continu 'went' aan de huidige fysisch/chemische omgevingstoestand en zeer kleine veranderingen in het chemische milieu nog

eens extra worden versterkt. De in totaal ongeveer 10.000 receptoren van deze bacterie zijn georganiseerd in clusters, die uiterst gevoelig zijn voor subtiele veranderingen in de fysisch/chemische samenstelling van de omgeving. In de bacteriële wereld komen behalve chemotaxis ook andere vormen van taxis voor, zoals thermotaxis (temperatuur), fototaxis (licht) en gravitotaxis (zwaartekracht).

Samenvattend kunnen we bij deze oervorm van sensomotorische coördinatie drie elementen onderscheiden: (1) perceptie: het waarnemen van temporele verschillen in chemische concentraties in de directe omgeving door verschillende receptoren; (2) actie: de bacterie moet zich voortbewegen door het afwisselen van zwem- en tuimelgedrag om veranderingen in chemische gradiënten waar te nemen; (3) sensorische adaptatie: een terugkoppelingsmechanisme functioneert als een sensorisch kortetermijngeheugen, waardoor de bacterie temporele verschillen in chemische concentraties over de afgelopen één à twee seconden kan detecteren. Dit sensorische geheugen vervalt binnen enkele seconden doordat de receptoren vervolgens gereset worden naar hun beginwaarde.

Op het niveau van eencelligen is chemotaxis zeker niet de meest complexe vorm van sensomotorische coördinatie. Sommige eencellige eukaryoten, relatief complexe eencellige organismen met een celkern en gespecialiseerde organellen, zijn ook in staat tot associatief leren, iets dat lang verondersteld werd voorbehouden te zijn aan complexe meercellige organismen die beschikken over een zenuwstelsel. In klassieke studies van soms meer dan een eeuw geleden werd associatief leren bij eencellige eukaryoten al aangetoond, maar deze resultaten worden vaak als controversieel beschouwd. Recente, beter uitgevoerde experimenten laten zien dat de *Paramecium caudatum* in staat is tot associatief leren door middel van operante conditionering (zie Armus et al., 2006). Operante conditionering is een vorm van associatief leren waarbij een organisme een verband leert te leggen tussen een bepaald gedrag en de consequenties van dat gedrag; zo kan een bepaald gedrag door middel van beloning of straf respectievelijk frequenter worden of juist verdwijnen.

In een serie experimenten van Armus et al. (ibid.) leerde een groep *Paramecia* een voorkeur ontwikkelen voor een lichte of een donkere locatie. Door middel van het toedienen van een beloning in de vorm van een lichte elektrische puls, die door *Paramecia* als attractief wordt beoordeeld, leerden ze een voorkeur voor een lichte of donkere locatie ontwikkelen. *Paramecium* behield deze voorkeur voor locatie ook nadat de elektrische puls (de zogenaamde reinforcer) niet meer werd toegediend. Uit een recenter experiment van Mingee (2013), waarin de duur van dit leergedrag van *Paramecium* werd onderzocht, werd duidelijk dat de geleerde informatie binnen één minuut uit het kortetermijngeheugen is verdwenen. Het leergedrag van *Paramecium* vormt dus een tijdelijke modificatie van het sensomotorische patroon, waarbij het organisme een voorkeur leert ontwikkelen voor een initieel neutrale stimulus (lichtniveau) en daar een bepaald gedrag aan koppelt. In de laatste jaren is er in de microbiologie een hernieuwde interesse ontstaan in het geheugen en elementaire leergedrag van eencelligen en is het waarschijnlijk dat er met behulp van verbeterde procedures ook andere vormen van leren, zoals klassieke conditionering, worden aangetoond.

Wat hebben deze primitieve vormen van sensomotorische coördinatie nu te maken met geavanceerdere vormen van cognitie? Voordat we gaan kijken hoe sensomotorische coördinatie het fundament voor menselijke cognitie vormt, kijken we eerst naar de evolutie van zenuwstelsels. Er zijn namelijk fundamentele overeenkomsten tussen de gedragsstrategieën van eencelligen en complexere meercellige organismen die beschikken over een zenuwstelsel: ze zijn gebaseerd op verschillende vormen van sensomotorische coördinatie.

De vroege evolutie van zenuwstelsels

Het idee dat hersenen noodzakelijk zijn voor natuurlijke vormen van cognitie wordt niet vaak betwijfeld. Toch hebben we in de vorige paragraaf gezien dat de basiselementen van biocognitie, zoals sensomotorische coördinatie, geheugen en leergedrag, al op het niveau van eencelligen voorkomen. De microbioloog Joseph Lengeler benadrukt dan ook de evolutionaire continuïteit van deze basiselementen door te stellen dat de evolutie van zenuwstelsels en hersenen niet de evolutionaire doorbraak van cognitie inluide, maar dat het slechts geavanceerdere vormen van natuurlijke cognitie mogelijk maakte. De evolutie van zenuwstelsels en hersenen borduurde hierbij voort op de basiselementen die we ook al bij eencelligen terugvinden en versterkte deze (Lengeler, Muller & diPrimio, 2000). Welke rol spelen zenuwstelsels in de evolutie van biocognitie, als de evolutie van zenuwstelsels niet het breekpunt in de evolutie van biocognitie betekende? Het antwoord op deze vraag heeft te maken met het mogelijk maken van sensomotorische coördinatie voor organismen op andere schaalgrootten dan bacteriën en eencelligen.

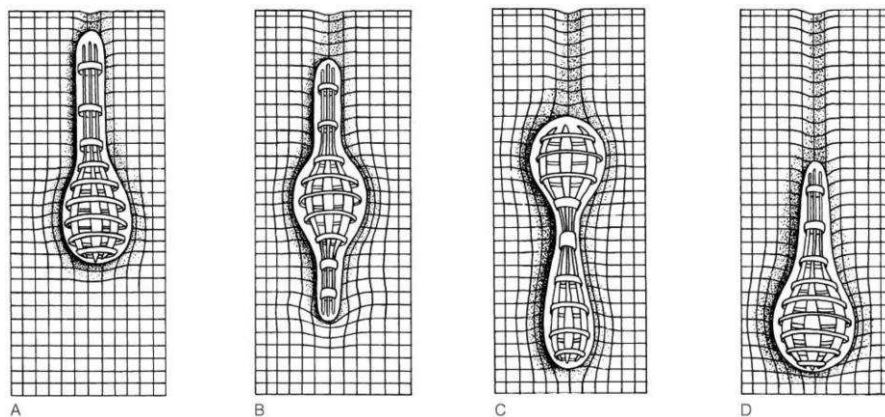
Doelgerichte beweging op het niveau van eencelligen wordt meestal gerealiseerd met behulp van flagella of cilia, strategieën met inherente beperkingen als het gaat om de grootte van organismen. Het bewegen van cilia en flagella is vooral een effectieve voortbewegingsstrategie bij eencelligen. Het komt ook voor bij relatief kleine meercellige organismen van enkele millimeters tot centimeters in lengte, zoals ribkwallen en platwormen, maar op deze grootte is deze voortbewegingsstrategie veel minder efficiënt. Dit komt mede doordat voortbeweging door middel van cilia of flagella alleen effectief is bij lage waarden van het Reynoldsgetal³. De snelle dynamiek van sensomotorische coördinatie moet een cruciale rol gespeeld hebben in de

³ Het getal van Reynolds komt uit de stromingsleer en staat voor de ratio tussen inertiaële krachten en visceuze krachten. Het getal van Reynolds heeft belangrijke consequenties voor de voortbewegingsstrategieën die effectief zijn op verschillende schaalgrootten (Vogel, 2008). Bij hoge waarden van het Reynoldsgetal zijn inertiaële krachten dominant. Bijvoorbeeld op de schaalgrootte van walvissen is het getal van Reynolds zeer groot ($Re = 10^8$). Als een walvis stopt met het bewegen van zijn staart kan hij gebruikmakend van inertia en turbulentie zonder moeite doorglijden in het water. Bij lage waarden van het Reynoldsgetal, zoals het geval is op de schaalgrootte van bacteriën ($Re = 10^{-6}$), zijn visceuze krachten dominant. Op het moment dat bacteriën stoppen met het draaien van hun flagella, stopt ook onmiddellijk de verplaatsing. Bij lage waarden van het Reynoldsgetal zijn cilia en flagella efficiënt en bij hogere waarden zijn er andere strategieën nodig om voortbeweging mogelijk te maken (Garstecki & Cieplak, 2009).

evolutionaire wapenwedloop tussen steeds groter wordende organismen. De evolutie van zenuwstelsels en hersenen gebeurde onder grote selectiedruk om sensomotorische coördinatie in stand te houden bij steeds groter wordende meercellige organismen. Zenuwstelsels en hersenen maakten sensomotorische coördinatie bij meercellige organismen mogelijk op een veel grotere schaalgrootte dan bij bacteriën. Om snelle en effectieve vormen van sensomotorische coördinatie te handhaven op de schaalgrootte van relatief grote multicellulaire organismen is er in de evolutie dus een overgang gekomen naar een ander voortbewegingsmechanisme dat effectief is voor relatief grote meercellige organismen: spiercontracties.

Om spierweefselactiviteit te coördineren en voortbeweging mogelijk te maken zijn zenuwstelsels een vereiste. Volgens de skin brain-theorie van de filosoof Fred Keijzer maakte de evolutie van de eerste primitieve zenuwstelsels het mogelijk om de activiteit van spierweefsel zo te organiseren dat ook relatief grote meercellige organismen in staat waren tot doelgerichte beweging door middel van sensomotorische coördinatie (Keijzer, van Duijn & Lyon, 2013). De skin brain-theorie legt hiermee dus een verband tussen het ontstaan van doelgerichte beweging op basis van spiercontracties en het ontstaan van de eerste zenuwstelsels en hersenen. Volgens deze theorie voltrok de evolutie van zenuwstelsels zich in twee fasen:

(1) De eerste fase betreft de evolutie van een exiteerbare huidlaag met contractiele eigenschappen, het myo-epitheel: prikkelgeleidend huidweefsel dat is opgebouwd uit een laag van samentrekkend weefsel en daaraan gekoppeld een ononderbroken laag van primitieve, aaneengrenzende zenuwcellen die de activiteit van het samentrekkende weefsel reguleert. De intercellulaire prikkeloverdracht tussen de primitieve zenuwcellen geschiedt door middel van chemische transmissie in plaats van elektrische geleiding via axonen en dendrieten. Door endogene activiteit of externe prikkels kunnen door middel van zelforganisatie geordende patronen van contracties en extensies van het spierweefsel worden gegenereerd. Lokale patroonontwikkelingen van spieractiviteit kunnen dan leiden tot een effectieve coördinatie van het patroon genererende oppervlak, bijvoorbeeld door middel van peristaltische bewegingen (figuur 2).



Figuur 2. Het graven van een tunnel door een primitieve wormachtige door middel van peristaltische bewegingen met behulp van longitudinale en circulaire spierbundels (uit Ruppert, Fox & Barnes, 2004).

(2) Tijdens de tweede fase ontstaan er volgens de skin brain-theorie langeafstandsverbindingen tussen primitieve zenuwcellen met behulp van uitlopers zoals axonen en dendrieten, zoals bij moderne zenuwcellen. Zo kunnen er langs het myo-epitheel signalen over langere afstand worden verstuurd waardoor er snellere en verfijndere spiercoördinatie mogelijk is. Geleidelijk ontstaat hierdoor een oppervlakkig diffuus zenuwnetwerk dat de activiteit van het myo-epitheel coördineert. Doordat het myo-epitheel gevoelig is voor externe signalen die de spiercoördinatie kunnen beïnvloeden, is het myo-epitheel niet alleen een effector maar functioneert het ook tegelijk als een sensor die de activiteit van het spierweefsel kan beïnvloeden, waardoor eenvoudige vormen van sensomotorische coördinatie mogelijk zijn. Volgens de skin brain-theorie zijn zenuwstelsels dus in de eerste plaats gedragspatroongeneratoren die zodanig geëvolueerd zijn dat ze spieractiviteit konden reguleren en zo sensomotorische coördinatie mogelijk maakten op meercellig niveau.

In latere evolutionaire stadia konden deze primitieve zenuwstelsels zich verder ontwikkelen van een diffuse perifere epitheellaag naar een meer gecentraliseerd zenuwnetwerk en vervolgens naar een centraal zenuwstelsel. De evolutie van bilaterale symmetrie, het ontstaan van een gespiegelde rechts-links verdeling over de lengteas en een dorsale-ventrale verdeling, wordt ook geassocieerd met encefalisatie, oftewel kop- en hersenvorming. Het wordt aangenomen dat deze basisorganisatie al voorkwam bij de zogenaamde urbilateria, een hypothetisch wormachtig organisme dat meer dan 600 miljoen jaar geleefd zou hebben en de gemeenschappelijke voorouder is van alle gewervelde en ongewervelde dieren (Arendt et al., 2008). Met de evolutie van hersenen en centrale zenuwstelsels ontstond er geleidelijk een hiërarchisch georganiseerde sensomotorische controlestructuur, die vermogens als leergedrag en actieplanning ondersteunde. In combinatie met een groeiende morfologische complexiteit en diversiteit en de evolutie van zintuigen zoals ogen werden er tijdens de Cambrische explosie (530-515 miljoen jaar geleden) meer diverse en geavanceerdere vormen van sensomotorische coördinatie mogelijk. Het steeds verder uitbreiden van sensomotorische coördinatiestrategieën vormde dan ook een evolutionaire snelweg naar complexe vormen van intelligentie.

Niet alle organismen maakten gebruik van deze spreekwoordelijke evolutionaire snelweg naar steeds complexere en diversere vormen van sensomotorische coördinatie. Planten hebben al vroeg in hun evolutie een afslag genomen door zich te specialiseren in andere vormen van ontogenetische adaptatie. Darwin was zo gefascineerd door plantengedrag dat hij er een heel boek aan wijdde (Darwin, 1880). Omdat planten zich niet kunnen verplaatsen heeft evolutie ervoor gezorgd dat ze extra flexibel zijn. Planten vertonen een grote fenotypische plasticiteit: het vermogen om door middel van genetische regulatie hun fysiologie en morfologie af te stemmen op omgevingsfactoren⁴. Veel plantensoorten beschikken daartoe over een groter genoom dan

⁴ Planten kunnen deze patronen van genetische expressie ook doorgeven aan de volgende generatie door middel van epigenetische overerving. Deze vorm van overerving verloopt niet via veranderingen in de DNA-volgorde, maar door het uit- of inschakelen van bepaalde genen, bijvoorbeeld door het methyleren van genen. Het is nog discutabel of, en zo ja, in hoeverre, epigenetische overerving bij mensen voorkomt (zie: Heard & Martienssen, 2014).

mensen. Recent onderzoek laat zien dat plantengedrag veel complexer en flexibeler is dan altijd werd aangenomen (zie: Chamovitz, 2012). Hoewel sommige planten in staat zijn tot complexe vormen van signaalverwerking, tropismen en nastieën⁵ en zelfs geheugen en elementair leergedrag zoals habituatie, beschikken planten niet over een zenuwstelsel of een bewegingsapparaat; derhalve zijn ze niet in staat tot sensomotorische coördinatie. Planten hebben geen zenuwstelsel nodig omdat ze zich niet hoeven voort te bewegen. Door het ontbreken van een zenuwstelsel is plantengedrag over het algemeen ook veel langzamer dan dierengedrag aangezien de prikkelgeleiding bij planten met behulp van calciumion-kanalen ongeveer duizendmaal langzamer is dan bij neurale signaalverwerking.

We hebben gezien dat steeds groter wordende meercellige organismen zenuwstelsels en spieren nodig hebben om sensomotorische coördinatie te bewerkstelligen. Sensomotorische coördinatie brengt belangrijke evolutionaire afwegingen met zich mee: aan de ene kant zijn er belangrijke adaptieve voordelen voor motiele organismen, terwijl aan de andere kant aan dit vermogen hoge metabolische kosten verbonden zijn, met name op het niveau van relatief grote meercellige organismen. Hersenen verbruiken ruim twintigmaal meer energie per kubieke centimeter dan bijvoorbeeld spierweefsel. Meercellige planten hebben zich gespecialiseerd in een sessiele, autotrofe levensstijl die onder meer afhankelijk is van fotosynthese en het groeien van wortels. Voor planten wegen de baten van hun sessiele levensstijl zwaarder dan de hoge metabolische kosten die sensomotorische coördinatie met zich meebrengt. De prijs van deze evolutionaire keuze zorgt ervoor dat planten verstoken blijven van complexere vormen van biocognitie die we bij organismen als insecten terugvinden. Dit soort afwegingen tussen adaptieve voordelen en metabolische kosten spelen een centrale rol in de evolutie van biocognitie. Eenzelfde soort afweging heeft bij de evolutie van vroege mensachtigen waarschijnlijk geleid tot een groter brein ten koste van een kleiner spijsverteringskanaal (Aiello & Wheeler, 1995).

De ontogenetische basis van menselijke cognitie

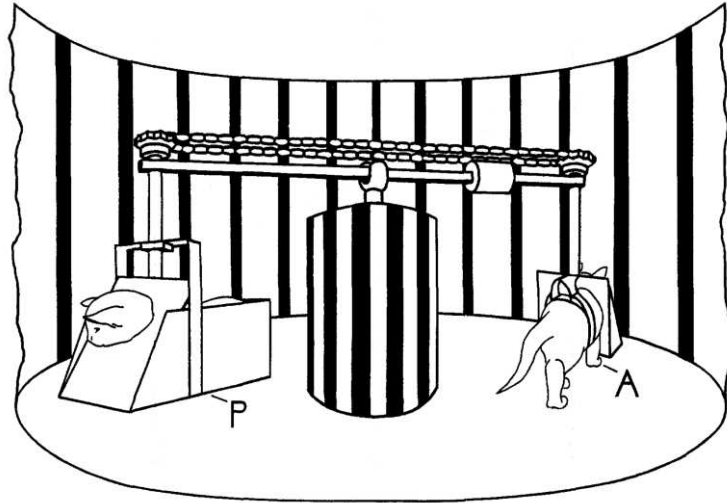
Het idee dat sensomotorische processen aan de wieg staan van menselijke cognitie is zeker niet nieuw. De psycholoog Jean Piaget stelde bijvoorbeeld dat de eerste twee jaar van onze cognitieve ontwikkeling volledig in het teken staan van sensomotorische processen, waarin baby's leren om waarnemingen en bewegingen op elkaar af te stemmen zodat er geleidelijk aan georganiseerde en doelgerichte gedragspatronen ontstaan. Volgens Piaget wordt in deze sensomotorische fase een fundament gevormd voor latere ontwikkelingsfasen, waarin geavanceerdere cognitieve functies als taal en conceptuele kennis zich verder kunnen

⁵ Tropismen zijn gerichte groeibewegingen naar of juist weg van bepaalde stimuli, zoals licht en zwaartekracht. Nastieën zijn relatief snelle, ongerichte, reactieve bewegingen die onafhankelijk zijn van de richting van de stimulus, zoals kruidje-roer-me-niet (*Mimosa pudica*) en de venusvliegenvanger (*Dionaea muscipula*), die allebei reageren op aanraking (thigmonastie).

ontwikkelen. Tijdens de sensomotorische fase leren kinderen ook de wereld om hen heen te begrijpen door ermee te interacteren. Diepte zien, het begrijpen van causale verbanden, een begrip hebben van objectpermanentie en conceptuele kennis zijn geen aangeboren cognitieve vermogens, maar aangeleerde skills die we ontwikkelen door onze sensomotorische interactie met de wereld om ons heen. Zelfgegenereerde beweging is hierbij erg belangrijk: door te bewegen bepalen baby's voor een deel de sensorische veranderingen die ze waarnemen. Bijvoorbeeld acties als het draaien van het hoofd, het maken van oogbewegingen, kruipen en lopen, of met de hand tegen een rammelaar slaan genereren bepaalde karakteristieke patronen van sensorische (dat wil zeggen visuele, auditieve, proprioceptieve, kinesthetische, tactiele, et cetera) feedback, vaak van meerdere sensorische modaliteiten tegelijk. Zelfgeïnitieerde bewegingen zorgen dus voor karakteristieke patronen (correlaties of causale relaties) in de sensorische feedback. O'Regan en Noë (2001) noemen deze wetmatigheden tussen actieve beweging en de geassocieerde sensorische veranderingen sensomotorische contingenties. Baby's leren geleidelijk deze sensomotorische contingenties kennen waardoor ze de sensorische consequenties van hun acties kunnen voorspellen, wat hen helpt om hun waarnemings- en bewegingsapparaat te coördineren zodat ze doelgerichte acties uit kunnen voeren.

Een klassiek experiment van Held en Hein (1963) maakt duidelijk hoe belangrijk en fundamenteel de kennis van sensomotorische contingenties is voor het begrijpen van de wereld om ons heen. Het doel van dit onderzoek was om te testen of het ontwikkelen van normaal visueel gedrag afhankelijk is van actieve perceptie door zelfgegenereerde bewegingen geproduceerde sensorische feedback (oftewel sensomotorische contingenties), of dat passieve perceptie, het detecteren van visuele veranderingen los van hun relatie met zelfgeproduceerde beweging, afdoende is. Het onderzoek werd uitgevoerd op tien paar kittens, die werden opgedeeld in een actieve (A) en een passieve groep (P). Alle kittens, die bij hun moeder in de duisternis opgroeiden, kregen drie uur per dag, acht weken lang alleen eenvoudige visuele stimulatie tijdens het experiment. In het experiment werden de kittens paarsgewijs in een speciale carrousel geplaatst, die was voorzien van verticale strepen om eenvoudige visuele stimulatie te bieden; de kittens konden elkaar en zichzelf niet zien (figuur 3).

De actieve kittens werden via een houder bevestigd aan de carrousel en konden zich hierin zelfstandig bewegen langs drie rotatie-assen. Tijdens het bewegen konden de actieve kittens het verband leren tussen hun eigen bewegingen en de daarmee gepaard gaande visuele veranderingen. De passieve kittens werden geplaatst in speciale houders, waardoor ze zich niet zelfstandig konden voortbewegen. Via een ingenieus systeem werden de passieve kittens meebewogen met de bewegingen van de actieve kittens. Hierdoor kregen de passieve kittens dezelfde visuele stimulatie als de actieve kittens, maar was bij de passieve kittens de visuele informatie niet gerelateerd aan hun bewegingen.



Figuur 3. Experimentele proefopzet met kittens in een carrousel. Beide kittens krijgen dezelfde visuele stimulatie, alleen is deze visuele informatie bij het actieve kitten (A) afhankelijk van zijn bewegingen en bij het passieve kitten (P) onafhankelijk van zijn bewegingen (naar Held & Hein, 1963).

Toen na acht weken beide groepen kittens getest werden waren de actieve kittens qua visueel gedrag niet van normale kittens te onderscheiden. De passieve kittens daarentegen faalden op alle testen: als de kittens werden vastgehouden en vervolgens door de experimentator werden neergezet op een tafel, anticipeerden ze niet op het contact met de tafel door hun voorpoten uit te strekken. Ze waren niet in staat om diepte waar te nemen en reageerden ook niet met een knipperreflex op objecten die het oog tot vlakbij naderden. Nadat de passieve groep kittens 48 uur in een normaal verlichte kamer hadden doorgebracht waar ze vrij konden bewegen, slaagden ze vervolgens voor alle testen. De moraal van dit verhaal is dat het begrijpen van de visuele wereld om ons heen geschiedt door het actief exploreren van de omgeving waardoor mensen, net als de kittens uit het experiment van Held en Hein, de sensorische consequenties van hun acties leren kennen, zodat ze hun waarnemingen en acties kunnen leren coördineren.

Het hierboven besproken voorbeeld van sensomotorische coördinatie is een voorbeeld van online cognitie waarbij er is sprake van directe perceptie-actie koppelingen via de omgeving. Geavanceerdere cognitieve vermogens die kinderen later in de ontwikkeling leren, zoals denken, plannen, redeneren, zelfbewustzijn en verbeelding zijn voorbeelden van offline cognitie. Dit zijn vormen van cognitie waarbij er geen directe interactie is met de omgeving: we rekenen uit het hoofd, we dagdromen over de toekomst of we bedenken een volgende zet tijdens het schaken. Bij offline cognitie maken we dus gebruik van interne strategieën die (tijdelijk) ontkoppeld zijn van ons overte gedrag. Volgens de klassieke cognitivistische opvatting, die de afgelopen halve eeuw dominant is geweest binnen de cognitiewetenschappen, hebben deze twee strategieën niets met elkaar te maken. Men refereerde toentertijd dan ook alleen aan het begrip 'cognitie' wanneer er sprake was van offline cognitie. Offline cognitie was volgens deze ideeën gebaseerd op

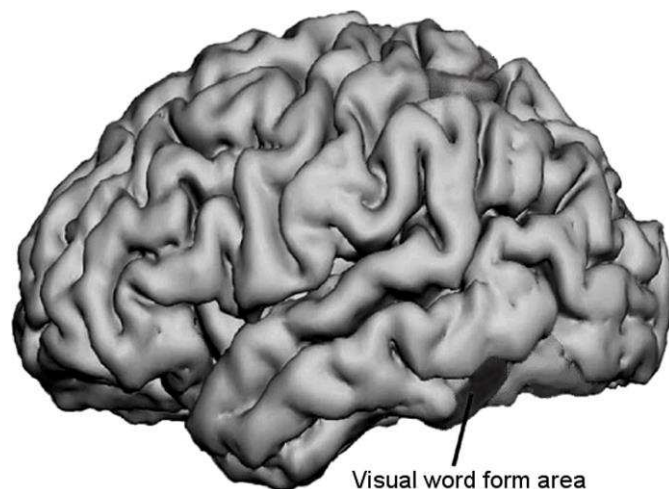
symboolmanipulatie, een strategie waarvan men veronderstelde dat deze onafhankelijk is van perceptie en actie. De laatste twee decennia heeft onderzoek in de cognitieve psychologie en de cognitieve neurowetenschap laten zien dat de scheiding tussen online en offline cognitie lang niet zo absoluut is als eerder werd verondersteld. Sterker nog, dit onderzoek heeft aangetoond dat er continuïteit is tussen online en offline cognitie en dat offline cognitie in veel gevallen een afgeleide is van online sensomotorische processen. Het idee dat offline cognitie voortkomt uit en afhankelijk is van dezelfde neurale processen als online sensomotorische processen, wordt door de filosoof Andy Clark (2001) cognitief incrementalisme genoemd. Hoewel Clark zelf sceptisch is over het idee dat alle offline cognitieve vermogens voortkomen uit online processen, is er de laatste jaren steeds meer bewijs verzameld dat het cognitief incrementalisme ondersteunt.

Een mooi voorbeeld waarvoor cognitief incrementalisme opgaat, is het leren tellen, rekenen en het gebruiken van numerieke concepten. In de meeste culturen leren kinderen op hun vingers tellen en gebruiken ze hierbij hun vingers als stand-ins voor nummers, een online cognitieve strategie. In een later stadium leren kinderen vervolgens hardop te tellen zonder daarbij hun vingers te gebruiken en als laatste leren ze uit het hoofd te tellen, een offline cognitieve strategie. Recente studies laten zien dat het leren tellen op de vingers mede bepaalt hoe wij numerieke concepten en het vermogen om te rekenen leren en dat deze vroege invloeden bij volwassenen ook nog zijn terug te vinden. Tschentscher et al. (2012) vonden dat bij volwassenen het waarnemen van kleine getallen (tussen één en negen) dezelfde gebieden in de motorische cortex activeert als het tellen op de vingers. Hun verklaring hiervoor is dat er bij het op-de-vingers-tellen een associatie ontstaat tussen activiteit in de motorische cortex als gevolg van vingerbewegingen bij het tellen en het reciteren van nummers. Ook als bij de offline strategie de vingers later niet meer gebruikt worden, wordt de motorische cortex door deze associatie nog steeds geactiveerd bij het tellen. Deze associatie is zo sterk dat zelfs bij volwassenen de koppeling tussen het tellen en motorische cortexactiviteit blijft bestaan⁶.

Volgens deze auteurs is de premotorische cortex ook betrokken bij verschillende hogere cognitieve processen als rekenen en speelt deze waarschijnlijk een belangrijke rol in de overgang van online naar offline cognitie. Dit onderzoek laat zien dat ons motorische systeem een belangrijke bijdrage levert aan het omgaan met getallen en dat de semantiek van deze getallen gegrondvest is in onze sensomotorische interacties. Bovendien laat dit onderzoek zien dat offline cognitieve strategieën, zoals leren tellen en rekenen, niet alleen voortkomen uit online strategieën (in dit geval het gebruiken van vingers als stand-ins voor getallen), maar ook dat er gedeelde neurale systemen zijn die actief zijn bij de online en de offline strategieën. Dit onderzoek ondersteunt hiermee het idee van het cognitief incrementalisme.

⁶ Tschentscher et al. (2012) vonden dat het zien van getallen en alfanumerieke tekens die getallen tussen één en negen uitdrukken, dezelfde gebieden in de motorische cortex activeerde. Zij vonden ook dat de telgewoonten, het beginnen te tellen op de vingers van de rechter- of linkerhand van deze volwassenen bepaalden welke zijde van de motorische cortex geactiveerd werd: Het zien van kleine getallen activeerde de linker laterale premotorische cortex in de groep van rechtshandigen en de rechter laterale premotorische cortex in linkshandigen.

Op basis van het soort experimenten dat hierboven is omschreven, ontwikkelde de Franse neurowetenschapper Stanislas Dehaene (2005; Dehaene & Cohen, 2007) de neuronale recycling hypothese. Volgens Dehaene zijn cultureel verworven cognitieve vermogens als lezen en rekenen eigenlijk te kort geleden geëvolueerd om een significante invloed te hebben gehad op de genetische basis van de architectuur van ons brein. We hebben volgens Dehaene dus geen exclusief neuronaal systeem dat specifiek is geëvolueerd om lezen of rekenen mogelijk te maken. Toch laat fMRI onderzoek zien dat zaken als woordherkenning, lezen en rekenen bij mensen uit verschillende culturen en achtergronden in dezelfde hersengebieden plaatsvinden. Woordherkenning wordt bijvoorbeeld gemedieerd door de visual word form area (VWFA), een corticaal gebied dat zich bezighoudt met het verwerken van orthografische patronen, zoals geschreven woorden en letters. VWFA is gelokaliseerd in de linker occipito-temporale cortex (figuur 4); deze locatie in het brein is onafhankelijk van de taal die proefpersonen gebruiken, zelfs al is dat Mandarijn of braille. Hoe is dit mogelijk als deze gebieden niet specifiek voor deze taken zijn geëvolueerd?



Figuur 4. De visual word form area (naar Hubbard, 2007).

Dehaene en Cohen (2007) stellen met de neuronale recycling hypothese dat cultureel verworven cognitieve functies worden toegewezen aan flexibele hersengebieden waarvan de functies al dicht aansluiten bij de functie die nodig is om deze nieuwe cultureel verworven taken uit te voeren. Cohen en Dehaene (2007) beweren dat tijdens het leren lezen VWFA gespecialiseerd wordt in het detecteren van orthografische patronen, de symbolen en regels die gepaard gaan met het schrijven van talen. VWFA is buitengewoon geschikt voor deze taak aangezien dit gebied dicht tegen de visuele cortex aan ligt en van nature gespecialiseerd is in het detecteren van complexe patronen in visuele informatie en daardoor gerekruteerd wordt bij woordherkenning en lezen. De neuronale recycling hypothese geeft hiermee dus een verklaring

voor het verschijnsel dat typisch menselijke cognitieve skills als rekenen en lezen bij mensen uit verschillende achtergronden en culturen toch door dezelfde hersengebieden worden gereguleerd. Deze cultureel verworven cognitieve vermogens bouwen dus voort op de inherente eigenschappen van ons brein om complexe sensorische patronen te verwerken.

Een andere hypothese die het cognitief incrementalisme ondersteunt en aansluit bij de recycling hypothese van Dehaene, is afkomstig van de Italiaanse neurowetenschapper Vittorio Gallese. Hij stelt met zijn neurale exploitatiehypothese dat geavanceerde cognitieve processen als conceptuele kennis, taal, denken en imitatie voortbouwen op de neurale architectuur van het sensomotorische systeem. Gallese focust hierbij op het spiegelneuronencomplex⁷, waarvan hij een van de ontdekkers is. Volgens Gallese is het spiegelneuronencomplex oorspronkelijk geëvolueerd om sensorische en motorische informatie te integreren, maar wordt het tijdens de cognitieve ontwikkeling ook ingezet om cognitieve functies uit te voeren als taal en denken en het begrijpen en anticiperen van acties van anderen mogelijk te maken. Gallese beweert dat de premotorische cortex, waar het spiegelneuronencomplex deel van uitmaakt, een specifieke computationele functie heeft, die door het aanbrenge van een temporele structuur of fasestructuur zorgt voor het structureren van simpele motorische acties, zodat complexe samengestelde bewegingen mogelijk worden.

Gallese speculeert op basis van empirische gegevens dat de premotorische cortex twee modi operandi heeft: (1) Sensomotorisch: het circuit kan online worden gebruikt bij het uitvoeren van bepaalde acties of voor imitatie, maar kan ook offline gebruikt worden bij het waarnemen of verbeelden van bepaalde acties; de actie wordt hier niet uitgevoerd maar slechts gesimuleerd. (2) Het premotorische systeem wordt ontkoppeld van sensomotorische functies en de computationele functie van het systeem (temporele structuur aanbrenge) wordt geëxploiteerd door gebieden van het brein die niet direct met sensomotorische zaken van doen hebben, zoals de dorsale prefrontale cortex, die de computationele rol van het premotorische systeem hergebruikt voor functies als taal en denken, die zo hun karakteristieke hiërarchische, recursieve structuur ontlenen aan de premotorische cortex.

Volgens Gallese zijn de geëxploiteerde gebieden multifunctioneel en blijven ze hun sensomotorische functies behouden, ook nadat ze worden hergebruikt door processen als taal en

⁷ Het spiegelneuronencomplex bestaat uit clusters van neuronen in de frontale en pariëtale kwab, waaronder de premotorische cortex en het gebied van Broca. Het spiegelneuronensysteem heeft het afgelopen decennium buitengewoon veel aandacht gekregen sinds het begin jaren negentig werd ontdekt bij makaken. Uit dit eerste onderzoek bleek dat spiegelneuronen niet alleen vuurden wanneer de aap zelf een doelgerichte actie uitvoerde, zoals het oppakken van een pinda, maar ook wanneer de aap observeerde dat een andere aap of de experimentator een pinda oppakte. Veel onderzoekers denken dat het spiegelneuronencomplex ons helpt bij het leren door imitatie, het begrijpen van intentionele acties van anderen en dat het een belangrijke rol speelt bij onze taalontwikkeling.

denken⁸. Er is volgens Gallese dan ook geen specialistische taalmodule in ons brein, die exclusief geëvolueerd is voor het genereren van syntactische en semantische functies, zoals ook wel werd verondersteld door evolutionair psychologen zoals Steven Pinker. De neurale exploitatiehypothese geeft een plausibele alternatieve verklaring van hoe functies als taal en denken gelinkt zijn aan en voortbouwen op neurale structuren die in de eerste plaats geëvolueerd zijn voor het reguleren van sensomotorische functies.

Samenvattend kunnen we stellen dat empirisch onderzoek laat zien dat de basis voor menselijke cognitie in belangrijke mate afhankelijk is van de ontwikkeling van sensomotorische processen. Of het cognitieve incrementalisme opgaat voor alle menselijke cognitieve vaardigheden en in hoeverre deze uiteindelijk afhankelijk zijn van sensomotorische coördinatie is nog een open vraag. Het wordt uit het bestaande onderzoek in ieder geval duidelijk dat er in veel gevallen sterke links bestaan tussen sensomotorische systemen en 'offline' processen die geassocieerd worden met klassieke cognitieve, typisch menselijke vaardigheden.

Conclusie

De fylogenetische oorsprong van biocognitie ligt in het vermogen van eencellige organismen om zich doelgericht voort te bewegen door middel van sensomotorische coördinatie. Chemotaxis, zoals we dat terugvinden bij bacteriën, is de evolutionaire oervorm van sensomotorische coördinatie. Door grote selectiedruk en de evolutionaire wapenwedloop tussen organismen zijn diverse vormen van sensomotorische coördinatie op verschillende biologische organisatieniveaus geëvolueerd: eerst bij prokaryoten, later bij eencellige eukaryoten en met de evolutie van de eerste zenuwstelsels ook op het niveau van relatief grote meercellige organismen. De evolutie van hersenen vormde dus niet het evolutionaire breekpunt van biocognitie, maar maakte complexere vormen van biocognitie mogelijk door sensomotorische coördinatie hiërarchisch te organiseren. Sensomotorische coördinatie staat ook aan de voet van de ontwikkeling van typisch menselijke cognitieve functies. Neurowetenschappelijk onderzoek laat zien dat neurale structuren die worden gebruikt voor sensomotorische processen veelal ook actief zijn bij hogere cognitieve processen als taal en denken. We kunnen biocognitie dus het beste begrijpen als variaties op het principe van sensomotorische coördinatie, dat in zijn vele verschijningsvormen wijdverspreid is over de fylogenetische boom en ook op ontogenetische schaal het fundament vormt voor menselijke cognitie.

⁸ Dit fenomeen is analoog is aan het verschijnsel exaptatie in de evolutionaire biologie, waarbij eigenschappen die geëvolueerd zijn om een specifieke adaptieve functie te vervullen, een nieuwe adaptieve functie krijgen en waarbij de oorspronkelijke functie ook gehandhaafd blijft (dit laatste is niet noodzakelijk). Een bekend voorbeeld van exaptatie is dat veren primair geëvolueerd zijn voor thermoregulatie en in een later evolutionair stadium gebruikt werden om ook andere adaptieve functies te vervullen, zoals het mogelijk maken van het vliegen.

Uit dit alles volgt niet dat menselijke cognitie in al zijn complexiteit te reduceren is tot puur sensomotorische processen of dat er geen kwalitatieve verschillen te vinden zijn tussen menselijke cognitie en de cognitieve vermogens van andere dieren. Als we inzoomen op deze verschillen, lijken met name de complexiteit van onze taal en metacognitie, oftewel denken over denken, uniek in het dierenrijk (Berwick et al., 2013). Het doel van dit hoofdstuk en het concept biocognitie is juist om een breed perspectief op te werpen en fundamentele overeenkomsten in organisatieprincipes te benadrukken. Het idee dat bacteriële chemotaxis en menselijke cognitie variaties zijn op hetzelfde kernthema en twee uitersten vormen in een breed biocognitief spectrum, geeft een moderne draai aan Darwins stelling dat de mentale vermogens van mensen en andere dieren van graduele aard zijn en maakt duidelijk dat er een diepe fylogenetische continuïteit bestaat tussen de vele verschijningsvormen van biocognitie.

Dit hoofdstuk is gebaseerd op het proefschrift: *The Biocognitive Spectrum: Biological cognition as sensorimotor coordination* (2011).

Referenties:

- Aiello, L.C., Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current anthropology*, 36(2), 199–221.
- Arendt, D., Denes, A.S., Jékely, G., Tessmar-Raible, K. (2008). The evolution of nervous system centralization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363: 1523-1528.
- Armus, H. L., Montgomery, A. R., & Jellison, J. L. (2006). Discrimination Learning in Paramecia (*P. caudatum*). *The Psychological Record*, 56, 489-498.
- Berwick, R.C., Friederici, A.D., Chomsky, N., & Bolhuis, J. J. (2013). Evolution, brain, and the nature of language. *Trends in Cognitive Sciences*, 17, No. 2, 89-98.
- Chamovitz, D. (2012). *What a plant knows: a field guide to the senses*. New York: Scientific American/Farrar, Straus and Giroux.
- Darwin, C. R. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Darwin, C. R. (1880). *The power of movement in plants*. London: John Murray.
- Dehaene, S. (2005). Evolution of human cortical circuits for reading and arithmetic: The ‘neuronal recycling’ hypothesis. In: *From monkey brain to human brain*, (Eds.), S. Dehaene, J.-R. Duhamel, M. D. Hauser & G. Rizzolatti, (pp. 133–157). Cambridge: The MIT Press.
- Dehaene, S., & Cohen, L. (2007). Cultural recycling of cortical maps. *Neuron*, 56, 384–398.
- De Waal, F.B.M. & Ferrari, P.F. (2010). Towards a bottom-up perspective on animal and human cognition. *Trends in Cognitive Science*, 14, 201–207.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary Biology* [3rd edition]. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Gallese, V. (2008). Mirror neurons and the social nature of language: The neural exploitation hypothesis. *Social Neuroscience*, 3, 317–333.
- Garrity, L. F., & Ordal, G. W. (1995). Chemotaxis in *Bacillus subtilis*: How bacteria monitor environmental signals. *Pharmacology & Therapeutics*, 68, 87–104.
- Garstecki, P. & Cieplak, M. (2009). Swimming at low Reynolds numbers-motility of micro-organisms. *Journal of Physics: Condensed Matter*, 21, 200301.
- Giurfa, M. & Menzel, R. (2013). Cognitive components of insect behavior. In: Menzel R and Benjamin PR (Eds). *Invertebrate Learning and Memory*, pp. 14-25, Elsevier Associative Press. Amsterdam, London, Heidelberg.
- Godfrey-Smith, P. (2002). Environmental Complexity and the evolution of cognition. In R. Sternberg & J. Kaufman (Eds.), *The evolution of intelligence* (pp. 223–250). London: Lawrence Erlbaum Associates.
- Held, R., & Hein, A. (1963). Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56(5), 872–876.

- Heard, E., & Martienssen, R. (2014). Transgenerational Epigenetic Inheritance: Myths and Mechanisms. *Cell*, 157(1): 95–109.
- Hubbard, E.M. (2007). A real red-letter day. *Nature Neuroscience*, 10(6),671-672
- Jarrell, K. F. & McBride, M. J. (2008). The surprisingly diverse ways that prokaryotes move. *Nature Reviews Microbiology*, 6, 466-476.
- Keijzer, F.A., van Duijn, M. & Lyon, P. (2013). What nervous systems do: Early evolution, input-output, and the Skin Brain Thesis. *Adaptive Behavior*, 21(2), 67-84.
- Lyon, P. (2005). The biogenic approach to cognition. *Cognitive Processing*, 7, 11–29.
- Lengeler, J. W., Müller, B. S., & diPrimio, F. (2000). Neubewertung kognitiver Leistungen im Lichte der Fähigkeiten einzelliger Lebewesen. *Kognitionswissenschaft*, 8, 160–178.
- Mingee, C.M. (2013). Retention of a Brightness Discrimination Task in *Paramecia*, *P. caudatum* , *International Journal of Comparative Psychology*, 26, 202-212.
- O'Regan, J. K. & Noe, A. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(5), 939-1031.
- Ruppert, E. E, Fox, R.S. & Barnes, R.B. (2004). *Invertebrate Zoology, A functional evolutionary approach*, 7 th ed., Brooks Cole Thomson, Belmont CA.
- Sourjik, V., & Wingreen, N.S. (2012). Responding to chemical gradients: bacterial chemotaxis. *Current Opinion in Cell Biology*, 4, 262-268.
- Thompson, E. (2007). *Mind in Life: Biology, Phenomenology, and the Sciences of Mind*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- Tooby, J. & Cosmides, L. (2005). Conceptual foundations of evolutionary psychology. In D. M. Buss (Ed.), *The Handbook of Evolutionary Psychology*, (pp. 5-67), Hoboken: Wiley.
- Tschentscher, N., Hauk, O., Fischer, M.H., Pulvermüller, F. (2012). You can count on the motor cortex: Finger counting habits modulate motor cortex activation evoked by numbers. *Neuroimage*, 59-318(4-12), 3139–3148.
- Van Duijn, M., Keijzer, F. A. & Franken, D. (2006). Principles of Minimal Cognition: Casting Cognition as Sensorimotor Coordination. *Adaptive Behavior*, 14(2), 157-170.
- Van Duijn, M. (2011). *The Biocognitive Spectrum: Biological Cognition as Variations on Sensorimotor Coordination*. Doctoral Dissertation for Philosophy. Ridderprint offsetdrukkerij b.v., Ridderkerk.
- Vogel, S. (2008). Modes and scaling in aquatic locomotion. *Integrative and Comparative Biology*, 48(6), 702–712.
- Webre, D.J., Wolanin, P.M., Stock, J.B. (2003). Bacterial chemotaxis. *Current Biology*, 13(2) , 47–49.
- Wei, Y., Wang, X., Liu, J., Nememan, I., Singh, A.H., Weiss, H. & Levin, B.R. (2011). The population dynamics of bacteria in physically structured habitats and the adaptive virtue of random motility. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* PMID: 21325053