

Aus dem Bereich Psychiatrie und Psychotherapie
der Medizinischen Fakultät
der Universität des Saarlandes, Homburg/Saar

Die neuronalen Korrelate des Primacy-Effekts

Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Medizin

der Medizinischen Fakultät

der UNIVERSITÄT DES SAARLANDES

2017

vorgelegt von: Alexander Faißt
geb. am: 18.5.1978 in Saarbrücken

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	5
Abstract	6
1 Einleitung	7
1.1 Magnetresonanztomographie (MRT)	7
1.1.1 Einführung	7
1.1.2 Historie	7
1.1.3 Physikalische Grundlagen	8
1.1.4 Sequenzen	10
1.1.5 Relaxation	10
1.1.5.1 T1- / Longitudinale Relaxation	10
1.1.5.2 T2-T2* - / Transversale Relaxation	11
1.1.6 Funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT)	11
1.2 Das Gedächtnis	12
1.2.1 Unterteilung des Gedächtnisses anhand der zeitlichen Aufrechterhaltung von Informationen	12
1.2.1.1 Das sensorische Gedächtnis	12
1.2.1.2 Das Kurzzeitgedächtnis	13
1.2.1.3 Das Arbeitsgedächtnis	13
1.2.1.4 Das Langzeitgedächtnis	13
1.2.2 Unterteilung des Gedächtnisses anhand der Bedeutung der Information	14
1.2.2.1 Deklaratives Gedächtnis	14
1.2.2.1.1 Das semantische Gedächtnis	14
1.2.2.1.2 Das episodische Gedächtnis	14
1.2.2.2 Prozedurales Gedächtnis	14

1.3	Der Primacy-Effekt in der Experimentalpsychologie.....	15
1.4	Das Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley und Hitch.....	18
1.4.1	Die zentrale Exekutive.....	18
1.4.2	Die phonologische Schleife.....	19
1.4.3	Der räumlich-visuelle Notizblock	21
1.4.4	Der semantische Puffer	21
1.5	Die duale Architektur des verbalen Arbeitsgedächtnisses	22
1.6	Artikulatorische Suppression	24
1.7	Eigene Vorstudien zum Primacy-ähnlichen Effekt im verbalen Arbeitsgedächtnis	24
1.8	Ziel der Studie	26
2	Material und Methoden.....	28
2.1	Verhaltensexperiment.....	28
2.1.1	Probanden	28
2.1.2	Experimentelles Design (Stimulationsprotokoll)	28
2.1.3	Versuchsablauf.....	31
2.1.4	Datenverarbeitung und statistische Analyse.....	31
2.2	fMRT-Experiment	32
2.2.1	Probanden	32
2.2.2	Experimentelles Design (Stimulationsprotokoll)	32
2.2.3	Versuchsablauf.....	33
2.2.4	Datenverarbeitung und statistische Analyse.....	33
2.2.4.1	Auswertung der Verhaltensdaten	33
2.2.4.2	Auswertung der fMRT-Daten	33
2.2.4.2.1	Preprocessing (Vorverarbeitung).....	34
2.2.4.2.2	Statistisches Modell	35

3	Ergebnisse	38
3.1	Verhaltensexperiment.....	38
3.2	fMRT-Experiment.....	39
3.2.1	Verhaltensdaten.....	39
3.2.2	fMRT-Daten.....	40
3.2.2.1	Imaging-Daten.....	40
3.2.2.2	Konnektivitätsanalyse.....	43
4	Diskussion	45
4.1	Welche Gehirnregionen sind funktionell am Zustandekommen des Primacy-Effekts beteiligt?.....	47
4.2	Veränderungen des Primacy-Effekts bei neuropsychiatrischen Erkrankungen: Weitere Evidenz für beteiligte Gehirnregionen.....	53
4.3	Neuropsychologische Erklärungsmodelle für Primacy-Effekte.....	54
5	Zusammenfassung der Diskussion	59
6	Bibliographie	61
7	Abbildungsverzeichnis	72
8	Tabellenverzeichnis	75
9	Stichwortverzeichnis	76
10	Publikationen	77
11	Danksagung	78
12	Lebenslauf Fehler! Textmarke nicht definiert.	

Zusammenfassung

Der Primacy-Effekt beschreibt die Tatsache, dass bei einer Präsentation von mehreren Items das erste Item besser wiedererkannt wird als die folgenden. Klassischerweise tritt der Effekt bei der Wiedererkennung von Worten aus langen Wortlisten auf. Aktuelle Studien zeigen beim Einsatz von artikulatorischer Suppression einen Primacy-ähnlichen Effekt auch im Kurzzeitgedächtnis. Bemerkenswerterweise tritt der Effekt nicht beim Rehearsal, also dem ständigen innerlichen Wiederholen der Items auf. Die vorliegende Studie nutzt die funktionelle Kernspintomographie (fMRT), um die neuronalen Korrelate des Primacy-Effekts zu lokalisieren. Hierzu wurde aufbauend auf einem vorangegangenen fMRT-Experiment (Gruber, 2001), welches bei der Wiedererkennung von vorgegebenen Buchstaben unter artikulatorischer Suppression einen Primacy-Effekt zeigte, ein auf fMRT-Bedingungen ausgelegtes experimentelles Design gewählt, welches die statistische Trennung zwischen Encoding-, Maintenance- und Recognitionsphase ermöglichte.

Zur Validierung des experimentellen Designs wurde ein Verhaltensexperiment durchgeführt, welches ebenfalls einen Primacy-Effekt unter artikulatorischer Suppression zeigte. Daraufhin wurde das fMRT-Experiment mit insgesamt 12 Probanden durchgeführt. Die Ergebnisse offenbarten, wie auch schon in den Vorexperimenten zu sehen, in den Verhaltensdaten einen signifikanten Primacy-Effekt, in den fMRT-Daten Aktivierungen im linkshemisphärischen prämoto-parietalen Areal unter Rehearsal-Bedingungen sowie bilaterale präfronto-parietale Aktivierungen unter artikulatorischer Suppression. Die Konnektivitätsanalyse ergab eine Interaktion zwischen dem rechten frontalen Operculum und dem bilateralen Hippocampus, welche vermuten lässt, dass der erste Buchstabe in das Langzeitgedächtnis übernommen wurde und daher besser wiedererkannt wird als die folgenden Buchstaben.

Abstract

The „Primacy-Effect“ describes the phenomenon that items at the first position in a word list are significantly easier to memorize than items at positions in the middle. Classically, that effect occurs when a long word list has to be recalled. Current studies showed a similar effect by using the short-term memory under articulatory suppression. Remarkably, that effect did not occur under articulatory rehearsal, which means the permanent recapitulation of the presented items. The present study used functional magnetic resonance imaging (fMRI) to localize the neural correlates of the Primacy-Effect. Based on a previous study (Gruber, 2001), which showed a Primacy-Effect under articulatory suppression, we created an experimental design, which enabled us to separate the different phases (encoding phase, maintenance phase, recognition phase) statistically.

As expected, the result showed the typical activation under articulatory rehearsal and suppression. Furthermore, comparing the recognition of the first item versus the recognition of items in the middle, we found the right frontal operculum being stronger coupled with the bilateral hippocampus in the first case. These results showed a clear Primacy-Effect in the working memory, and we suppose that this can be explained by the transition of the first item into the long-term memory.

1 Einleitung

1.1 Magnetresonanztomographie (MRT)

1.1.1 Einführung

Die Magnetresonanztomographie (MRT) ist ein bildgebendes Verfahren, welches auf dem Einsatz eines starken Magnetfeldes in Verbindung mit hochfrequenten Radiowellen beruht. Mithilfe der Magnetresonanztomographie ist es möglich, ohne den Einsatz ionisierender Strahlung nichtinvasiv kontrastreiche Schichtaufnahmen des menschlichen Körpers anzufertigen. Abhängig von Struktur, Funktion und Metabolismus lässt sich dabei Gewebe durch unterschiedliches Verhalten differenzieren.

1.1.2 Historie

Die Physiker Felix Bloch und Edward Purcel beschreiben 1946 unabhängig voneinander die kernmagnetische Resonanz (NMR) und erhielten hierfür 1952 den Nobel-Preis. 1973 gelang es Paul Lauterburg durch den Einsatz von Magnetfeldgradientenspulen, mithilfe der NMR erste Bildgebungen zu erzeugen. 1990 beschrieben Ogawa et al. den BOLD-Effekt (Kapitel 1.1.6) aufbauend auf der Erkenntnis, dass sich die magnetischen Eigenschaften des Hämoglobins abhängig von ihrem Oxygenierungsgrad verändern (Pauling, 1935).

1.1.3 Physikalische Grundlagen

Zur Bildgebung in der klinischen MRT werden Wasserstoffatomkerne (^1H) zur Bildgebung genutzt, welche als Kern ein Proton besitzen, um das ein Elektron kreist. Atomkerne mit ungerader Protonen- oder Neutronenzahl verfügen

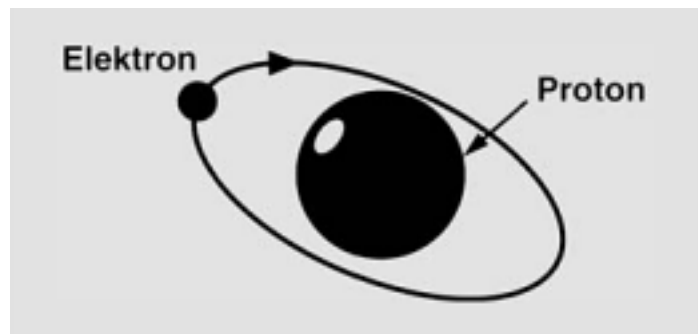


Abbildung 1 - Aufbau eines Wasserstoffatomkerns (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009)

über einen sogenannten Spin (Eigendrehimpuls), welcher dazu führt, dass sich das Proton wie ein Kreisel verhält. Der Spin kann nicht von außen beeinflusst werden und ist ständig vorhanden. Durch die rotierende elektrische Ladung besitzt das Wasserstoffatom ein *magnetisches Moment B* , welches es für Magnetfelder und elektromagnetische Wellen beeinflussbar macht und dazu führt, dass Bewegungen des Wasserstoffatoms durch die Erzeugung einer Spannung innerhalb einer Empfangsspule messbar sind. Ist nun ein äußeres Magnetfeld B_0 vorhanden, richtet es die Spins entlang des Feldes parallel oder antiparallel aus. Die Spins reagieren hierbei mit einer Präzessionsbewegung. Die Frequenz der Bewegung ist charakteristisch und wird *Larmorfrequenz* genannt. Sie ist proportional zur Stärke des äußeren Magnetfelds. Nachdem sich die Spins ausgerichtet haben und in einen stabilen Zustand kommen, baut sich durch die Addierung der Magnetvektoren der einzelnen Spins eine *Längsmagnetisierung M_z* auf. Wird dann mithilfe eines Hochfrequenzimpulses (HF- oder RF-Impuls) eine starke elektromagnetische Welle eingebracht, deren Frequenz genau der Larmorfrequenz entspricht, wird eine Auslenkung um 90° erzeugt, wodurch die gesamte Magnetisierung M_z in die XY-Ebene umgeklappt wird. Die Bewegung des nun vorhandenen Summenvektors M_{XY} agiert wie ein Generator und induziert in der Empfangsspule eine Spannung, welche mithilfe von Computerprogrammen aufbereitet und dargestellt werden kann (Abbildung 2). (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009).

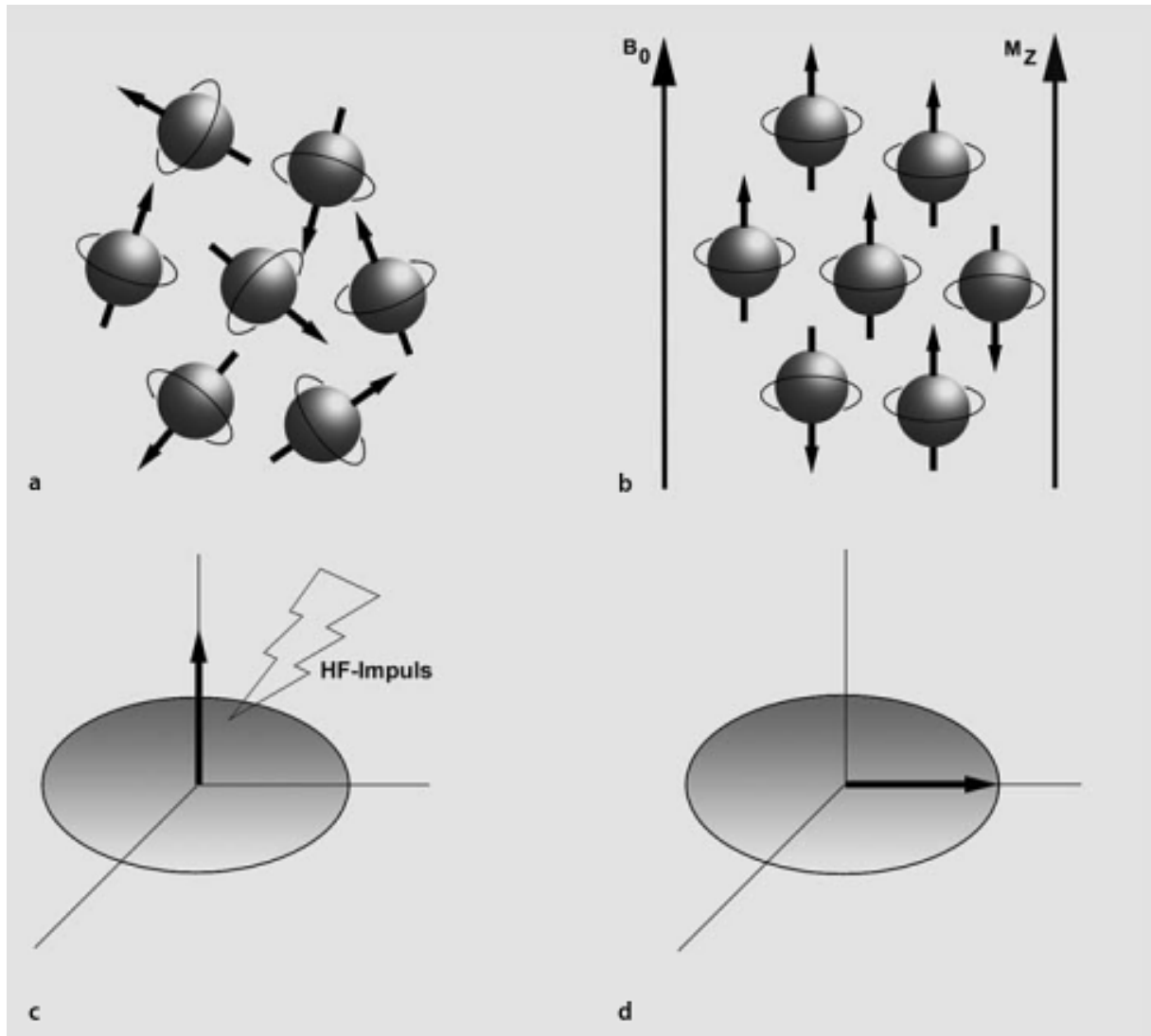


Abbildung 2 - Rotation der Spins ohne äußeres Magnetfeld (a). Ausrichtung der Spins innerhalb eines äußeren Magnetfeldes B_0 , die sich als Längsmagnetisierung M_z zeigt (b). Durch einen HF-Impuls (c) kann eine Auslenkung des Vektors um 90° erreicht werden, wodurch die Längsmagnetisierung als M_{xy} vorhanden ist (Weishaupt, Köchli, & Marinček, 2009).

1.1.4 Sequenzen

Im MRT gibt es eine Vielzahl möglicher Sequenzen, die der Bildgewinnung dienen. Als Beispiel sei hier die häufig angewendete Spinecho (SE)-Sequenz erklärt. Der besondere Vorteil der SE-Sequenz liegt in ihrer Unempfindlichkeit gegenüber Feldinhomogenitäten, was in einer sehr guten Bildqualität resultiert. Zu Beginn der Sequenz wird ein 90° -Impuls zur Anregung genutzt, sodass die gesamte Magnetisierung in die XY-Ebene präzediert. Kurz danach erfolgt der Zerfall des Signals durch Dephasierung (T_2 und T_2^* , siehe Kapitel 1.1.5.2). Nachdem die Hälfte der gewünschten Echozeit ($TE / 2$) verstrichen ist, wird ein 180° -Impuls gesendet. Dieser dreht die Reihenfolge der Spins um, und die vordersten sind ab dann die hintersten. Da Letztere aufgrund der Feldinhomogenität schneller drehen, holen sie wieder auf. Am Ende der Echozeit TE treffen sich schnelle und langsame Spins alle wieder in Phase und es kommt zum Echo. Durch den 180° -Impuls zur Hälfte der Echozeit TE werden die Magnetfeldinhomogenitäten korrigiert, um ein T_2 -gewichtetes Echo zu erhalten. (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009).

1.1.5 Relaxation

Nachdem die Spins, wie in Kapitel 1.1.3 erläutert, durch einen HF-Impuls um 90° ausgerichtet wurden, bewirken zwei unabhängige Vorgänge, dass die transversale Magnetisierung und damit das MR-Signal abnimmt und die Spins wieder im äußeren Magnetfeld ausgerichtet werden: Die Spin-Gitter-Wechselwirkung (T_1 -Relaxation) sowie die Spin-Spin-Wechselwirkung (T_2 -Relaxation). (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009).

1.1.5.1 T_1 - / Longitudinale Relaxation

Das Zurückgehen der Magnetisierung aus der transversalen Ebene in die longitudinale Ebene entlang des äußeren Magnetfeldes bewirkt eine Abgabe von Energie an die Umgebung (daher wird die T_1 -Relaxation auch Spin-Gitter-Relaxation genannt). Die Zeitkonstante dieses

Vorgangs wird T1 genannt und hängt ab von der Stärke des äußeren Magnetfeldes und der Bewegung der Moleküle. (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009).

1.1.5.2 T2-T2* - / Transversale Relaxation

Unmittelbar nach der Anregung durch den Hochfrequenzimpuls präzedieren die Spins synchron, was als Phasenkohärenz bezeichnet wird. Mit der Zeit ändern sich allerdings die Drehbewegungen der Spins, und die Phasenkohärenz geht verloren. Dadurch heben sich die einzelnen Magnetvektoren der Spins gegenseitig auf, wodurch der Gesamtvektor kleiner wird und die Transversalmagnetisierung sinkt. Die T2-Relaxation beruht also auf dem Energieaustausch zwischen den Spins, ohne dass Energie an die Umgebung abgegeben wird.

Die transversale Relaxation besteht aus zwei Komponenten:

- Magnetfeldveränderungen durch benachbarte Spins, welche sich gegenseitig beeinflussen, lösen die Phasenkohärenz auf, und es kommt zur Dephasierung (Außer-Phase-Geraten der Spins). Die Zeitkonstante dieser Komponente ist T2.
- Inhomogenitäten des äußeren Magnetfeldes, welche durch die untersuchende Person oder das Gerät verursacht werden, bewirken ebenfalls eine zusätzliche Dephasierung, sodass das Signal nicht nur mit T2, sondern noch schneller mit T2* zerfällt. Mit der Hilfe von Spinecho-Sequenzen (1.1.4) kann der T2* vermindert werden.

(Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009)

1.1.6 Funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT)

Die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) ist ein bildgebendes Verfahren, um physiologische Vorgänge im Körper mithilfe der Magnetresonanztomographie und anhand der Blutoxygenierung visuell darstellen zu können. Pauling beschrieb 1935 die Abhängigkeit der

magnetischen Eigenschaften des Hämoglobins von dessen Oxygenierungsgrad. Ogawa beschrieb erstmalig den BOLD (blood oxygenation level dependent)-Effekt in vivo an Probanden (Ogawa et al., 1990). Hierauf aufbauend nutzt die funktionelle Magnetresonanztomographie den BOLD-Effekt, um Durchblutungsänderungen in Arealen zu ermitteln. Um Durchblutungsunterschiede zu lokalisieren, wird die Aufnahme mithilfe von statistischen Berechnungsverfahren mit einer Kontrollaufnahme verglichen, in der keine offensichtliche Aktivität stattfand. Zu beachten ist hierbei, dass nicht die tatsächliche neuronale Aktivität gemessen wird, sondern nur die vermutlich im Rahmen der Aktivität auftretende Durchblutungssteigerung.

1.2 Das Gedächtnis

Unter dem Begriff „Gedächtnis“ verstehen wir die Fähigkeit, Informationen aufzunehmen, zu ordnen, zu speichern und wieder abzurufen. Die Informationen, die ein Lebewesen permanent wahrnimmt, sind sehr vielfältig. Viele Informationen sind irrelevant, andere dienen für kurzfristige Entscheidungen und wieder andere haben so starke Bedeutung, dass sie langfristig gespeichert werden. Man unterteilt das Gedächtnis in Bezug auf die zeitliche Aufrechterhaltung (Kapitel 1.2.1) und nach Art der Gedächtnisinhalte (Kapitel 1.2.2).

1.2.1 Unterteilung des Gedächtnisses anhand der zeitlichen Aufrechterhaltung von Informationen

1.2.1.1 Das sensorische Gedächtnis

Das sensorische Gedächtnis empfängt alle Wahrnehmungen der Sinnesorgane eines Lebewesens. Die Informationen werden nur sehr kurze Zeit aufrechterhalten und wieder vergessen, sofern sie nicht ins Kurzzeitgedächtnis aufgenommen werden. Eine Bewertung der Informationen und ein Abgleich mit Informationen aus dem Langzeitgedächtnis finden hier

noch nicht statt. Stattdessen dient das sensorische Gedächtnis als Aufmerksamkeitssteuerung. Man unterscheidet das echoische (auditive) und das ikonographische (visuelle) Gedächtnis.

1.2.1.2 Das Kurzzeitgedächtnis

Das Kurzzeitgedächtnis (KZG) ist ein Zwischenspeicher, in dem Informationen kurze Zeit (Sekunden bis wenige Minuten) aufrecht erhalten werden können. Laut Miller ist die Kapazität auf 7 ± 2 Informationen begrenzt (Miller, 1956). Im Kurzzeitgedächtnis werden Informationen bewertet und verarbeitet. Wichtige Inhalte können in das Langzeitgedächtnis übergehen. Das Kurzzeitgedächtnis wird als ein Bereich gesehen, in dem eingehende Informationen aufgenommen und verarbeitet werden, und dann entweder vergessen oder ins das Langzeitgedächtnis übernommen werden können.

1.2.1.3 Das Arbeitsgedächtnis

Das Arbeitsgedächtnis ist ein Unterbereich des Kurzzeitgedächtnisses. Hier werden Informationen aufrechterhalten, um sie zu speichern und zu verarbeiten. Baddeley und Hitch erarbeiteten 1974 ein einflussreiches Modell zum Arbeitsgedächtnis, in welchem verschiedene (Sub-)Systeme für die Verarbeitung und Aufrechterhaltung unterschiedlicher Informationen verantwortlich sind (siehe Kapitel 0).

1.2.1.4 Das Langzeitgedächtnis

Im sogenannten Langzeitgedächtnis (LZG) werden Informationen ohne Zeitbegrenzung gespeichert. Eine Begrenzung der Kapazität oder eine Begrenzung der Zeit, während der die Inhalte gespeichert werden können, ist nicht bekannt. Allerdings können auch Informationen im Langzeitgedächtnis verblässen. Damit Informationen ins Langzeitgedächtnis überführt werden können, müssen sie erst im Kurzzeitgedächtnis verarbeitet werden.

1.2.2 Unterteilung des Gedächtnisses anhand der Bedeutung der Information

1.2.2.1 Deklaratives Gedächtnis

Das deklarative Gedächtnis umfasst die Bereiche des Langzeitgedächtnisses, die aktiv verbalisiert werden können. Das Individuum ist sich dieser Information bewusst. Man unterteilt das deklarative Gedächtnis in das semantische (Kapitel 1.2.2.1.1) und das episodische (Kapitel 1.2.2.1.2) Gedächtnis.

1.2.2.1.1 Das semantische Gedächtnis

Das semantische Gedächtnis enthält das vom Individuum unabhängige Faktenwissen („Der Tag hat 24 Stunden“, „Italien ist ein europäisches Land“).

1.2.2.1.2 Das episodische Gedächtnis

Das episodische Gedächtnis beinhaltet Informationen, die sich auf persönliche Erfahrungen beziehen und zeitlich in einen Zusammenhang gebracht werden können („Letztes Weihnachtsfest“, „Meine Führerscheinprüfung“).

1.2.2.2 Prozedurales Gedächtnis

Das prozedurale Gedächtnis beinhaltet Informationen, die vom Individuum unbewusst eingesetzt werden. Hierzu zählen zum Beispiel motorische Fähigkeiten wie Schlittschuhlaufen, Fahrradfahren und Schuhebinden. Dieses Wissen kann nicht verbal wiedergegeben werden.

1.3 Der Primacy-Effekt in der Experimentalpsychologie

In früheren Studien wurde anhand unterschiedlicher Gedächtnisaufgaben gezeigt, dass die Erinnerungsqualität an ein zu merkendes Item stark von der Position innerhalb der Itemreihe abhängt. Dies wird in der Literatur als „Serial Position Effect“ bezeichnet. Besonders auffällig ist die im Vergleich zu den Items in der Reihenmitte höhere Wiedererkennung bzw. Wiedergaberate der ersten und der letzten Items, was in einer u-förmigen Kurve resultiert. Dieses Phänomen nennt man den Primacy- (die Items zu Beginn einer Liste werden besser behalten als die in der Mitte) bzw. Recency-Effekt (die Items am Ende einer Liste werden besser gemerkt als die mittigen). Ebbinghaus beschrieb 1885 als Erster diese Phänomene (Ebbinghaus, 1885). Er baute aus sogenannten „Konsonant-Vokal-Konsonant-Kombinationen“ Hunderte sinnlose Silben zusammen, die er anschließend lernte und wiedergab. Anhand seiner Auswertungen beschrieb er als Erster die „Serial Position Curve“ (Abbildung 3).

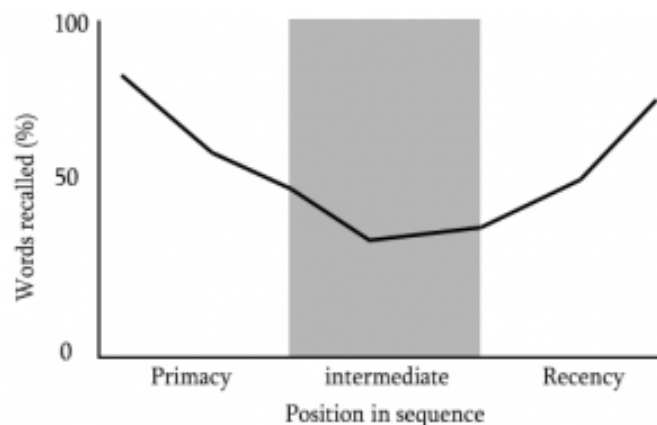


Abbildung 3 - Serial Position Curve – Das Diagramm zeigt die Wiedergaberate von Worten anhand ihrer Position in einer Wortliste (Quelle: <http://www.laymanpsych.com>)

Sands und Wright (1985) zeigten, dass auch Rhesusaffen diese Effekte zeigen. Dem Versuchsaffen wurden nacheinander zehn Bilder präsentiert. Nach der Darbietung erschien ein

weiteres Bild, von dem der Affe durch Tastendrucke entscheiden sollte, ob es in den vorangegangenen enthalten war. Als Kontrollproband diente eine Versuchsperson. Der Affe zeigte ebenso wie der Kontrollproband bei der Auswertung der gegebenen Antworten eine u-förmige Serial Position Curve, die sich nur durch einen gleichmäßigen Performanceunterschied über alle Positionen hinweg unterschied.

Trotz einer großen Anzahl Studien in den letzten Jahrzehnten konnte bis heute keine eindeutige Erklärung für das Auftreten der genannten Effekte gefunden werden. Die Literatur bietet mehrere Erklärungsansätze. Einer davon beruht auf dem Short- und Longtime-Memory-Modell (Dual-Store Model) von Atkinson (1968). Der Primacy-Effekt wird hier durch eine erhöhte Rehearsal-Rate der ersten Items begründet. So habe der Proband die Möglichkeit, noch während des Darbietungsablaufes die schon präsentierten Items zu wiederholen, wodurch diese eine höhere Chancen hätten, in das Langzeitgedächtnis übertragen zu werden, was wiederum eine bessere Speicherung zur Folge habe. Da hierdurch die ersten Items wesentlich häufiger aufgesagt würden als die Items in der Mitte der Liste, entstünde nach dieser Theorie der Primacy-Effekt auf diese Weise. Titus (Titus, 1991) stellte diese Theorie allerdings infrage. Er präsentierte Probanden Listen mit zwölf einsilbigen konkreten Nomen, die der Thorndike-and-Lorge-Liste (Thorndike & Lorge, 1944) entnommen wurden, mit Frequenzen von 0.5, 1 oder 2 pro Sekunde. Eine Gruppe sollte sich während der Präsentation auf die schon gezeigten Nomen konzentrieren (Rehearsal), während sich die andere Gruppe ausschließlich auf das aktuell sichtbare Nomen konzentrierte (Non-Rehearsal). Danach gaben sie die Nomen wieder. Die Serial Position Curve zeigte für die Wiedergabe der ersten Items keine signifikanten Unterschiede zwischen Rehearsal und Non-Rehearsal, was die Hypothese widerlegt, dass der Primacy-Effekt durch die höhere Wiederholungsrate bei Rehearsal des ersten Items zustande komme.

Das Auftreten des Recency-Effekts wird seinerseits mit dem Verbleiben der letzten Items im Kurzzeitgedächtnis nach der Darbietung begründet. Für diese Theorie spricht die Beobachtung, dass der Recency-Effekt abnimmt, je größer die Zeit zwischen Darbietung und Abruf ist, bzw. wenn zwischen Darbietung und Abruf Ablenkungsaufgaben (Rechenaufgaben o. Ä.) durchgeführt werden. So präsentierte Jahnke (1968) Probanden Listen mit Längen von 6, 10 und 15 Wörtern mit der Frequenz von einem Wort pro Sekunde. Danach folgte ein Intervall mit einer Länge von 0, 3, 9 oder 18 Sekunden, in dem die Probanden rückwärts zählten. Dabei zeigte sich, dass die letzten Wörter mit zunehmender Intervalllänge zunehmend schlechter wiedergegeben wurden. Gegen diese Theorie spricht allerdings das Vorhandensein des Recency Effektes bei Informationen, die weit in der Vergangenheit liegen. Baddeley beschreibt eine Studie, in der er Probanden Sportereignisse einer Saison wiedergeben ließ. Erstaunlicherweise erinnerten sich die Probanden signifikant häufiger an die Spiele zu Beginn und zu Ende der Saison, was sicherlich nicht mit einem Verbleib der letzten Spiele im Kurzzeitgedächtnis oder einer höheren Rehearsal-Rate erklärt werden kann.

Da serielle Positioneffekte bei unterschiedlichen Spezies und unter unterschiedlichen experimentellen Setups auftreten (z.B. bei Ratten in einer räumlichen Erinnerungsaufgabe oder bei Tauben bei einem seriellen Wiedererkennungstasks) gehen Castro und Larsen (1992) davon aus, dass die seriellen Positioneffekte (Serial Position Curve) charakteristisch für Lernen und Erinnerung im Allgemeinen sei. Larsen und Castro vertreten daher die Theorie der Entstehung von kontextabhängigen oder geformten Assoziationen. Bezogen auf diese Theorie gibt es zwei Arten von Gedächtnisprozessen oder -systemen, welche sich dadurch unterscheiden, wie individuelle Informationen im Gedächtnis abgelegt werden. Der Recency-Effekt wird mit damit erklärt, dass individuelle Informationselemente im Gedächtnis durch die Stärke der Assoziationen, die zwischen Repräsentationen der stimulierenden Ereignisse geformt werden, repräsentiert werden. Der Primacy-Effekt wird durch geformte assoziative Prozesse erklärt, in

denen individuelle Elemente interaktiv kombiniert werden zu eindeutigen Repräsentationen oder Anordnungen, und im Gedächtnis abgespeichert werden.

1.4 Das Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley und Hitch

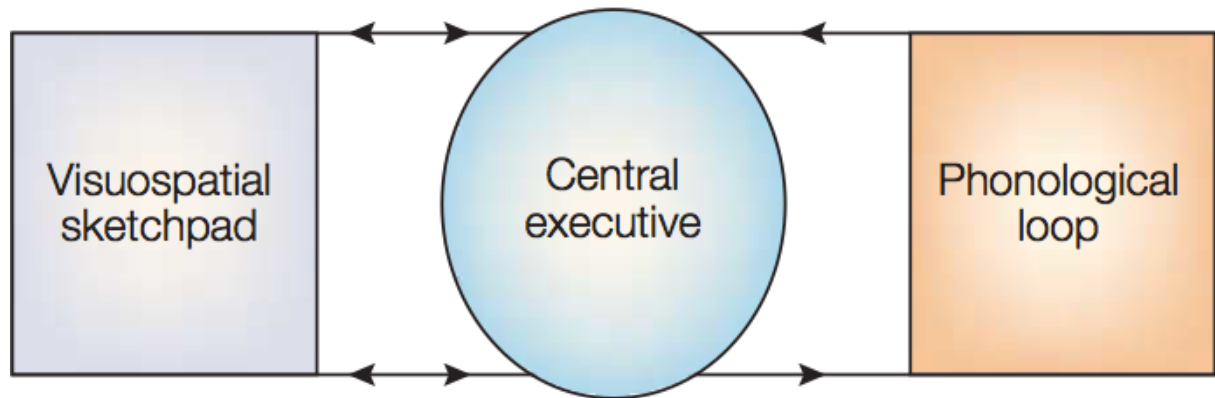


Abbildung 4 - Das Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley und Hitch – Die zentrale Exekutive als zentrales Steuerzentrum mit den beiden Komponenten „Visuell-Räumlicher Notizblock“ und der „Phonologischen Schleife“ (Baddeley & Hitch, 1974)

Baddeley und Hitch (1974) erarbeiteten ein Modell des Arbeitsgedächtnisses, welches für die kurzzeitige Aufnahme und Speicherung von Informationen verantwortlich ist. Aufgrund der Erkenntnis, dass unterschiedliche Aufgabentypen durchaus parallel ausgeführt werden können, während Aufgaben des gleichen Typs schlecht oder gar nicht parallel verarbeitet werden können, ging Baddeley davon aus, dass das Arbeitsgedächtnis aus mehreren Komponenten besteht, die parallel arbeiten können. Baddeley beschreibt insgesamt drei Komponenten:

1.4.1 Die zentrale Exekutive

Die zentrale Exekutive ist die wichtigste Komponente innerhalb des Arbeitsgedächtnismodells von Baddeley. Sie koordiniert die Verarbeitung von Informationen innerhalb des Arbeitsgedächtnisses, übernimmt die Kontrolle über die Subsysteme (siehe Kapitel 1.4.2 und 1.4.3) und ist an der Übergabe von Informationen an das LZG beteiligt (Baddeley, 2003).

Generell lässt sich sagen, dass sich hier die Prozesse befinden, die nicht in den Subsystemen abgebildet sind.

1.4.2 Die phonologische Schleife

Die phonologische Schleife ist in der Lage, Informationen in einem artikulatorischen, sprachnahen Format aufrechtzuerhalten. Sie enthält insgesamt zwei Unterkomponenten: Einerseits den phonologischen Speicher, der Informationen eine kurze Zeit lang speichern kann, bis sie verblasen. Andererseits den artikulatorischen Rehearsal-Prozess, der einer stillen, gesprochenen Wiederholung von Inhalten dient, und somit Informationen durch wiederholtes, innerliches Aufsagen aufrechterhält (Abbildung 5). Insgesamt ist die phonologische Schleife nach Auffassung einiger Autoren in der Lage, Informationen bis zu einer Länge von 1,5 – 2 Sekunden zu bewahren. Wird diese Grenze überschritten, verblasen Inhalte und sind nicht mehr, oder nur noch in schlechter Erinnerungsqualität, abrufbar.

Auditiv präsentierte Informationen, wie beispielsweise Wörter oder Buchstaben, gelangen direkt in die phonologische Schleife. Werden diese Informationen allerdings visuell aufgenommen, beispielsweise beim Lesen, müssen sie erst durch innerliches Aufsagen in die phonologische Schleife transferiert werden (Abbildung 5 (d, e, c)). Die phonologische Schleife wird als „innere Stimme“ aufgefasst und spielt eine Rolle beim Erlernen von Vokabeln und Sprachen (Baddeley, Gathercole, & Papagno, 1998).

Mehrere Phänomene weisen auf die Existenz der phonologischen Schleife hin:

1. Der Effekt der phonologischen Ähnlichkeit („phonological similarity effect“)

Studien (Baddeley A. , 1966) zeigen eine signifikant verminderte Wiedergabequalität bei Inhalten, welche eine phonologische Ähnlichkeit aufweisen (z.B. „e p t d c b“ oder „wau-mau-tau“). Im Gegensatz dazu weisen Inhalte, die ähnliche Bedeutungen haben,

diesen Effekt nicht auf. Daher wird vermutet, dass sprachliche Inhalte grundsätzlich phonologisch codiert und in der phonologischen Schleife gespeichert werden.

2. Wortlängeneffekt

Dem Wortlängeneffekt liegt die Beobachtung zugrunde, dass kurze Wörter besser gemerkt werden können als lange, da innerhalb der vermuteten Kapazitätsgrenze der phonologischen Schleife von 2 Sekunden mehr kurze als lange Wörter Platz finden.

3. Artikulatorische Suppression

Werden Probanden nach der Präsentation von verbalen Inhalten aufgefordert, eine weitere verbale Tätigkeit auszuführen, beispielsweise zu zählen oder zu sprechen, sinkt die Wiedergabequalität der präsentierten Inhalte signifikant. Dies spricht ebenfalls für die Existenz der phonologischen Schleife.

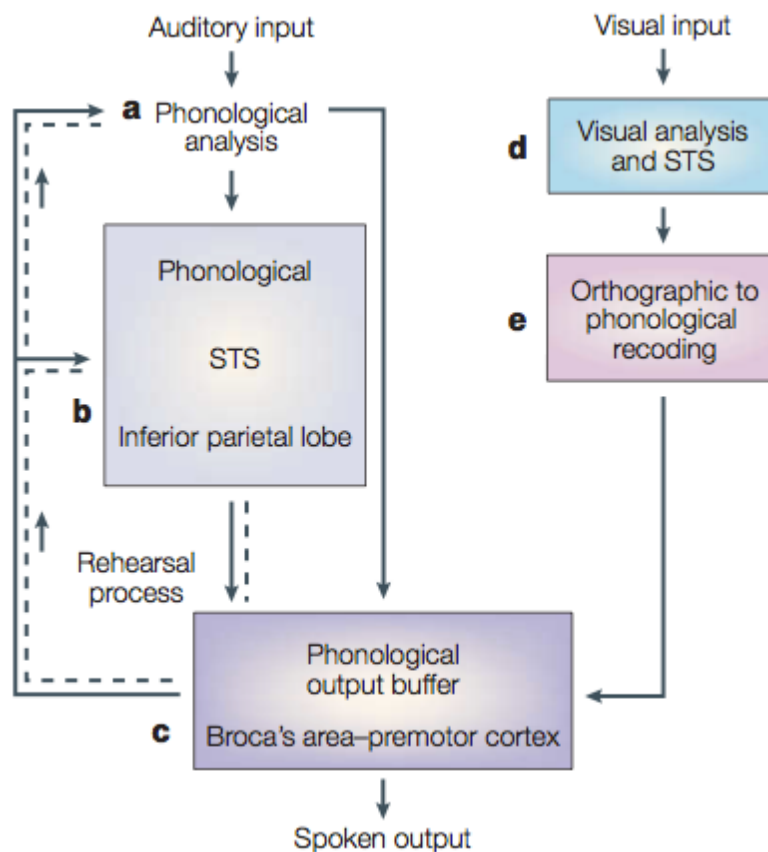


Abbildung 5 - Ein funktionales Modell der phonologischen Schleife (Baddeley et al., 2003).

1.4.3 Der räumlich-visuelle Notizblock

Der räumlich visuelle Notizblock (visuospatial sketchpad) dient der Speicherung von räumlichen und visuellen Informationen. Wie auch die phonologische Schleife verfügt der räumlich visuelle Notizblock nur über eine eingeschränkte Kapazität und kann so nur eine bestimmte Anzahl an Informationen aufrechterhalten. Baddeley (2003) spricht von maximal 3-4 Objekten und erklärt diese Annahme mit dem Effekt der sogenannten „Veränderungsblindheit“ (change blindness) (Simons & Levin, 1997). Betrachtet ein Proband eine Szenerie und wird dabei kurzzeitig abgelenkt, erkennt er selbst auffällige Veränderungen in der Szenerie häufig nicht mehr. Offensichtlich besteht der räumlich-visuelle Notizblock aus 2 voneinander unabhängigen Systemen: einerseits für die Verarbeitung und Speicherung von räumlichen Informationen („Objektposition“), andererseits für die Verarbeitung und Speicherung von visuellen Eigenschaften (wie „Farbe“). Mehrere Erkenntnisse erhärten diese Vermutungen. So zeigten Klauer und Zhao (2004), dass die Performance bei räumlichen Aufgaben durch eine weitere räumliche Aufgabe gestört wird, nicht aber beim Hinzufügen einer visuellen Aufgabe. Dies zeigt sich auch umgekehrt bei visuellen Aufgaben (Klauer & Zhao, 2004). Weitere Evidenz für die Existenz von zwei getrennten Systemen für die Verarbeitung und Aufrechterhaltung von räumlichen und visuellen Informationen lieferte eine PET-Studie. Hier erwies sich, dass räumliche Aufgaben rechtslaterale Aktivierungen zeigen, während visuelle Aufgaben linkslaterale Aktivierungen aufwiesen (Smith & Jonides, 1997).

1.4.4 Der semantische Puffer

Nachdem 1974 das Drei-Komponenten-Modell von Baddeley und Hitch veröffentlicht worden war, wurde es in vielen neuropsychologischen und Neuroimaging-Studien untersucht. Hierbei zeigten sich Phänomene, die mit dem Originalmodell nicht erklärt werden konnten. So fehlt im Drei-Komponenten-Modell eine Komponente, die sogenanntes „Chunking“ erklärt. Das

Chunking ermöglicht das Zusammenfassen von Informationen und erlaubt, Sätze von bis zu 15 Wörtern durch logische Verbindung zu behalten (z.B. durch Eselsbrücken) und damit die Gedächtnisspanne zu erweitern. Daher ergänzte Baddeley im Jahr 2000 sein Drei-Komponenten-Modell um ein weiteres Element, den semantischen Puffer (Baddeley, 2000). Den semantischen Puffer verstand er als ein multimodales Speichermodul, welches visuelle und phonologische Informationen als Episoden verknüpfen und speichern kann. Die multimodale Ausrichtung ermöglicht zudem die Interaktion mit den phonologischen und visuellen Modulen sowie die Verknüpfung der Informationen.

1.5 Die duale Architektur des verbalen Arbeitsgedächtnisses

In vorangegangenen behavioralen und fMRT-Studien konnte gezeigt werden, dass das verbale Arbeitsgedächtnis des Menschen auf einer dualen Architektur aufbaut. Das Aufrechterhalten von verbalen Informationen durch sogenanntes Rehearsal, also das ständige innere Aufsagen, wird durch ein entwicklungsgeschichtlich vermutlich jüngeres System ermöglicht. Dieses ist implementiert in links-hemisphärischen, prämotorischen und parietalen Arealen, die auch das Broca-Sprachzentrum einschließen. Das entwicklungsgeschichtlich vermutlich ältere System ist bilateral, präfronto-parietal angeordnet und lässt sich auch bei nicht-menschlichen Primaten finden (Goldman-Rakic, 1996). Abbildung 6 (links, untere Abbildung) zeigt Aktivierungen, die bei nicht-artikulatorischer Aufrechterhaltung von Informationen auftraten (Gruber & von Cramon, 2003). Zusätzlich scheinen diese Regionen mit der Aufrechterhaltung visueller/visuospatialer Informationen sowie mit Aufmerksamkeitsprozessen in Zusammenhang zu stehen.

Das entwicklungsgeschichtlich jüngere System ist nur bei menschlichen Primaten bekannt. Es ist implementiert in links-hemisphärischen, prämotorischen und parietalen Arealen. Abbildung 6 zeigt auf der rechten Seite Aktivierungen, die beim artikulatorischen Rehearsal auftraten

(Gruber & von Cramon, 2003). Da diese Areale auch mit der menschlichen Sprache in Zusammenhang gebracht werden und aus der Tatsache, dass dieses System nicht bei nicht-menschlichen Primaten vorhanden ist, lässt sich schließen, dass die Entwicklung dieses Arbeitsgedächtnissystems wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Evolution der menschlichen Sprache entstand.

In Patientenstudien konnte der duale Aufbau des Arbeitsgedächtnisses anhand von Läsionsstudien bestätigt werden. So wurden zwei Patienten untersucht, die an einer isolierten linksseitigen Läsion im Broca-Areal (Patient A) bzw. an einer bilateralen Läsion entlang der anterioren Teile des mittleren frontalen Gyrus (Patient B) litten. Entsprechend des oben beschriebenen neuroanatomischen Modells des Arbeitsgedächtnisses müssten die Patienten entweder Defizite bei der artikulatorischen (Patient A) oder nicht-artikulatorischen (Patient B) Aufrechterhaltung von Informationen zeigen (doppelte Dissoziation). Beim Vergleich mit gesunden Probanden zeigte Patient A tatsächlich auffällige Defizite bei artikulatorischem Rehearsal und unauffällige Resultate bei der nicht-artikulatorischen Aufrechterhaltung von phonologischen Informationen, während Patient B ein genau umgekehrtes Verhalten zeigte, mit klaren Defiziten in der nicht-artikulatorischen Aufrechterhaltung und normalen Ergebnissen bei Aufrechterhaltung unter artikulatorischem Rehearsal (Trost & Gruber, 2012).

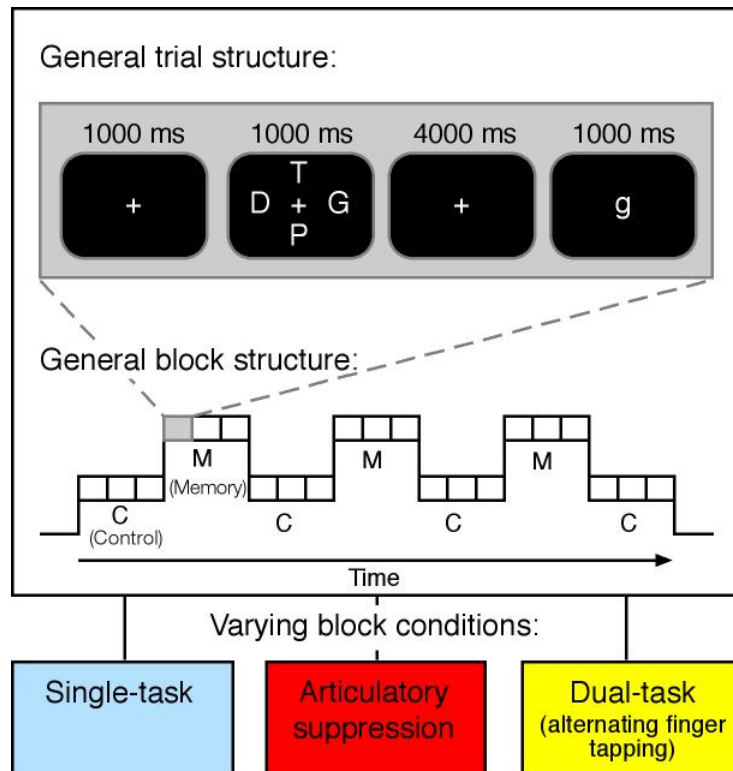


Abbildung 7 - Experimentelles Design einer vorangegangenen fMRT-Studie - Details sind im Text beschrieben (**Gruber, 2001**)

In der nachfolgenden 4000 ms dauernden Merkphase sollte der Proband a) die vier angezeigten Buchstaben ständig innerlich aufsagen (Rehearsal), b) während des nicht-artikulatorischen Merkens der Buchstaben von eins bis vier zählen (1 2 3 4 1 2 3 4 ...) (artikulatorische Suppression) oder c) mit den Fingern auf den Tisch tippen und gleichzeitig im Takt die Buchstaben wiederholen.

Unter einfachen Rehearsal-Bedingungen sowie bei gleichzeitigem Fingertippen fanden sich Aktivierungen in links-lateralisierten, prämotorischen und parietalen Arealen. Die unveränderten Aktivierungen bei gleichzeitigem Fingertippen zeigten, dass dieser gleichzeitig ablaufende, nicht-verbale Prozess (dual-task condition) keinen Einfluss auf das verbale Arbeitsgedächtnis hatte. Baddeley et al. (1984) zeigten ebenfalls, dass es sich bei der artikulatorischen Suppression nicht bloß um verschobene Aufmerksamkeitsbeanspruchung

handelt, indem sie bei Auf-den-Tisch-Klopfen keine Einbrüche oder Verschiebungen innerhalb der phonologischen Leistung beobachten konnten. In der fMRT-Studie zeigten sich unter artikulatorischen Suppressionsbedingungen allerdings keine Aktivierungen in den oben genannten Gebieten, sondern wiesen ihrerseits Aktivitäten in einem bilateralen präfronto-parietalen Netzwerk auf. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass dem phonologisch-verbale Arbeitsgedächtnis beim Menschen zwei weitgehend voneinander dissoziierbare neuronale Systeme zugrunde liegen. Während sich der Rehearsal-Mechanismus auf ein linkslateralisiertes Netzwerk prämotorischer und parietaler Areale stützt, wird das nicht-artikulatorische Aufrechterhalten phonologischer Informationen durch ein bilaterales präfronto-parietales Netzwerk repräsentiert. Überraschenderweise fiel auf, dass unter Suppressionsbedingungen, also bei Verwendung des präfronto-parietalen Netzwerks, die ersten Buchstaben wesentlich besser wiedererkannt wurden als die drei folgenden. Allerdings handelt es sich höchstwahrscheinlich nicht um den klassischen Primacy-Effekt, wie er in der Literatur bei Verwendung langer Wortlisten im sogenannten „verbal recall paradigma“ beschrieben wurden. Wir bezeichnen daher die bessere Wiedererkennbarkeit von im KZG liegenden Items als „Primacy-ähnlichen Effekt“.

1.8 Ziel der Studie

Ziel der vorliegenden Studie war es, im Rahmen eines fMRT-Experimentes die neuronalen Mechanismen und Korrelate, die dem Primacy-ähnlichen Effekt im verbalen Arbeitsgedächtnis zugrunde liegen, zu beleuchten. Dazu wurde ein spezielles, auf die fMRT angepasstes experimentelles Design gewählt. Insbesondere wurde im Gegensatz zu den Vorstudien (siehe Kapitel 1.7) eine Variation der Delay-Länge durchgeführt, die eine statistische Trennung insbesondere der Encoding- und der Recognition-Phase ermöglichte. Daneben verwendete das Design das sogenannte „Sternberg-Paradigma“. Hierbei wurden in kurzen Abständen

serialisiert Buchstaben präsentiert, die der Proband während der Darbietung genau ein Mal innerlich aufsagte. Ein Cue in Form eines Dreiecks instruierte den Probanden, von nun an entweder die vier Buchstaben innerlich aufzusagen (Rehearsal) oder kontinuierlich von eins bis vier zu zählen (Suppression). Nach dieser wenige Sekunden dauernden Merkphase wurde ein einzelner Buchstabe präsentiert. Der Proband entschied nun durch Tastendruck, ob der Buchstabe in den vier vorher präsentierten enthalten war oder nicht. Wichtig hierbei war, dass die Darbietung der Buchstaben so schnell erfolgte, dass der Proband während des Lernens der Buchstaben kein Rehearsal durchführen oder Assoziationen bilden konnte.

2 Material und Methoden

2.1 Verhaltensexperiment

2.1.1 Probanden

Insgesamt nahmen an dem Verhaltensexperiment 16 (5 männliche, 11 weibliche) gesunde Rechtshänder teil (Durchschnittsalter: 24,94 Jahre, Standardabweichung 1,73), die Deutsch als Muttersprache haben und an keiner neuropsychiatrischen Erkrankung litten. Die Probanden waren normalsichtig oder benutzten eine Sehhilfe. Sie wurden in zwei Gruppen eingeteilt, innerhalb jeder Gruppe wurden je 50% der Probanden dem CUE-Typ A und B zugeordnet:

CUE-Typ A: ▲ = Suppression ▼ = Rehearsal

CUE-Typ B: ▲ = Rehearsal ▼ = Suppression

2.1.2 Experimentelles Design (Stimulationsprotokoll)

Zur Präsentation des Experimentes wurde ein Skript für die Software ERTS entwickelt. Das experimentelle Design weist folgende Besonderheiten auf:

- Die Buchstaben wurden seriell präsentiert. Somit konnte die Reihenfolge der Informationsaufnahme genau bestimmt werden.
- Der Cue, der Rehearsal oder Suppression bestimmt, wurde erst nach der Präsentation der Buchstaben angezeigt. Dies stellte sicher, dass der Proband keine unterschiedliche Lesestrategie verwenden konnte.
- Die Delay-Dauer wurde variiert (3000, 3900, 4800 ms). Dies ermöglichte die bessere statistische Trennung zwischen Maintenance- und Recognition-Phase.
- Zu Beginn und am Ende des Trials lagen Jitterblöcke (je 0-1800 ms, Summe beider Jitter = 1800 ms).

Dieses Stimulationsprogramm wurde sowohl beim Verhaltensexperiment als auch während des fMRT-Experimentes eingesetzt. Im Verhaltensexperiment wurde die PC-Tastatur zur Beantwortung der Fragen eingesetzt. In der fMRT-Studie ersetzten zwei Druckknöpfe die Tastatur. Während des Experimentes wurden jedem Probanden insgesamt 3 Blöcke präsentiert. Zwischen den Blöcken lagen Pausen, deren Länge der Proband frei bestimmen konnte. Jeder Block bestand aus 79 Trials, von denen der erste Trial einen Dummytrial darstellte, der nicht ausgewertet wurde. Die Trials wurden mithilfe eines selbstentwickelten Computerprogramms blockübergreifend ausgewogen verteilt. Jedes Trial begann mit einem Jitter, der über eine variable Zeitdauer (0, 300, 600, 900, 1200, 1500ms) ein Fixationskreuz präsentierte. Die serielle Präsentation erfolgte mit vier Großbuchstaben mit einer Dauer von je 350 ms, zwischen denen je ein leerer Bildschirm von 50 ms Dauer lag. Im Gegensatz zu früheren Studien wurde durch die serielle Präsentation der Buchstaben zusätzlich sichergestellt, dass die Buchstabenreihe in der vorgegebenen Reihenfolge gelesen wurde.

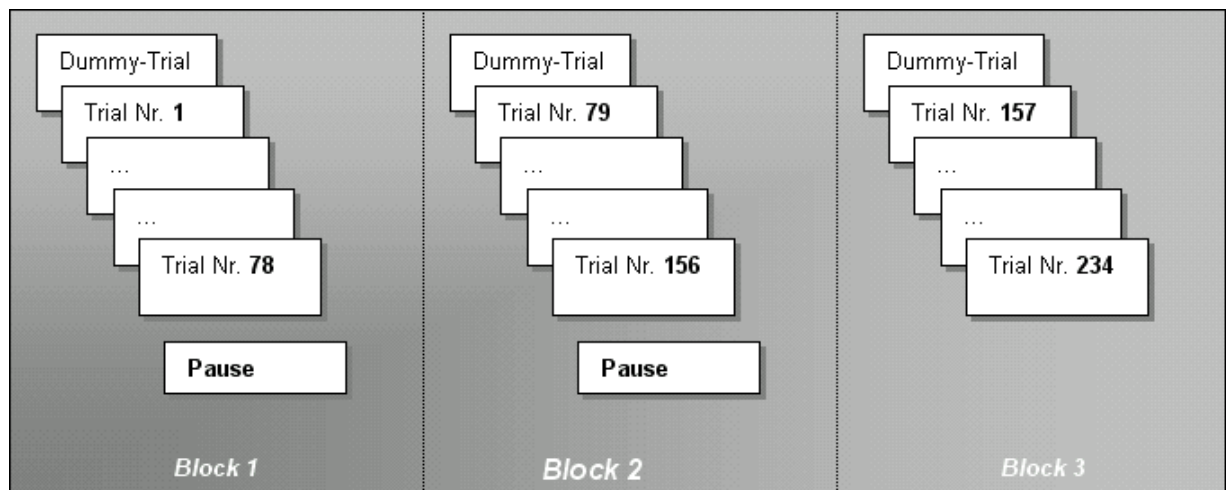


Abbildung 8 - Experimentelles Design: Trialanordnung innerhalb der drei Blöcke (pro Block 78 Trials mit dazwischenliegender Pause)

Nach der Buchstabenpräsentation erschien über 250ms lang ein Cue in Form eines nach oben oder unten zeigenden Dreiecks, der den Probanden instruierte, in der folgenden Merkphase die

Buchstaben innerlich zu wiederholen („A B C D A B C D A B ...“) (Rehearsal) oder während des nicht-artikulatorischen Merkens der Buchstaben innerlich von eins bis vier zu zählen (Suppression).

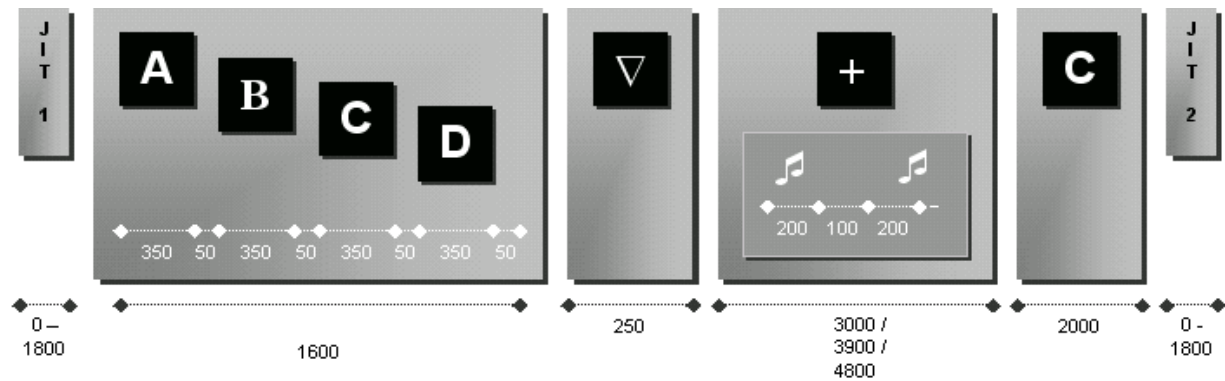


Abbildung 9 - Experimentelles Design: Aufbau der Trials (Details siehe Text)

Die Instruktion durch den Cue erfolgte nach der Buchstabenpräsentation. Dadurch konnte eine einheitliche Lesestrategie bei sämtlichen Trials erreicht werden. Somit wurde sichergestellt, dass Unterschiede zwischen Rehearsal- und artikulatorischen Suppressions-Bedingungen nicht auf cue-bedingtes unterschiedliches Enkodieren zurückgeführt werden konnten. Die Merkphase hatte eine Dauer von 3000, 3900 oder 4800 ms, in der ein Fixationskreuz angezeigt sowie Töne mit einer Länge von 100 ms und einem Abstand von 100 ms ausgegeben wurden. Im Anschluss an die Merkphase wurde ein Kleinbuchstabe angezeigt bzw. vorgelesen. Der Proband hatte 2000 ms Zeit, durch Drücken der Tasten zu entscheiden, ob der angezeigte Buchstabe in der zu Beginn der Trials angezeigten Buchstabenmenge enthalten war. Hiernach folgte wieder ein Jitter samt Fixationskreuz, der zusammen mit dem Anfangsjitter eine Länge von 1800 ms ergab. Es wurden ausschließlich Buchstaben von „A“ bis „G“ präsentiert.

2.1.3 Versuchsablauf

Zur Präsentation der Experimente und der persistenten Speicherung der Ergebnisdaten wurde ein Standard-PC mit einem 17“-Röhrenmonitor, einer deutschsprachigen Tastatur und zwei Lautsprechern eingesetzt. Als Präsentationssoftware wurde ERTS (Experimental Run Time System, Version 3.36, BeriSoftCooperation, Frankfurt am Main, Germany) genutzt. Die Versuche wurden in einem abgedunkelten Raum im Gebäude 90 der Unikliniken des Saarlandes absolviert. Die Pausen zwischen den drei Blöcken betragen jeweils 15 Minuten. Die Probanden wurden vor den Versuchen instruiert und übten den Versuch an einem einheitlichen Standardprogramm ein. Sie erhielten zudem die Anweisung, die präsentierten Buchstaben einzeln zu lesen, diese nicht während der Präsentationsphase zu wiederholen und keine Wörter oder sonstige Hilfen zu konstruieren. Über die ALT- bzw. ALT-GR-Taste auf der Tastatur beantworteten die Probanden die Aufgaben. Die Bedeutung der Tasten wurde homogen in den beiden Gruppen aufgeteilt.

2.1.4 Datenverarbeitung und statistische Analyse

Zur Auswertung der Messergebnisse wurden Microsoft Excel 2000 und SPSS (Version 11.5.1) eingesetzt. Im ersten Schritt wurden für jeden Probanden die Prozentanzahl korrekter Antworten und die Reaktionszeit während der Erkennungsphase des abgefragten Buchstabens in Bezug auf die Position (1 bis 4) des Buchstabens in der Präsentationsreihe berechnet. Nachdem die Normalverteilung mit einem Kolmogorov-Smirnov-Test bestätigt wurde, wurde eine ANOVA durchgeführt, in der als erster Faktor die Erkennungsleistung abhängig von der Position in der seriellen Präsentation und als zweiter Faktor der Task (Rehearsal/Suppression) gewählt wurde. Nach der Bestimmung der Haupt- und Interaktionseffekte wurden post-hoc-t-Tests ausgeführt.

2.2 fMRT-Experiment

2.2.1 Probanden

Insgesamt nahmen an dem fMRT-Experiment 12 (8 männliche, 4 weibliche) gesunde Rechtshänder teil (Durchschnittsalter: 26,27 Jahre, Standardabweichung 3,47), die Deutsch als Muttersprache hatten und an keiner neuropsychiatrischen Erkrankung litten. Die Probanden waren normalsichtig oder benutzten eine Sehhilfe. Die Probanden wurden in zwei Gruppen eingeteilt, innerhalb jeder Gruppe wurden je 50% der Probanden entweder dem CUE-Typ A oder B zugeordnet (siehe Kapitel 2.1.1). Zwei Teilnehmer erhielten eine Aufwandsentschädigung für ihre Teilnahme. Alle Probanden wurden vor dem Experiment mindestens 10 Minuten an einem separaten Computer auf das Experiment vorbereitet.

2.2.2 Experimentelles Design (Stimulationsprotokoll)

In dem fMRT-Experiment wurde das gleiche experimentelle Design verwendet wie in dem Verhaltensexperiment (siehe Kapitel 2.1.2). Folgende Unterschiede sind zu nennen:

- Die Triggerung des Präsentationsprogramms, die im Verhaltensexperiment mit einer Triggerbox ausgeführt wurde, erfolgte im fMRT-Experiment direkt durch das MRT, welches mit dem Präsentations-PC verbunden war.
- Die Pausen konnten im fMRT-Experiment nicht durch den Probanden frei bestimmt werden, sondern wurden durch den Versuchsleiter vorgegeben.
- Statt der PC-Tastatur wurden den Probanden im fMRT-Experiment MRT-taugliche Taster zur Verfügung gestellt, durch deren Betätigung sie die Fragen beantworteten.
- Im fMRT-Experiment trugen die Probanden MRT-taugliche Kopfhörer, über die sie die akustischen Informationen erhielten.

2.2.3 Versuchsablauf

Zur Erhebung der fMRT-Daten wurden ein 3T MRT „Trio“ der Marke Siemens verwendet. Jeder Proband durchlief insgesamt 3 Testblöcke, die je ca. 15 Minuten dauerten. Währenddessen wurden insgesamt 1.397 Aufnahmen erzeugt, welche aus 30 axialen Schnitten parallel zur AC-PC-Ebene bestanden. Es kam eine EPI-Sequenz zum Einsatz (Inter-Scan-Intervall 1.8 s, TE 30 ms, Voxelgröße 3 x 3 x 3 mm³, Abstandsfaktor 0.1, Sichtfeldgröße 195 mm). Von jedem Probanden wurde vor dem Experiment ein hochauflösender, T1-gewichteter anatomischer Datensatz erfasst. Das MRT wurde über eine Schnittstelle mit einem Computer verbunden, auf dem die Software ERTS (Experimental Run Time System, Version 3.3.2, BeriSoftCooperation, Frankfurt am Main) installiert war. Zur Stimulation der Probanden wurde die Software ERTS mit je drei einzelnen Skripten eingesetzt, welche die Tasks der drei Blöcke repräsentierten. Die Probanden wurden im MRT liegend über einen Projektor mit der Ausgabe der Software konfrontiert. Über zwei Knöpfe beantworteten die Probanden die Aufgabe. Ein Kopfhörer übertrug die Audioinformationen.

2.2.4 Datenverarbeitung und statistische Analyse

2.2.4.1 Auswertung der Verhaltensdaten

Die Auswertung der Verhaltensdaten erfolgte analog der Auswertung der Verhaltensdaten des Verhaltensexperimentes (Kapitel 2.1.4).

2.2.4.2 Auswertung der fMRT-Daten

Die Verarbeitung der funktionellen Aufnahmen wurde mit der Software SPM (Statistical Parametric Mapping, <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>) durchgeführt, die vom Wellcome Department of Cognitive Neurology, London, entwickelt wurde. SPM ist kein eigenständiges Programm, sondern eine MATLAB-Applikation, die innerhalb der kommerziellen Software

MATLAB (<http://www.mathworks.de/products/matlab>) agiert. Die Datenverarbeitung ist unterteilt in das sogenannte Preprocessing (Vorverarbeitung) und die Definition des statistischen Modells.

2.2.4.2.1 Preprocessing (Vorverarbeitung)

Da zur statistischen Auswertung alle fMRT-Aufnahmen miteinander verglichen werden müssen, ist es essentiell, dass Bewegungsartefakte, welche während der Erstellung der Aufnahmen durch Bewegungen des Probanden entstehen, kompensiert werden. Dazu wurde im ersten Schritt der Vorverarbeitung die sogenannte Koregistrierung (Coregister) durchgeführt. Hierbei wurden im anatomischen Bild sowie im ersten funktionellen Bild ein Origin gesetzt, um die Abweichung für jedes Bild zu berechnen. Als Origin wurde die vordere Commissur gewählt. Diesem Schritt folgte das Realignment, durch das eine Bewegungskorrektur erzeugt wurde. Diese Bewegungskorrektur ist essentiell wichtig, da Bewegungen des Probanden schon im Millimeterbereich Einflüsse auf die statistische Auswertung haben. Es wurde sichergestellt, dass die Abweichungen in allen 3 Achsen auch ursprünglich nicht größer als 2 mm waren. Zur Korrektur der verschiedenen Aufnahmezeiten der 30 Schichtaufnahmen wurde das Slice Timing durchgeführt, wodurch die Zeitsignale der Schichten im Vergleich zu einer Referenzschicht verschoben wurden. Hierbei wurden die Reihenfolge der Schichten (1 2 3 4 ... 30), die Referenzschicht (15) sowie die TR (1.8) angegeben. Um die Aufnahmen aller Probanden untereinander vergleichbar zu machen, wurde eine Normalisierung der Daten ausgeführt, und die individuelle Anatomie der Probanden auf das Talairach-Koordinatensystem angepasst. Die Voxelgröße wurde mit 3 x 3 x 3 mm angegeben. Im letzten Schritt der Vorverarbeitung wurde eine Glättung mit einem Gausskern durchgeführt. Die Auflösung lag bei 9 mm. Hiermit wurden Signalspitzen entfernt.

2.2.4.2.2 Statistisches Modell

Nach dem Preprocessing wurde das statistische Modell definiert. Hierbei wurden Angaben über das Studiendesign gemacht. Danach wurde für jedes Voxel ein univariater Standardtest auf Signifikanz durchgeführt. Im Statistikdefault wurde die „number of bins/TR“ auf 30 und die „sampled bin“ auf 15 gesetzt. Das „interscan intervall“ wurde mit 1.8, die „scans per session“ mit 1.397 angegeben.

2.2.4.2.2.1 Basismodell

Zum Vergleich der in den Vorexperimenten aufgetretenen spezifischen Aktivierungen wurde ein Basismodell erstellt, welches für beide Taskvarianten (Rehearsal/Suppression) je einen Regressor für die Maintenance-Phase nutzte.

2.2.4.2.2.2 Komplexes Modell

Um nun die Aktivierungen innerhalb der einzelnen Versuchsabschnitte (Encoding, Maintenance, Recognition) und zwischen den beiden Taskvarianten untersuchen zu können, wurde ein komplexes Modell erstellt. Hierbei wurde folgendes Regressorset für jede Taskvariante (Rehearsal / Suppression) genutzt: Je ein Regressor für die Encoding-Phase, die Maintenance-Phase, die Rekognitions-Phase des ersten Buchstabens, die Rekognitions-Phase der mittleren Buchstaben (Position 2 und 3), ein Regressor für die Recognition-Phase des letzten Buchstabens und ein Regressor für non-match Trials. Daraufhin wurden individuelle statistische Kontraste berechnet. Da sich die Encoding-Phasen aufgrund der Präsentation des Cues nach der Encoding-Phase für die beide Taskvarianten nicht unterschieden (siehe Kapitel 2.1.2), wurden nur die Kontraste der Recognition-Phase gegen die Maintenance-Phase getrennt nach Taskvariante berechnet. Um auch die Aktivität beurteilen zu können, die spezifisch für die Itemerkennung in den Taskvarianten ist, wurden zusätzlich die dazugehörigen

Interaktionskontraste berechnet (z.B. [Recognition vs. Maintenance Rehearsal] vs. [Recognition vs. Maintenance Suppression]). Zur Erkennung von Aktivitäten, die in Verbindung mit dem Primacy Effekt stehen, wurden im nächsten Schritt die Kontraste berechnet, die Aktivitäten während der Erkennung des ersten Buchstabens im Vergleich zu der Erkennung der mittleren Buchstaben zeigten. Für Gruppenstatistiken wurde eine Random Effects-Analyse anhand des Kontrastimages der einzelnen Probanden (one-sample t-Test) durchgeführt. Nur Aktivitäten, die eine Schwelle von $p < 0.05$ erreichten und eine Clustergröße von mindestens 10 Voxels hatten, wurden berücksichtigt. Nach der Designerstellung wurden die Daten mit einem Highpassfilter (specify, cutoff period: 128 secs) bearbeitet. Darauf folgend wurden Kontraste definiert.

Zur Analyse der funktionellen Konnektivität wurde die PPI (psychophysiological interaction) genutzt (Friston, 1997), womit die prozessspezifische funktionelle Interaktion zwischen Hirnarealen untersucht werden kann. Die PPI-Analyse benötigt einen Regressor, welcher die Aktivität in einem sogenannten „volume of interest“ (VOI) darstellt und einen Regressor, welcher die psychologische Variable beschreibt. Da der Primacy-Effekt nur unter artikulatorischer Suppression auftrat, wurde eine „seed region“ für die PPI-Analyse gesucht, die auch in der Rekognitions-Phase unter artikulatorischer Suppression spezifisch aktiviert war. Das rechte frontale Operculum erfüllte diese Kriterien. Für jeden Probanden wurde ein individueller VOI-Regressor erstellt, indem eine 3x3x3mm große Fläche ausgewählt wurde, welche die höchste Aktivität des rechten frontalen Operculums während der Recognition-Phase unter artikulatorischer Suppression aufwies. Die extrahierte Aktivierungszeitreihe diente als physiologische Variable. Die dazugehörige psychologische Variable wurde abgeleitet vom Kontrast der Recognition der ersten Buchstaben vs. die Recognition der mittleren Buchstaben. Das Produkt der physiologischen und psychologischen Faktoren wurde für jeden Probanden einzeln berechnet. Die erzeugten Probandendaten wurden in ein Random-Effekts-Modell (one-

sample t-test) eingebracht, um die Hirnregionen zu bestimmen, welche signifikante positive oder negative Korrelation mit der Seed-Region in der gesamten Gruppe zeigte. Als Bildpunkte wurden alle diejenigen verwendet, die den Schwellenwert $p < 0.001$ (unkorrigiert) erfüllten, und mindestens 10 Voxel umfassten.

3 Ergebnisse

3.1 Verhaltensexperiment

Es wurden ausschließlich beantwortete Aufgaben berücksichtigt. Bei der Auswertung der korrekten Antworten über beide Aufgaben zeigte sich je ein signifikanter Haupteffekt in Bezug auf die Position ($F = 4.95$, $P = 0.005$) sowie auf die Aufgabe ($F = 14.33$, $P = 0.002$) sowie eine signifikante Position/Aufgabe-Interaktion ($F = 3.76$, $P = 0.017$). Darauf folgende Analysen zeigten, dass der Position-Effekt nur in der Suppressions-Aufgabe signifikant war ($F = 4.79$, $P = 0.006$), aber nicht für die Rehearsal-Aufgabe ($F = 1.44$, $P = 0.24$). Post-hoc t-Tests zeigten, dass in der Suppressions-Aufgabe die Wiedererkennung signifikant besser für Buchstaben auf der ersten Position war als für Buchstaben auf der zweiten ($T = 4.03$, $P = 0.001$), der dritten ($T = 3.46$, $P = 0.004$) und der vierten ($T = 2.61$, $P = 0.020$) Position. Weitere signifikante Unterschiede wurden nicht festgestellt (siehe Abbildung 10 und Abbildung 11).

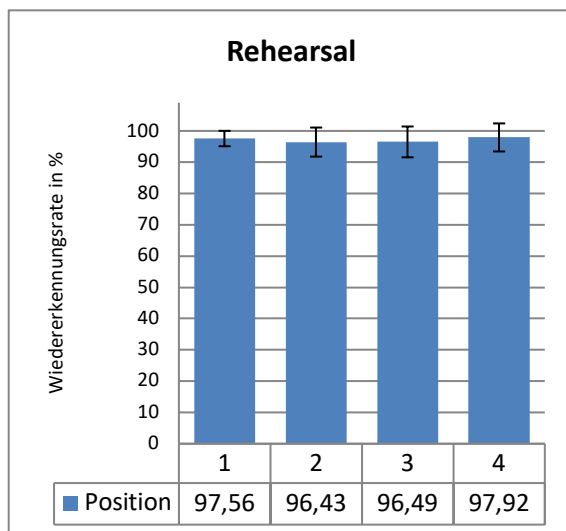


Abbildung 10 - Wiedererkennungsrate unter Rehearsalbedingungen im Verhaltensexperiment

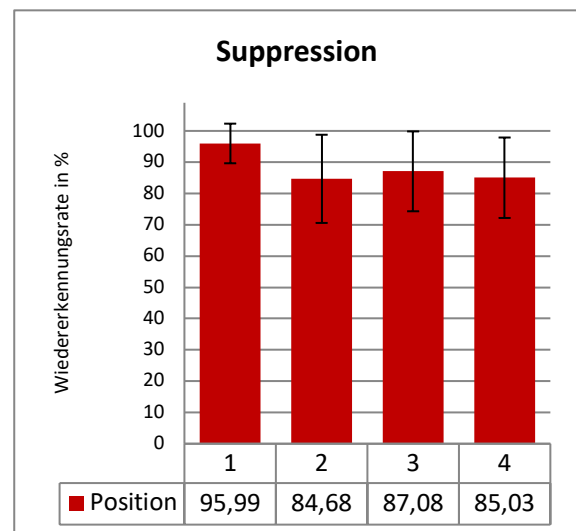


Abbildung 11 - Wiedererkennungsrate unter artikulatorischer Suppression im Verhaltensexperiment (* $p < 0,01$ ** $p < 0,05$)

3.2 fMRT-Experiment

3.2.1 Verhaltensdaten

Es wurden ausschließlich beantwortete Aufgaben berücksichtigt. Bei der Auswertung der korrekten Antworten über beide Aufgaben zeigte sich je ein signifikanter Haupteffekt in Bezug auf die Position ($F = 6.12$, $P = 0.002$) sowie auf die Aufgabe ($F = 27.42$, $P < 0.001$) sowie eine signifikante Position/Aufgabe-Interaktion ($F = 4.73$, $P = 0.007$). Darauf folgende Analysen zeigten, dass der Position-Effekt nur in der Suppressions-Aufgabe signifikant war ($F = 7.37$, $P = 0.001$), aber nicht für die Rehearsal-Aufgabe ($F = 1.08$, $P = 0.35$). Post-hoc t-Tests zeigten, dass in der Suppressions-Aufgabe die Wiedererkennung signifikant besser für Buchstaben auf der ersten Position war als für Buchstaben auf der zweiten ($T = 3.77$, $P = 0.003$), der dritten ($T = 4.85$, $P = 0.001$) und der vierten ($T = 3.10$, $P = 0.01$) Position. Weitere signifikante Unterschiede wurden nicht festgestellt (siehe Abbildung 12 und Abbildung 13).

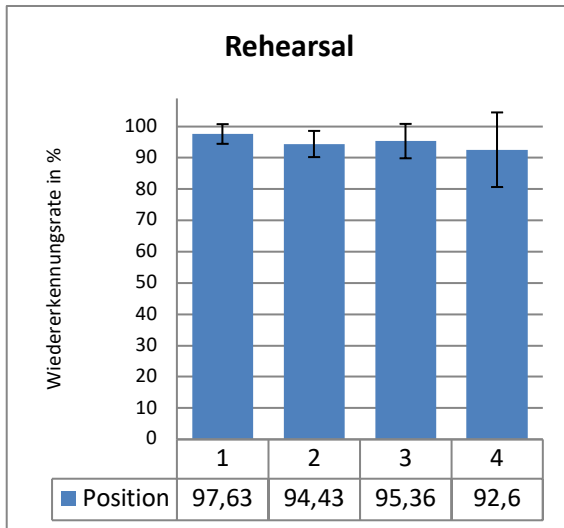


Abbildung 12 - Wiedererkennungsrage unter Rehearsalbedingungen im fMRT-Experiment

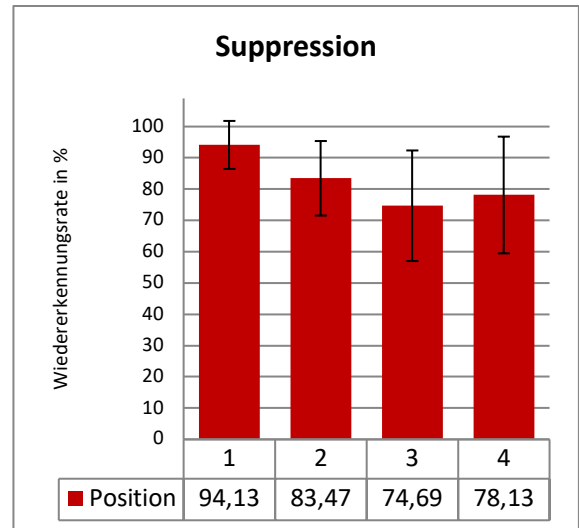


Abbildung 13 - Wiedererkennungsrage unter artikulatorischer Suppression im fMRT-Experiment (* $p < 0,01$ ** $p < 0,05$)

3.2.2 fMRT-Daten

3.2.2.1 Imaging-Daten

In einem ersten Basismodell wurden die Maintenance-Phasen unter artikulatorischer Suppression sowie unter Rehearsal ausgewertet. Hierbei zeigte sich, wie erwartet, unter artikulatorischer Suppression eine Aktivierung des bilateralen präfronto-parietalen Systems während unter Rehearsal Aktivität im linkshemisphärischen präfronto-parietalen Areal erkennbar war.

Hiernach wurde ein komplexes Modell erstellt mit dem die Aktivierungen bei Abruf der Items (Recognition) abhängig von ihrer Position und getrennt nach Rehearsal und Suppression auswertbar waren. In der Rekognitions-Phase unter artikulatorischer Suppression traten signifikante Aktivierungen im frontalen Operculum (beidseits), im Thalamus (beiderseits), im linken prä- und postzentralen Gyrus, im fusiformen Gyrus (beiderseits), im linken occipitalen Cortex sowie im rechten Putamen auf (Tabelle 1). Unter Rehearsalbedingungen in der

Recognitions-Phase zeigten sich signifikante Aktivierungen im Thalamus (beiderseits), im prä- und postzentralen Gyrus (beiderseits), im fusiformen Gyrus (beiderseits), im linken occipitalen Cortex sowie im rechten Cerebellum sowie dem rechten Hirnstamm (Tabelle 2). Interessanterweise fanden sich Aktivierungen im frontalen Operculum (beiderseits) und im inferioren frontalen Gyrus (links) ausschließlich in der Rekognitions-Phase unter artikulatorischer Suppression, nicht aber unter Rehearsalbedingungen (Tabelle 3). Allerdings zeigten sich bei Abruf des ersten Items in der Rekognitions-Phase keine Unterschiede zu den Abrufen der restlichen Items 2 bis 4 unter Suppression.

Kontrast	Seite	Region	MNI Koordinaten (x y z)	T-Wert
Artikulatorische Suppression: Recognition vs. Maintenance				
	L	Frontales Operculum	-33 24 -18	5,59*
	R	Frontales Operculum	42 24 -12	7,40
	L	Thalamus	-18 -18 9	7,62
	R	Thalamus	18 -15 0	6,78
	L	Präzentraler Gyrus	-48 3 36	5,24*
	L	Postzentraler Gyrus	-60 -18 39	7,13
	L	Fusiformer Gyrus	-42 -45 -27	6,33*
	R	Fusiformer Gyrus	42 -60 -18	8,00
	L	Occipitaler Cortex	-18 -96 -15	6,44
	R	Putamen	30 -9 -6	6,27*

Alle Aktivierungen signifikant ($p < 0.05$) (* $p < 0.001$, unkorrigiert. ** $p < 0.005$ unkorrigiert). Es wurden nur Cluster mit mindestens 10 Voxeln berücksichtigt.

Tabelle 1 - Aktivierungen bei komplexem Modell (Artikulatorische Suppression: Recognition vs. Maintenance)

Kontrast	Seite	Region	MNI Koordinaten (x y z)	T-Wert
Rehearsal: Recognition vs. Maintenance				
	L	Thalamus	-6 -21 -9	7,71
	R	Thalamus	6 -27 0	7,56
	R	Präzentraler Gyrus	51 3 30	5,95*
	L	Postzentraler Gyrus	-45 -33 60	6,09
	L	Fusiformer Gyrus	-33 -36 -27	9,17*
	R	Fusiformer Gyrus	33 -66 -15	16,50
	L	Occipitaler Cortex	-3 -69 18	7,03
	L	Putamen	-12 9 -3	5,28*
	R	Zerebellum	9 -69 -27	5,28
	R	Hirnstamm	3 -21 -30	9,18

Alle Aktivierungen signifikant ($p < 0.05$) (* $p < 0.001$, unkorrigiert. ** $p < 0.005$ unkorrigiert). Es wurden nur Cluster mit mindestens 10 Voxeln berücksichtigt.

Tabelle 2 - Aktivierungen bei komplexem Modell (Rehearsal: Recognition vs. Maintenance)

Kontrast	Seite	Region	MNI Koordinaten (x y z)	T-Wert
Suppression vs. Rehearsal: Recognition vs. Maintenance				

	L	Frontales Operculum	-33 21 0	5,37*
	R	Frontales Operculum	36 30 3	4,19**
	L	Inferiorer frontaler Gyrus	-57 6 21	5,37*

Alle Aktivierungen signifikant ($p < 0.05$) (* $p < 0.001$, unkorrigiert. ** $p < 0.005$ unkorrigiert). Es wurden nur Cluster mit mindestens 10 Voxeln berücksichtigt.

Tabelle 3 - Aktivierungen bei komplexem Modell (Suppression vs. Rehearsal: Recognition vs. Maintenance)

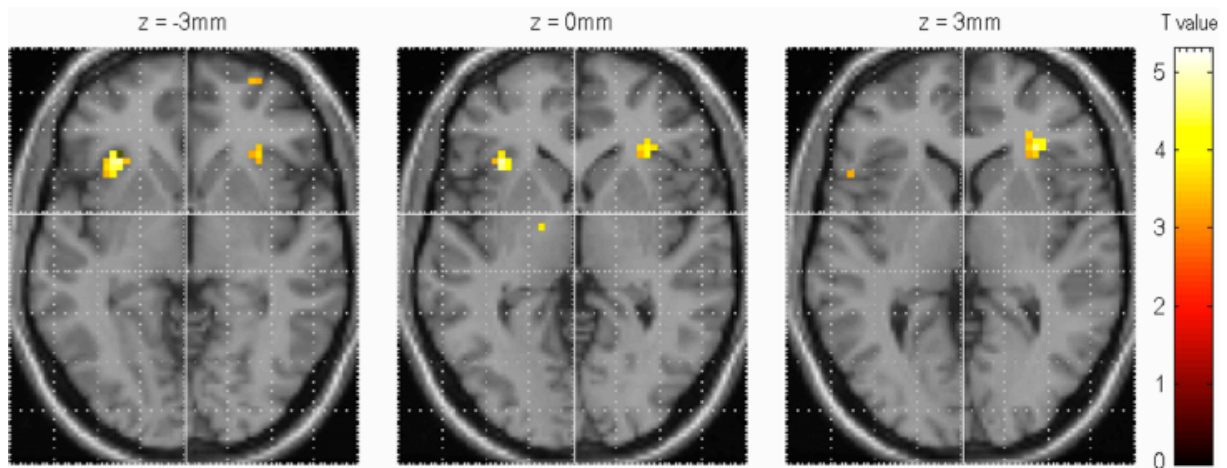


Abbildung 14 - Aktivierungen im tiefen frontalen Operculum beidseits während der Recognitionsphase bei Rehearsal- vs. Suppressionsbedingung (eigene Abbildung)

3.2.2.2 Konnektivitätsanalyse

Zur Durchführung der Konnektivitätsanalyse setzten wir den etablierten Ansatz der Psychophysiologischen Interaktion (PPI) ein, welche die Untersuchung von prozessspezifischen funktionellen Interaktionen zwischen verschiedenen Hirnarealen ermöglicht (Friston et al., 1997). Da sich ausschließlich in der Rekognitions-Phase unter artikulatorischer Suppression, nicht aber unter Rehearsalbedingungen, Aktivierungen im frontalen Operculum (beiderseits) fanden, wählten wir das rechte frontale Operculum als Seed-Region. In der Konnektivitätsanalyse war die Wiedererkennung von Buchstaben unter artikulatorischer Suppression auf der ersten Position im Gegensatz zu der Wiedererkennung von Buchstaben auf den mittleren Positionen mit erhöhter funktionaler Konnektivität zwischen dem rechten frontalen Operculum und dem bilateralen posterioren Hippocampus assoziiert. Außerdem wurde eine höhere Konnektivität des rechten frontalen Operculums mit dem rechten inferioren temporalen Cortex, dem bilateralen occipitalen Cortex sowie dem linksseitigen Nucleus caudatus festgestellt (Tabelle 4, Abbildung 15).

Kontrast	Seite	Region	MNI Koordinaten (x y z)	T-Wert
PPI Primacy Effekt				

L		Posteriorer Hippocampus	-33 -33 -3	3,58*
R		Posteriorer Hippocampus	36 -39 -3	4,04*
L		Occipitaler Cortex	-39 -81 -9	4,71
R		Occipitaler Cortex	15 -90 21	3,79*
R		Inferiorer temporaler Cortex	45 -45 -15	4,92
L		Nucleus caudatus	-15 27 -6	4,56

Alle Aktivierung signifikant ($p < 0.001$) (* $p < 0.005$ unkorrigiert). Es wurden nur Cluster mit mindestens 10 Voxeln berücksichtigt.

Tabelle 4 - Aktivierungen in der Konnektivitätsanalyse

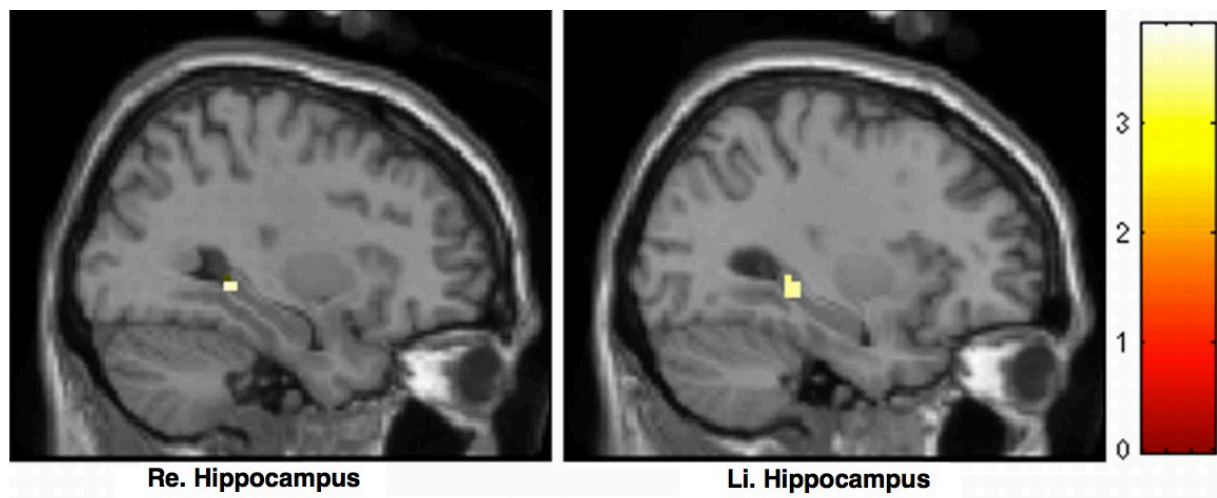


Abbildung 15 – Signifikante Erhöhung der funktionellen Konnektivität mit dem rechten frontalen Operculum im li. und re. Hippocampus bei Abruf des ersten Items unter Suppressionsbedingung

4 Diskussion

Ziel der vorliegenden Studie war es, die neuronalen Korrelate des Primacy-Effekts zu lokalisieren. Da in Vorstudien (Gruber, 2001) unter artikulatorischer Suppression, nicht aber bei aktivem Rehearsal, ein Primacy-Effekt auftrat, wurde für diese Studie ein spezielles Versuchsdesign entworfen. Neben einer variablen zeitlichen Länge der Delay-Phase, die der besseren statistischen Trennung von Encoding- und Rekognitions-Phase diente, wurden den Probanden die zu merkenden Buchstaben seriell angezeigt, um die Position eindeutig bestimmen zu können (Sternberg-Paradigma). Ein Cue, der den Probanden erst nach der Darstellung der Buchstaben instruierte, entweder die artikulatorische Suppression durch permanentes Zählen von eins bis vier oder ein aktives Rehearsal der präsentierten Buchstaben durchzuführen, stellte sicher, dass die Enkodier-Phase in beiden Fällen gleich ablief, da der Proband zum Zeitpunkt der Präsentation den Cue noch nicht sah. Um das Design zu validieren, und um Verhaltensdaten zu generieren, wurde ein Verhaltensexperiment an einem PC durchgeführt. Hierbei zeigten sich, wie erwartet, bei den Wiedererkennungsraten unter Rehearsal-Bedingungen kein Primacy-Effekt (Abbildung 10) sowie keine signifikanten Unterschiede bei den Wiedererkennungsraten zwischen den Buchstabenpositionen. Allerdings zeigte sich bei Verwendung der artikulatorischen Suppression ein signifikanter Primacy-Effekt (Abbildung 11). Diese Ergebnisse widersprechen der Annahme von Atkinson (Atkinson, 1968), die als Grund für den Primacy-Effekt die häufigere Wiederholung der ersten Items innerhalb einer seriell präsentierten Liste sah. Die Darstellung der Items war mit je 400 ms und einer gesamten Präsentationslänge von 1600 ms zu kurz, um während der Itempräsentation die schon präsentierten Buchstaben innerlich zu wiederholen. Außerdem war die Präsentationsphase, sowie das Verhalten der Probanden während dieser Phase, bei beiden Taskvarianten nicht unterschiedlich, da die Bestimmung der Taskvariante erst nach der Präsentationsphase durch

einen Cue erfolgte. Andererseits widerlegt die Erkenntnis nicht seine Vermutung, dass das erste Item im Langzeitgedächtnis gespeichert wird, während die folgenden Items nur im Kurzzeitgedächtnis aufrechterhalten werden. Der Grund für die Ablage im Langzeitgedächtnis scheint aber ein anderer als der Vorteil der ersten Items in Bezug auf häufigeres Rehearsal zu sein. Da der Einsatz von artikulatorischer Suppression die Nutzung des phylogenetisch jüngeren, sprachabhängigen, linkshemisphärischen prämoto-parietalen Netzwerk unterbindet, waren die Probanden auf die Nutzung des phylogenetisch älteren, bilateralen präfronto-parietalen Systems zur Aufrechterhaltung der Informationen angewiesen. Da nur unter Suppression der Primacy-Effekt auftrat, ist zu vermuten, dass der Effekt in diesem System begründet ist. Ähnliche Versuche mit Tieren, die nicht über das sprachbasierte System verfügen und mit Menschen, die nicht-verbalisierbare Informationen behalten sollten (z.B. Kaleidoskopmuster oder Formen von Eiskristallen) zeigten ebenfalls den Primacy-Effekt, was für ein charakteristisches Verhalten dieses Systems spricht (Wright A. , 1994).

Daraufhin wurde ein fMRT-Experiment durchgeführt, welches auf dem experimentellen Design des Verhaltensexperimentes aufbaute. In einer ersten Auswertung wurden die Aktivierungen während der Maintenance-Phase unter artikulatorischer Suppression sowie unter Rehearsal-Bedingungen verglichen. So wie auch schon die Vorstudien (Gruber, 2001) zeigen die Ergebnisse dieser Studie eine klare Evidenz für die Existenz zweier getrennter, neuronaler Netzwerke, die den phonologischen Speicher und den artikulatorischen Rehearsal-Prozess repräsentieren (vgl. Kapitel 1.4.2). Während in der Maintenance-Phase unter artikulatorischer Suppression präfronto-parietale Systeme bei der Aufrechterhaltung der Informationen aktiv waren, waren dies unter Rehearsal-Bedingungen linkshemisphärische prämoto-parietale Areale. Daraufhin wurde ein komplexeres Modell entworfen, mit dem die Recognition-Phase ausgewertet werden konnte abhängig von der Taskvariante (Suppression/Rehearsal), sowie abhängig von der abgefragten Buchstabenposition. Die einzige Region, die in der

Recognitionsphase unterschiedliche Aktivierungen zwischen Suppressions- und Rehearsalphase zeigte, war der bilaterale, frontale operculare Cortex. Allerdings zeigte sich zwischen dem ersten und den folgenden Buchstabenpositionen kein signifikanter Aktivierungsunterschied für dieses Areal. Aus diesem Grunde wurde eine funktionale Konnektivitätsanalyse durchgeführt mit dem frontalen Operculum als Seed Region. Dabei zeigte sich, dass diese Region beim Erkennen des ersten Buchstabens unter artikulatorischer Suppression eine signifikant stärkere Konnektivität mit dem bilateralen posterioren Hippocampusareal hat, als dies bei den Buchstabenpositionen zwei bis vier der Fall war.

4.1 Welche Gehirnregionen sind funktionell am Zustandekommen des Primacy-Effekts beteiligt?

Unsere Daten, die nicht nur eine funktionelle, sondern auch eine neural-räumliche Dissoziation zwischen dem artikulatorischen und dem nicht-artikulatorischen Aufrechterhalten von sprachlichen Informationen aufzeigen, stehen im Einklang mit einer weiteren fMRT Studie unserer Arbeitsgruppe (Trost & Gruber, 2012). Die Autoren konnten in ihrer Studie demonstrieren, dass eine Läsion im Broca Areal zu einer reduzierten Performance unter artikulatorischem Rehearsal führte, wohingegen die nicht-artikulatorische Aufrechterhaltung von phonologischen Informationen unbeeinträchtigt blieb. Im Gegenzug stand eine bifrontale Hirnläsion in Zusammenhang mit eingeschränktem nicht-artikulatorischem phonologischem Arbeitsgedächtnis, während hier die Performance unter artikulatorischem Rehearsal unbeeinträchtigt blieb.

Die Beteiligung von frontalen Arealen sowie dem Hippocampus wurde bei der Untersuchung von Primacy-Effekten sowohl im Arbeits- als auch im Kurz- und Langzeitgedächtnis immer wieder nachgewiesen. Während der Hippocampus mit dem Speichern und Abrufen von semantischen, verbalen Gedächtnisinformationen in Verbindung gebracht wird, ist das frontale

Operculum, das bei uns während der Retrievalphase nur in der Suppressionsbedingung aktiviert war, mit dem Abruf von Informationen aus dem Langzeitgedächtnis assoziiert (Takahashi, Ohki, & Yasushi, 2002), (Lundstrom, et al., 2003). Darüber hinaus wird der Hippocampus in Verbindung gebracht mit relationaler Speicherung sowieso teilweise mit dem Aufbau von Assoziationen, beispielsweise in Prozessen, die auch an einem verbesserten Abruferfolg des ersten Buchstabens mitwirken (Hannula, 2008), (Duncan, 2009). Mehrere Studien bestätigen die wichtige Rolle des Hippocampus im Bezug auf Speicherungsprozesse (Opitz, 2014), (Yonelinas, 2013), (Rugg, 2012). (Hermann, 1992) zeigte bei Patienten nach einer anterioren temporalen Lobektomie, dass der Verlust des linken Hippocampus zu signifikant schlechteren Recall-Werten der ersten und mittleren Items einer Wortliste führte, während das letzte Item nicht betroffen war. Wie in unserer Studie konnten auch Talmi und Kollegen (Talmi, Grady, & Goshen-Gottstein, 2005) in einer fMRT Studie zur Erkennung von seriell präsentierten Wörtern eine Beteiligung von frontalen und hippocampalen Arealen beim Abruf der Wörter nachweisen. In dem Kontrast „frühe gegen spätere Items“, zeigten sich sowohl erhöhte Aktivierungen im linken Hippocampus als auch im bilateralen ventralen und dorsolateralen PFC. Die Autoren vermuteten, dass die verstärkte Aktivierung durch die Bemühung hervorgerufen wird, diese Items aus dem Langzeitgedächtnis abzurufen. Im Gegensatz dazu stehen die späten Items, die noch im Kurzzeit-/Arbeitsgedächtnis gespeichert sind und daher nicht auf Hippocampus und PFC zurückgreifen müssen. Die Ergebnisse stehen im Einklang mit unseren. Zwar finden wir keine separate Aktivierung des posterioren Hippocampus oder des FOP für den Kontrast „frühe gegen die späteren Items“, dafür aber eine verstärkte Konnektivität dieser beiden Regionen im selben Kontrast. In einer TMS Studie (Innocenti, 2013) konnte zudem gezeigt werden, dass wiederholende TMS Stimulationen des dlPFC zu einem reduzierten Primacy-Effekt in der Retrieval Phase führten. Zwar wurde TMS in der Enkodierungsphase und nicht in der Maintenance oder Retrieval-Phase angewendet. Trotzdem verdeutlicht die Studie durchaus die

wichtige Rolle der präfrontalen Areale an der Entstehung des Primacy-Effekts. In einer fMRI Studie (Morrison, Andrew, & Jason, 2014) wurde mittels unterschiedlicher Arbeitsgedächtnisaufgaben die Modulation des Primacy- und Recency-Effekts durch den Fokus der Aufmerksamkeit untersucht. Interessanterweise fanden die Autoren heraus, dass frontale Areale an der Generierung des Primacy-Effekts in der Retrievalphase beteiligt waren und dass deren Aktivitätsmuster und Lokalisation durch unterschiedliche Instruktionen der Arbeitsgedächtnisaufgaben moduliert werden konnten. Eine intensivere Beteiligung des Hippocampus an dem Retrieval von Items an den ersten bzw. frühen Positionen fanden sie allerdings nicht. Die Autoren nehmen an, dass Regionen im medialen Temporallappen in Arbeitsgedächtnisaufgaben nur rekrutiert werden, wenn andere Mechanismen überfordert sind. Dies war in ihrer Studie nicht der Fall.

Der anteriore mediale Temporallappen (MTL), der den Hippocampus beinhaltet, zeigt im Rahmen mehrerer PET-Studien im Vergleich zum posterioren Teil stärkere Durchblutung beim Encodieren von Inhalten, während der posteriore Teil beim Decodieren stärkere Durchblutung zeigt (Lepage, Habib, & Tulving, 1998), (Schacter, et al., 1999). Zum Teil steht dies mit unseren Ergebnissen im Einklang. Obwohl wir keine separate Aktivierung im Hippocampus für die Dekodierung der Items gefunden haben, hat die Konnektivitätsanalyse eine stärkere Kopplung zwischen dem FOC und dem posterioren Hippocampus gezeigt. Mehrere Studien zeigen ebenfalls eine Aktivierung des MTL, sobald Inhalte in das Langzeitgedächtnis aufgenommen werden. So zeigte Grasby et al. in einer PET-Studie, dass das Merken von Wortlisten, sobald die Grenze des Kurzzeitgedächtnisses überschritten wurde, Aktivierungen des MTL erzeugte (Grasby, Frith, Friston, Frackowiak, & Dolan, 1993). Eine Vielzahl an Läsionsstudien (u.a. (Baddeley & Warrington, 1970), (Shallice & Warrington, 1977); (Moscovitch, 1981)) zeigen einheitlich, dass Patienten, die eine bilaterale Schädigung des medialen Temporallappens (MTL) inklusive des Hippocampus, erlitten hatten, einen Verlust des langfristigen

Aufrechterhaltens von neuen Informationen aufweisen. Das Kurzzeitgedächtnis ist hiervon nicht betroffen, sodass diese Patienten Informationen eine kurze Zeit aufrechterhalten können, sich danach aber nicht mehr an die Information erinnern können. Scoville beschrieb 1954 einen Patienten, dem aufgrund einer Epilepsie der mediale Temporallappen bilateral entfernt wurde. Hierbei wurden der parahippocampale Gyrus, die Amygdala sowie zwei Drittel des Hippocampus reseziert. Während das Kurzzeitgedächtnis sowie das prozedurale Gedächtnis intakt blieben, litt der Patient nach der Operation unter einer schweren, lebenslangen, anterograden Amnesie und konnte neue Informationen nicht mehr behalten (Scoville & Milner, 2000). Strange et al (Strange, 2002) konnten zudem zeigen, dass der MTL noch in seine Beteiligung an der Verarbeitung und Aufrechterhaltung von Informationen untergliedert werden kann. Während sie Aktivierungen im perirhinalen Kortex und anterioren hippocampalen Cortex für alle im Nachhinein korrekt wiedergegebenen Items - unabhängig von ihrer Position in der Liste - fanden, konnten sie in ihren Verhaltensdaten nur die parahippocampale und die anteriore hippocampale Aktivierung mit dem Primacy-Effekt assoziieren. Im Gegensatz zu den anderen hier vorgestellten Studien postulierten die Autoren aber, dass die Aktivierung des Parahippocampus und des Hippocampus nicht die Enkodierung im Langzeitgedächtnis wiedergibt, sondern eine Neuorientierung der Aufmerksamkeit zu den lagemäßig verschiedenen Items reflektiert. Der Primacy-Effekt entsteht ihrer Ansicht nach also nicht nur durch gesteigertes Rehearsal der ersten Items einer Liste, sondern durch die Besonderheit der Position der Items.

Kesner (Kesner, 1982) berichtet, dass Ratten mit einer Schädigung des dorsalen Hippocampus einen Verlust des Primacy-Effekts auf der Serial Position Curve zeigen (Abbildung 16 B). Wurde ein Delay von 10 Minuten zwischen Präsentation und Abruf gesetzt, stellte sich auch der Recency-Effekt ein (Abbildung 16 C).

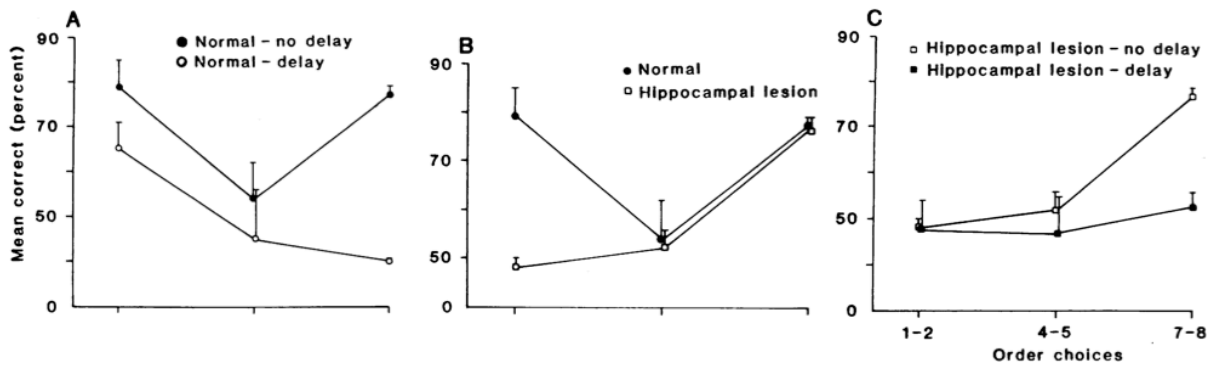


Abbildung 16 - Serial Position Curve für (A) Gesunde Ratten bei no-delay (20 Sekunden) und delay (10-Minuten). (B) Gesunde und geschädigte Ratten bei immediate retention. (C) mit Hippocampusläsionen unter delay- und no-delay-Bedingungen (**Kesner, 1982**).

Zola et al. (Zola, Squire, & Teng, 2000) zeigte an Affen mit herbeigeführten Schädigungen der hippocampalen Region eine signifikante Verringerungen der Wiedererkennungsleistungen im zeitverzögerten Wiedererkennungstest (Abbildung 17). Während die Wiedererkennungsrate nach 8 Sekunden weitgehend gleich war mit denen der gesunden Affen, zeigte sich schon nach 15 Sekunden eine signifikante Verringerung der Wiedererkennungsleistung.

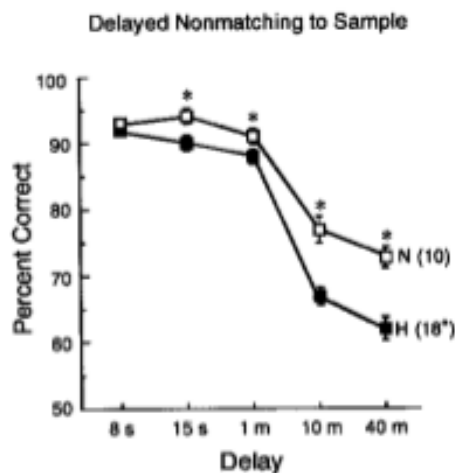


Abbildung 17 - Wiedererkennungsrate von gesunden Affen (N) im Vergleich mit Affen mit einer isolierten Schädigung der hippocampalen Region (H). *: Beeinträchtigte Performance der H-Gruppe im Vergleich zur N-Gruppe (Zola et al., 2000).

Dass wir nicht das gleiche Aktivierungsmuster für den Hippocampus gefunden haben könnte daran liegen, dass wir einen reinen Arbeitsgedächtnis-Rekognitionstask verwenden und daher eigentlich nicht das Langzeitgedächtnis aktivieren sollten. Jedoch zeigten Axmacher et al. in einer kombinierten PET- und fMRT-Studie (Axmacher, et al., 2007) im Rahmen einer Arbeitsgedächtnisaufgabe, in der Probanden in einem Sternberg Paradigma seriell präsentierte Gesichter wiedererkennen mussten, eine itemabhängige Aktivierung des MTL. Bei einem einzigen Item zeigte sich keine Aktivierung, bei vier Items trat Aktivierung im MTL auf (Abbildung 18).

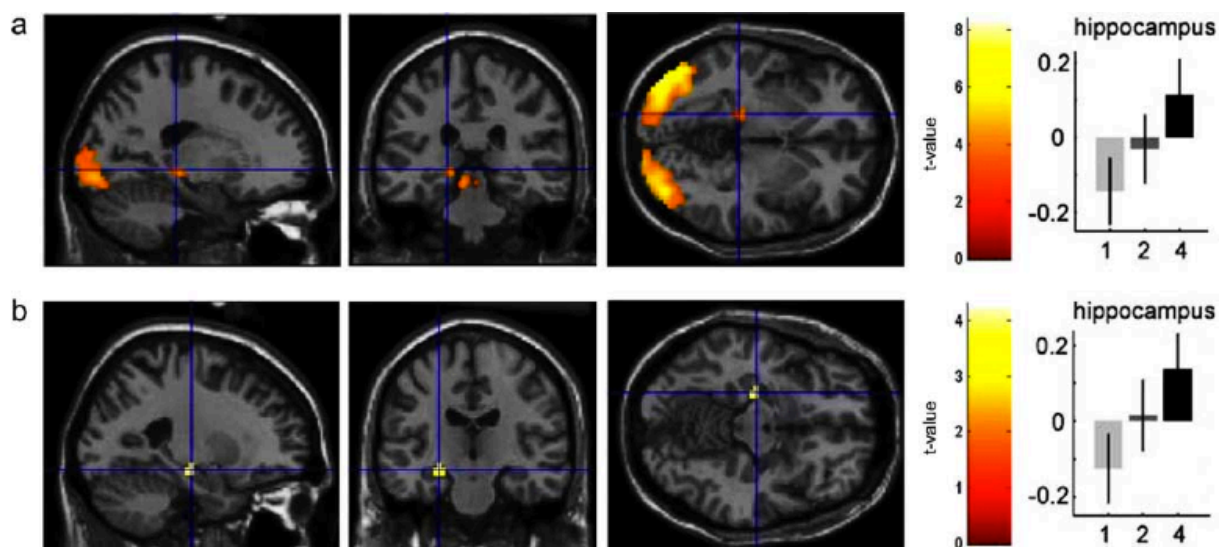


Abbildung 18 - Itemanzahlabhängige Aktivierung während der Abarbeitung einer zunehmenden Anzahl an Items während Encoding und Maintenance. Hippocampusaktivierung während Encoding (**a**) und Maintenance (**b**). Der rechte Bereich zeigt Parameter-Schätzungen für Kontrast-Schätzungen der am stärksten aktivierten Voxel im linken MTL für jede Bedingung (mean± SD) (Axmacher et al., 2007).

Axmacher et al. (2007) gehen aufgrund der Ergebnisse davon aus, dass der MTL nicht nur mit dem Langzeitgedächtnis in Verbindung gebracht werden kann, sondern dass er auch in Verbindung steht mit dem Arbeitsgedächtnis, sobald eine bestimmte Anzahl an Items erreicht wird (memoryload). In einer weiteren fMRT-Studie mit intrakranieller Elektroenzephalographie an Epilepsiepatienten (Axmacher, 2009) stellten die Autoren fest, dass anhand von Aktivierungsmustern im Hippocampus während der Enkodierung der Erfolg

über die im Retrieval wiedergegebenen Items festgestellt werden konnte. Eine Deaktivierung des Hippocampus bei der Enkodierung der ersten Items stand im Einklang mit im Retrieval vergessenen Items. Den Autoren zufolge fördert das hippocampusabhängige Arbeitsgedächtnis die Enkodierung der frühen Items im Langzeitgedächtnis, was in einen Primacy-Effekt resultiert. Die fehlende Rekrutierung des Hippocampus vom Arbeitsgedächtnis führt so zu einem Vergessen der ersten Items einer Liste. Daraus schlussfolgernd kommt der Primacy-Effekt auch nicht durch häufigeres Rehearsal der ersten Items einer Liste zustande, sondern durch die Rekrutierung des Hippocampus und somit durch die Enkodierung im Langzeitgedächtnis. Allerdings wurden in den Studien nur die Encodierungs- und/oder Maintenance-Phase betrachtet, die Recognitionsphase wurde außer Acht gelassen.

4.2 Veränderungen des Primacy-Effekts bei neuropsychiatrischen Erkrankungen: Weitere Evidenz für beteiligte Gehirnregionen

Die intensive Untersuchung des Primacy-Effekts und dem zugrundeliegenden neuronalen Korrelat ist nicht nur wichtig im Hinblick auf die Gedächtnisforschung, sondern auch um neurobiologische Prozesse in klinischen Störungsbildern besser zu verstehen. So zeigen beispielsweise Patienten mit Alzheimer Demenz (AD), welche unter anderem durch Dysfunktionen und strukturelle Veränderungen im Hippocampus und eingeschränkte Gedächtnisleistungen gekennzeichnet ist, einen verminderten Primacy-Effekt (Bayley, 2000). Erst kürzlich zeigten Studien schon in einer milden Form von AD, dass der Primacy-Effekt hier weniger stark ausgeprägt ist als in einer alterskontrollierten Kohorte (Martin, 2013); (Moser, 2014). Cunha (2012) schlagen sogar vor, dass man den abgeschwächten Primacy-Effekt in mild kognitiv beeinträchtigte Patienten (mild cognitive impaired people) als Prediktor für eine angehende AD zu einem späteren Zeitpunkt verwenden könnte. Da auch das Arbeitsgedächtnis von AD-Patienten beeinträchtigt ist, könnte auch das neuronale Korrelat des primacy-ähnlichen

Effekts ein Biomarker für den neurodegenerativen Prozess der AD werden. Das wäre besonders vorteilhaft für Risikogruppen, die sprachlich beeinträchtigt sind, da der hier gezeigte Effekt auf sprachlich unabhängigen Systemen basiert. Darüber hinaus zeigen auch andere neuropsychiatrische Krankheitsbilder, wie z.B. die Schizophrenie, nicht nur hippocampale Dysfunktionen, sondern auch einen verminderten Primacy bei noch vorhandenem Recency Effekt (Stephane, 2007). Intensivere Forschung des neuralen Korrelates des Primacy-Effekts in Gedächtnis-Subtypen könnte daher auch zu einem besseren Verständnis der neurobiologischen Basis verschiedener Krankheitsbilder dienen.

4.3 Neuropsychologische Erklärungsmodelle für Primacy-Effekte

Die meisten Erklärungsmodelle zur Serial-Position-Curve gehen auf das Gedächtnismodell von Baddeley zurück (Baddeley, 1968). Dabei unterscheiden sie sich vor allem in den zu Grunde liegenden Phasen, die sie als Entstehungsorte für Primacy oder Recency ansehen. Zum einen gibt es Modelle, die die Ursache eher in der Maintenancephase oder im Retrieval sehen, wie zum Beispiel die Dual-Store-Theorie (Atkinson, 1968). Zum anderen gibt es Theorien darüber, dass der Primacy-Effekt eher in der frühen Enkodierungsphase auftritt. Als Ursache wird hier eine unterschiedliche Aufmerksamkeitsverteilung beim Erlernen bzw. Merken der Wortlisten, wie bei Oberauer (2002) oder wie beim Primacy-Modell (Page & Norris, 1998) angenommen. Unsere Daten lassen sich eher anhand von Modellen erklären, die die Ursache für den Primacy-Effekt in einer späteren Phase ansiedeln, da die Enkodierungsphase in allen Experimentalbedingungen gleich war und erst nach der Manipulation der Maintenancephase ein primacy-ähnlicher Effekt auftrat. Nach der Dual-Store-Theorie sind der Primacy-Effekt und die Beteiligung von hippocampalen und frontalen Arealen ein Hinweis darauf, dass der erste Stimulus in unserer Liste ins Langzeitgedächtnis übertragen wurde und daher weniger störanfällig als die nachfolgenden Stimuli war. Andererseits gibt es auch mit dieser Theorie

Probleme, da das Dual-Store-Modell und verwandte Theorien einen Rehearsal-Mechanismus als Grundlage für den Primacy-Effekt postulieren (Lansner, 2013).

In einer EEG-Studie zum Primacy-Effekt im Arbeitsgedächtnis (2004), in der Buchstaben in einem Sternbergparadigma auditorisch präsentiert wurden, wurde auch ein Primacy-Effekt für die erste Position der präsentierten Buchstabenliste gefunden. Ähnlich zu unserer Studie fanden sie das neurale Korrelat, eine größere Amplitude der N100, für die erste Position der Liste im Vergleich zu den nachfolgenden Stimuli nur in der Retrievalphase und nicht in der Enkodierung. Wie wir schließen die Autoren daraus, dass der Primacy-Effekt erst nach der Enkodierungsphase in der Maintenance- oder Retrievalphase generiert wurde. Im Gegensatz zu der vorliegenden Studie hatten sie keine Experimentalbedingung mit artikulatorischer Suppression und fanden den Primacy-Effekt nach der normalen Rehearsalbedingung. Allerdings fanden sie den Primacy-Effekt auch nur in den EEG-Daten und nicht in ihren Verhaltensdaten. Ein Unterschied zu unseren Ergebnissen könnte daran liegen, dass die Verarbeitung von rein auditorisch dargebotenen Stimuli noch weitere kognitive Prozesse angeregt hat und deswegen ein Primacy-Effekt hervorgerufen wurde. Interessanterweise wurde das neurale Korrelat zum Primacy-Effekt dennoch auch dem auditorischen/sensorischen Cortex und nicht den gängigen Primacy-Effekt assoziierten Regionen zugeordnet. Das könnte auch daraufhin deuten, dass wir es hier mit einem primacyähnlichen Effekt zu tun haben.

Unsere Daten legen nahe, dass der hier sichtbare Primacy-Effekt unabhängig von Rehearsal entsteht, da dieser nur bei der Experimentalbedingung der artikulatorischen Suppression auftritt. Das Aufzeigen des Primacy-Effekts in nicht-humanen Primaten (Sands & Wright, 1980); (Castro, 1992) und sogar in Tauben (Wright, Santiago, Sands, Kendrick, & Cook, 1985) weist ebenfalls darauf hin, dass Rehearsal nicht der ausschließliche Mechanismus sein kann, um einen Primacy Effekt zu generieren.

Bisher beachten aber nur Modelle, die die Ursache des Primacy-Effektes im Arbeitsgedächtnis in der Enkodierungsphase sehen, dass unabhängige Mechanismen vom Rehearsal für das Zustandekommen möglich sind. Das Primacy Modell (Page & Norris, 1998) geht von einem Aktivitätsgradienten aus, der bei der Enkodierung der Stimuli immer weiter abnimmt. Nachfolgende Stimuli in der Liste sind daher störanfälliger und werden weniger erinnert als Stimuli auf den ersten Positionen. Zwar führen die Autoren auch einen in der Enkodierungs- und Maintenancephase aktiven Rehearsalmechanismus an, der den Primacygradienten zusätzlich beeinflusst und weitere Effekte, wie z.B. den Wortlängeneffekt, erklären soll. Der Effekt des Primacy-Effekts lässt sich mit dem Modell aber auch ohne weitere Mechanismen erklären. In einer weiteren EEG-Studie zum Primacy-Effekt im episodischen Gedächtnis (Sederberg, 2006) wurde erhöhte Gamma-Aktivität in posterioren Gehirnregionen mit einer besseren Leistung für Items an einer früheren Position assoziiert. Da die Veränderungen in den Oszillationen in der Enkodierungsphase auftraten, nahmen die Autoren an, dass die frühen Items in der seriellen Positionskurve einen Enkodierungsboost der Items erfahren, da die Aufmerksamkeit nicht wie bei den nachfolgenden Items geteilt werden muss oder Interferenzen auftreten. Auch Sommer und Kollegen (Sommer, 2006) gehen davon aus, dass dem ersten Item aufgrund seiner kontextuellen Verschiedenheit mehr Aufmerksamkeit zukommt als nachfolgenden Items. In einer fMRI Studie mit einem Objekt-Lokalisierungsparadigma fanden sie heraus, dass erhöhte Aktivierung im inferioren parietalen Lappen und im angularen Gyrus mit einer effizienteren Enkodierung des ersten Items assoziiert war. Im Gegensatz zu der hier vorliegenden Studie wurden jedoch lange Wortlisten und free Recall bzw. ein Objekt-Lokalisierungsparadigma verwendet. Die Mechanismen des Primacy-Effekts im episodischen Gedächtnis könnten daher andere sein als bei dem hier zu beobachtenden Primacy-Effekt im Arbeitsgedächtnis.

Lansner und Kollegen (Lansner, 2013) versuchten, in ihrem biologisch basierten attractor network modell Primacy- und Recency-Effekte im Arbeitsgedächtnis zu erklären. Aber auch sie sehen Rehearsal als zentralen Mechanismus an, der nicht erst in der Maintenancephase, sondern schon in der Enkodierungsphase zwischen der Präsentation der einzelnen Stimuli auftritt. Sowohl das quantitative Modell von Greene (2000) als auch das eher biologisch orientierte MIA Modell (memories for isolated associations (Sikström, 2000)), kommen gänzlich ohne den Rehearsalmechanismus aus. In beiden Modellen werden unterschiedliche Aktivierungsmuster angenommen, die zum Primacy-Effekt führen. Bei Greene und Kollegen (2002) durch rekurrente Inhibition und bei Sikström und Kollegen durch adaptive LTD/LTP und einer adaptiven Threshold in den Zellen. Allen gemeinsam ist jedoch, dass sie davon ausgehen, dass diese Aktivierungsmuster schon in der Enkodierungsphase den Grundstein für den nachfolgenden Primacy-Effekt legen. Da die Enkodierungsphasen in den hier vorgestellten Experimenten jedoch gleich waren und erst nach einer Manipulation der Maintenancephase der Primacy-Effekt auftrat, können wir die Hypothesen nicht in unserem Design untersuchen. Eine Erklärung könnte natürlich sein, dass durch das Rehearsal in der Maintenancephase der artikulatorischen Bedingung ein Ceiling-Effekt in der Retrievalphase entstanden ist, der den Primacy-Effekt in dieser Bedingung überdeckt. Eine weitere Erklärung könnte auch sein, dass unser hier vorgestellter „Primacy-ähnlicher Effekt“ ein nicht-sprachlich basiertes phylogenetisch älteres System rekrutiert und daher auch anderen Mechanismen unterliegt als die bereits untersuchten Mechanismen in den sprachlichen Systemen. Andererseits gibt es auch weitere bildgebende Studien, die erst in einer späteren Phase eine Assoziation zwischen dem Primacy-Effekt und neuronalen Korrelaten finden. Zum Beispiel haben Stephane und Kollegen (Stephane, 2010) auch erst in der Maintenancephase Oszillationen entdeckt, die mit dem Primacy-Effekt in ihren Daten korrelieren. Zudem gehen die Autoren davon aus, dass die Retrievalphase eigentlich kein Mechanismus des Arbeitsgedächtnisses per se ist, sondern ein

kognitiver Prozess, der zusammen mit dem Arbeitsgedächtnis ablaufen kann. Dieser Interpretation sollte auch in weiteren Studien und Diskussionen mehr Beachtung zukommen, da in der Gedächtnisforschung immer noch kein Konsens über die Entstehung des Primacy-Effekts herrscht.

Unsere Resultate sind nicht kompatibel mit der Annahme, dass Rehearsal verantwortlich für den hier untersuchten primacy-ähnlichen Effekt ist, da dieser unter Rehearsalbedingungen nicht auftritt. Vielmehr legt das isolierte Auftreten des primacy-ähnlichen Effekts unter artikulatorischen Suppressionsbedingungen nahe, dass hierfür funktionelle Eigenschaften eines (vermutlich phylogenetisch älteren) neuronalen Systems verantwortlich sind, welches die nicht-artikulatorische Aufrechterhaltung phonologischer Informationen ermöglicht.

Da keine bestehenden Gedächtnismodelle unseren hier gefundenen sprachlich unabhängigen Primacy-Effekt hinreichend erklären können, sollten weitere Studien durchgeführt werden, um sowohl ein kognitives als auch ein neurobiologisches Modell zu den Mechanismen aufstellen zu können, um festzustellen, ob es sich um eine Besonderheit des phylogenetisch älteren Systems handelt.

5 Zusammenfassung der Diskussion

Nachdem sich in den fMRT-Daten Aktivierungen im frontalen Operculum (beiderseits) nur in der Rekognitions-Phase unter artikulatorischer Suppression, nicht aber unter Rehearsalbedingungen fanden, zeigte die folgende Konnektivitätsanalyse unter artikulatorischer Suppression eine Assoziation zwischen der Wiedererkennung von Buchstaben auf der ersten Position im Gegensatz zu der Wiedererkennung von Buchstaben auf den mittleren Positionen mit erhöhter funktionaler Konnektivität zwischen dem rechten frontalen Operculum und dem bilateralen posterioren Hippocampus. Da die Konnektivitätssteigerung des bilateralen posterioren Hippocampus zum fronto-opercularen Kortex ausschließlich bei Abruf des ersten Buchstabens unter Suppressionsbedingungen, nicht aber bei den folgenden Buchstaben, auftrat, und der oben beschriebenen Rolle dieses Areals bei der Decodierung von semantischen Inhalten aus dem LZG ist die Wahrscheinlichkeit sehr hoch, dass der primacy-ähnliche Effekt im Arbeitsgedächtnis unter Suppressionsbedingungen auf einer Speicherung des ersten Buchstabens, und somit einer signifikant besseren Erinnerung im Vergleich zu den folgenden Buchstaben, im Langzeitgedächtnis der Probanden beruht. In Bezug auf die vorgestellten Theorien spricht dies am ehesten für das Dual-Store-Modell von Atkinson. Zwar kann der Rehearsal-Mechanismus nicht als zugrundeliegende Ursache für die Generierung des Primacy-Effekts angenommen werden. Eine Übertragung des ersten Items in das Langzeitgedächtnis und des damit erzeugten Primacy-Effekts, wie es zum Beispiel Axmacher et al (2007, 2009) annehmen, ist dennoch zu vermuten. Wie zuvor dargestellt ist jedoch auch nicht auszuschließen, dass während der Enkodierung unterschiedliche Aktivierungsmuster der einzelnen Itempositionen zu einem Primacy-ähnlichen Effekt in der Suppressionsbedingung geführt haben. Dass der Effekt nur bei der Suppressionsbedingung auftrat, könnte damit zusammenhängen, dass das Rehearsal während der Maintenance-Phase in der artikulatorischen

Bedingung ausreichend war, um einen Ceilingeffekt entstehen zu lassen, der den Primacy-Effekt verdeckt hat. Zukünftige Studien mit Fokus auf das nicht-artikulatorische Arbeitsgedächtnis und dem primacy-ähnlichen Effekt können sicherlich weitere Einblicke in die Mechanismen bieten.

6 Bibliographie

Atkinson, R. C. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes.

Psychology of learning and motivation: II(II), p. 249.

Axmacher, N. (2009). Working Memory-Related Hippocampal Deactivation Interferes with Long-Term Memory Formation. *The Journal of Neuroscience*(29(4)), 1052-1960.

Axmacher, N., Mormann, F., Fernández, G., Cohen, M., Elger, C., & Fell, J. (2007 йил 18-July). Sustained Neural Activity Patterns during Working Memory in the Human Medial Temporal Lobe. *The Journal of Neuroscience*, 27(29), pp. 7807-7816.

Baddeley, A. (1966). Short-Term memory for word sequences as a function of acoustic, semantic, or formal similarity. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 18, 362-365.

Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends Cogn. Sci.*, 4, 417-423.

Baddeley, A. (2003). Working memory: Looking back and looking forward. *Nature Reviews*, 4, 829-839.

Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working Memory. *Recent Advances in Learning and Motivation Vol. VIII. Ed.: Bower, G. New York, Academic Press*, pp. 47-90.

Baddeley, A., & Warrington, E. (1970 йил 4). Amnesia and the distinction between long- and short-term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 9(2), pp. 176-189.

Baddeley, A., Gathercole, S., & Papagno, C. (1998). The phonological loop as a language learning device. *Psychol Rev*, 105(1), 158-173.

- Baddeley, A., Lewis, V., & Vallar, G. (1984). Exploring the articulatory loop. *Quarterly Journal of Experimental Psychology A*, 36, pp. 233-252.
- Bayley, P. (2000). Comparison of the serial position effect in very mild Alzheimer's disease, mild Alzheimer's disease, and amnesia associated with electroconvulsive therapy. *Journal of the International Neuropsychological Society*(6), 290-298.
- Beecher, W., & Brenda, M. (2000 йил 2). Loss of Recent Memory After Bilateral Hippocampal Lesions. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci*, 12, 103-113.
- Brown, G., Chater, N., & Neath, I. (2007). A Temporal Ratio Model of Memory. *Psychological Review*, 114(3), pp. 539-576.
- Bruce, D., & Papay, J. P. (1970). Primacy Effect in Single-Trial Free Recall. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*(9), pp. 473-486.
- Castro, C. (1992). Primacy and recency effects in nonhuman primates. *J Exp Psychol Anim Behav Process*(18(4)), 335-40.
- Cunha, C. (2012). Serial position effects in Alzheimer's disease, mild cognitive impairment, and normal aging: Predictive value for conversion to dementia. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*(34(8)).
- Dosher, B. A. (1999). Item interference and time delays in working memory: immediate serial recall. *International journal of psychology*(34 (5/6)), pp. 276-284.
- Duncan, K. (2009). Distinct memory signatures in the hippocampus: Intentional states distinguish match and mismatch enhancement signals. *Journal of Neuroscience*, 131-139.
- Ebbinghaus, H. (1885). *Über das Gedächtnis*.

- Friston, K. J., Buchel, C., Fink, G. R., Morris, J., Rolls, E., & Dolan, R. (1997). Psychophysiological and modulatory interactions in Neuroimaging. *NeuroImage*, 6, pp. 218-229.
- Glanzer, M. (1972). Storage mechanisms in recall. (N. Y. Press, Ed.) *In G.H. Bower (ed.), The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*(Vol. 5), pp. 129-192.
- Glanzer, M., & Cunitz, A. R. (1966). Two storage mechanisms in free recall. *Journal of Verbal Learning and Behaviour*(5), pp. 351-360.
- Goldman-Rakic, P. S. (1996). The prefrontal landscape: Implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. *Physiosophical Transactions of the Royal Society of London*, 351, pp. 1445-1453.
- Grasby, P., Frith, C., Friston, K., Frackowiak, R., & Dolan, R. (1993). Activation of the human hippocampal formation during auditory-verbal long-term memory function. *Neuroscience Letters*, 163, pp. 185-188.
- Greene, A. (2000). Primacy versus recency in a quantitative model: activity is the critical distinction. *Learning & Memory*(7(1)), 48-57.
- Gruber, O. (2000). Two different brain systems underlie phonological short-term memory in humans. *Neuroimage*, 11, p. 407.
- Gruber, O. (2001 йил 11). Effects of domain-specific interference on brain activation associated with verbal working memory task performance. *Cerebral cortex*, 11(11), pp. 1047-1055.

- Gruber, O. (2002). The co-evolution of language and working memory capacity in the human brain. In M. Stamenov & V. Gallese (Eds.). In M. Stamenov, V. Gallese, & J. Benjamins (Ed.), *Mirror neurons and the evolution of brain and language (Advances in consciousness research, 42)* (pp. 77-86). Amsterdam.
- Gruber, O., & Goschke, T. (2004 йил 4). Executive control emerging from dynamic interactions between brain systems mediating language, working memory and attentional processes. *Acta Psychologica, 115*(2-3), pp. 105–121.
- Gruber, O., & von Cramon, D. Y. (2001). Domain-specific distribution of working memory processes along human prefrontal and parietal cortices. *Neuroimage, 13*, p. 679.
- Gruber, O., & von Cramon, D. Y. (2001). Domain-specific distribution of working memory processes along human prefrontal and parietal cortices: A functional magnetic resonance imaging study. *Neuroscience Letters, 297*, pp. 29-32.
- Gruber, O., & von Cramon, D. Y. (2001a). Domain-specific distribution of working memory processes along human prefrontal and parietal cortices: A functional magnetic resonance imaging study. *Neuroscience Letters, 297*, pp. 29-32.
- Gruber, O., & von Cramon, D. Y. (2001b). Domain-specific distribution of working memory processes along human prefrontal and parietal cortices. *Neuroimage, 13*, p. 679.
- Gruber, O., & von Cramon, D. Y. (2003). The functional neuroanatomy of human working memory revisited: Evidence from 3T-fMRI studies using classical domain-specific interference tasks. *Neuroimage, 19*, pp. 797-809.

- Gruber, O., Gruber, E., & Falkai, P. (2005). Neural correlates of working memory deficits in schizophrenic patients. Ways to establish neurocognitive endophenotypes of psychiatric disorders. *Radiologe*, *45*, pp. 153-160.
- Hannula, D. (2008). Medial temporal lobe activity predicts successful relational memory binding. *Journal of Neuroscience*, 116-124.
- Hermann, B. (1992). Differential Effects of Left and Right Anterior Temporal Lobectomy on Verbal Learning and Memory Performance. *Epilepsia - Official Journal of the International League Against Epilepsy*.
- Hockey, R., & Hamilton, P. (1977). The basis of the primacy effect: some experiments with running memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*(29), pp. 49-63.
- Innocenti, I. (2013). TMS interference with primacy and recency mechanisms reveals bimodal episodic encoding in the human brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*(25(1)), 109-16.
- Jahnke, J. C. (1968). Delayed recall and the serial-position effect of short-time memory. *Journal of Experimental Psychology*, *76*(4), pp. 618-622.
- Keppel, G., & Underwood, B. J. (1962). Proactive inhibition in short-term retention of single items. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *1*, pp. 153-161.
- Kesner, R. (1982). Serial position curve in rats: Role of the dorsal hippocampus. *Science*.
- Kirschbaum, C. (2008). *Biopsychologie von A bis Z*. Heidelberg: Springer Medizin Verlag.
- Klauer, K., & Zhao, Z. (2004). Double Dissociations in Visual and Spatial Short-Term Memory. *Journal of Experimental Psychology*, *133*(3).

- Klein, K.-M. (n.d.). *Das Kurzzeitgedächtnis*. From http://www.psychologie.uni-bonn.de/online-documents/litdocs/kzged/DFG_ARB/kzg.htm
- Lansner, A. (2013). Reactivation in Working Memory: An Attractor Network Model of Free Recall. *PLoS ONE*(8(8)).
- Larsen, & Castro. (1992). Animal Behaviour Processes. *Journal of Experimental Psychology*.
- Lepage, M., Habib, R., & Tulving, E. (1998). Hippocampal PET activations of memory encoding and retrieval: the HIPER model. *Hippocampus*, 8, pp. 313-322.
- Lundstrom, B. N., Petersson, K. M., Andersson, J., Johansson, M., Fransson, P., & Ingvar, M. (2003 йил 12). Isolating the retrieval of imagined pictures during episodic memory: activation of the left precuneus and left prefrontal cortex. *NeuroImage*(4), pp. 1934-1943.
- Müller, G., & Knight, R. (2006). The functional neuroanatomy of working memory: Contributions of human brain lesion studies. *Neuroscience*, 139, pp. 51-58.
- Martin, M. (2013). Relevance of the serial position effect in the differential diagnosis of mild cognitive impairment, Alzheimer-type dementia, and normal ageing. *Neurología*(28), 219-225.
- Miller, G. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63(2), pp. 343-355.
- Morrison, A., Andrew, R., & Jason, M. (01 2014). Primacy and recency effects as indices of the focus of attention. *Frontiers in Human Neuroscience*.
- Moscovitch, M. (1981). Multiple dissociations of function in amnesia. In L. Cermak, *Human memory and amnesia* (p. 337 ff.). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates Inc.

- Moser, B. (2014). Serial Position Effects in Patients with Mild Cognitive Impairment and Early and Moderate Alzheimer's Disease Compared with Healthy Comparison Subjects. *Dementia and Geriatric Cognitive Disorders*(37), 19-26.
- Murdock. (1962). The serial-position effect of free recall. *Journal of Experimental Psychology*, pp. 482-488.
- Murdock, B. B. (1968). Modality effects in short-term memory: storage or retrieval? *Journal of Experimental Psychology*(Vol. 77, No. 1), pp. 79-86.
- Nordby, K., Raanaas, R. K., & Magnussen, S. (2002). The expanding telephone number. Part1: Keying briefly presented multiple-digit numbers. *Behaviour & Information Technology*(Vol. 21, No. 1), pp. 27-38.
- Oberauer, K. (2002). Access to information in working memory. Exploring the focus of attention. *Journal of Experimental Psychology*(28), 411-421.
- Oeztekin, I., & McElree, B. (2007). Proactive interference slows recognition by eliminating fast assessments of familiarity. *Journal of Memory and Language*, 57, pp. 126-149.
- Ogawa, S., Lee, T., Kay, A., & Tank, D. (1990 йил 12). Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of Amerika*, 87, pp. 9868-9872.
- Opitz, B. (2014). Memory function and the hippocampus. *Front Neurol Neurosci.*(34).
- Page, M. P., & Norris, D. (1998). The Primacy Model: A New Model Of Immediate Serial Recall. *Psychological Review*, 105(4), 761-781.

- Pauling, L. (1935 йил 4). The Oxygen Equilibrium of Hemoglobin and Its Structural Interpretation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of Amerika*, 21(4), pp. 186-191.
- Psychology, T. L. (n.d.). *The Layman's Guide to Psychology*. Retrieved 2010 йил 14-2 from http://www.laymanpsych.com/wp-content/uploads/2009/10/Serial_position-300x191.png
- Red buffalo2001. (n.d.). *Wikipedia*. Retrieved 2016 йил 07-03 from https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/c/c6/Baddeleys_Modell.png/640px-Baddeleys_Modell.png
- Rugg, M. (2012). Item memory, context memory and the hippocampus: fMRI evidence. *Neuropsychologia*, 3070-3079.
- Samuels, I., Butters, I., & Cermak, L. (1973). Short-term visual memory: effects of visual field, serial position and exposure duration. *Perceptual and Motor Skills*(36), pp. 115-121.
- Sands, S., & Wright, A. (1980). Serial probe recognition performance by a rhesus monkey and a human with 10- and 20-item lists. *Journal of Experimental Psychology*(6), 386-396.
- Schacter, D., Curran, T., Reiman, E., Chen, K., Bandy, D., & Frost, J. (1999). Medial Temporal Lobe Activation During Episodic Encoding and Retrieval: A PET Study. *Hippocampus*, 9, pp. 575-581.
- Scoville, W., & Milner, B. (2000 йил 2). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *The Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neuroscience*, 12(1), 103-113.
- Sederberg, B. (2006). Oscillatory correlates of the primacy effect in episodic memory. *NeuroImage*(32), 1422-1431.

- Serial Position Effects in Auditory Event-related Potentials during Working Memory Retrieval. (2004). *Journal of Cognitive Neuroscience*(16(1)), 40-52.
- Shallice, T., & Warrington, E. (1977 йил 10). uditory-verbal short-term memory impairment and conduction aphasia. *Brain and Language*, 4(4), pp. 479-491.
- Sikström, S. (2000). The TECO theory and lawful dependency in successive episodic tests. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*(53), 693-728.
- Simons, D., & Levin, D. (1997). Change blindness. *Trends Cogn. Sci.*, 1, pp. 261-267.
- Smith, E., & Jonides, J. (1997). Working Memory: A View from Neuroimaging. *Cognitive Psychology*, 33, pp. 5-42.
- Sommer, T. (2006). Dissociable parietal systems for primacy and subsequent memory effects. *Neurobiology of Learning and Memory*(85(3)), 243-251.
- Stephane, M. (2007). The dynamic architecture of working memory in schizophrenia. (92), 160-167.
- Stephane, M. (2010). Neural oscillations associated with the primacy and recency effects of verbal working memory. *Neuroscience Letters*(473), 172-177.
- Strange, B. (2002). Dissociable Human Perirhinal, Hippocampal, and Parahippocampal Roles during Verbal Encoding. *The Journal of Neuroscience*(22(2)), 523-528.
- Takahashi, E., Ohki, K., & Yasushi, M. (2002 йил 10). The role of the parahippocampal gyrus in source memory for external and internal events. *Neuroreport*, 13(15), pp. 1951-1956.
- Talmi, T., Grady, C., & Goshen-Gottstein, Y. (2005). Neuroimaging the serial position curve. *Psychological Science*, 16, p. 716.

- Thorndike, E., & Lorge, I. (1944). *The teacher's Word Book of 30,000 Words*. New York: Teachers College, Columbia University.
- Titus, T. (1991). Effects of rehearsal instructions on the primacy effect in free recall. *Psychological Reports*(68), pp. 1371-1377.
- Trost, S., & Gruber, O. (2012). Evidence for a double dissociation of articulatory rehearsal and non-articulatory maintenance of phonological information in human verbal working memory. *Impactfaktor Journal*(65(3)), 133–140.
- Trost, S., & Gruber, O. (2012). Evidence for a Double Dissociation of Articulatory Rehearsal and Non-Articulatory Maintenance of Phonological Information in Human Verbal Working Memory. *Neuropsychobiology*(65), 133-140.
- Underwood, G. (1975). Perceptual distinctiveness and proactive interference in the Primacy Effect. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*(27), pp. 289-294.
- Warnington, E., Logue, V., & Pratt, R. (1971). The anatomical localisation of selective impairment of auditory verbal short-term memory. *Neuropsychologica*, 9, pp. 377-387.
- Watkins, O. C., & Watkins, M. J. (1975). Build-up of proactive inhibition as a cue overload effect. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 104, pp. 442-452.
- Weishaupt, D., Köchli, V., & Marinček, B. (2009). *Wie funktioniert MRI!* Heidelberg: Springer Medizin Verlag.
- Wickens, D. D. (1970). Encoding categories of words: An empirical approach to meaning. *Psychological Review*, 77, pp. 1-15.

- Wickens, D., Born, D., & Allen, C. (1963). Proactive inhibition and item similarity in short-term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*(2), pp. 440-5.
- Wright, A. (1994). Primacy effects in animal memory and humal nonverbal memory. *Animal Learning & Behavior*, 22(2), pp. 219-223.
- Wright, A., Santiago, H., Sands, S., Kendrick, D., & Cook, R. (1985). Memory processing of serial lists by pigeons, monkeys, and people. *Science*, 229(4710), pp. 287-289.
- Yonelinas, A. (2013). The hippocampus supports high-resolution binding in the service of perception, working memory and long-term memory. *Behav Brain Res.*, 34-44.
- Zola, S., Squire, L., & Teng, E. (2000 йил 1). Impaired recognition memory in monkeys after damage limited to the hippocampal region. *J. Neurosci.*, 20(1), 451-463.

7 **Abbildungsverzeichnis**

Abbildung 1 - Aufbau eines Wasserstoffatomkerns (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009)..	8
Abbildung 2 - Rotation der Spins ohne äußeres Magnetfeld (a). Ausrichtung der Spins innerhalb eines äußeren Magnetfeldes B_0 , die sich als Längsmagnetisierung MZ zeigt (b). Durch einen HF-Impuls (c) kann eine Auslenkung des Vektors um 90° erreicht werden, wodurch die Längsmagnetisierung als M_{XY} vorhanden ist (Weishaupt, Köchli, & Marincek, 2009).....	9
Abbildung 3 - Serial Position Curve – Das Diagramm zeigt die Wiedergaberate von Worten anhand ihrer Position in einer Wortliste (Quelle: http://www.laymanpsych.com).....	15
Abbildung 4 - Das Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley und Hitch – Die zentrale Exekutive als zentrales Steuerzentrum mit den beiden Komponenten „Visuell-Räumlicher Notizblock“ und der „Phonologischen Schleife“ (Baddeley & Hitch, 1974)	18
Abbildung 5 - Ein funktionales Modell der phonologischen Schleife. (Baddeley et al., 2003).	20
Abbildung 6 - Ein evolutionsbasiertes neuroanatomisches Modell des menschlichen Arbeitsgedächtnisses (Gruber & Goschke, 2004).....	24
Abbildung 7 - Experimentelles Design einer vorangegangenen fMRT-Studie - Details sind im Text beschrieben (Gruber, 2001)	25
Abbildung 8 - Experimentelles Design: Trialanordnung innerhalb der drei Blöcke (pro Block 78 Trials mit dazwischenliegender Pause)	29
Abbildung 9 - Experimentelles Design: Aufbau der Trials (Details siehe Text).....	30

Abbildung 10 - Wiedererkennungsrates unter Rehearsalbedingungen im Verhaltensexperiment	38
Abbildung 11 - Wiedererkennungsrates unter artikulatorischer Suppression im Verhaltensexperiment (* $p < 0,01$ ** $p < 0,05$).....	38
Abbildung 12 - Wiedererkennungsrates unter Rehearsalbedingungen im fMRT-Experiment..	40
Abbildung 13 - Wiedererkennungsrates unter artikulatorischer Suppression im fMRT-Experiment (* $p < 0,01$ ** $p < 0,05$).....	40
Abbildung 14 - Aktivierungen im tiefen frontalen Operculum beidseits während der Recognitionsphase bei Rehearsal- vs. Suppressionsbedingung (eigene Abbildung).....	43
Abbildung 15 – Signifikante Erhöhung der funktionellen Konnektivität mit dem rechten frontalen Operculum im li. und re. Hippocampus bei Abruf des ersten Items unter Suppressionsbedingung	44
Abbildung 16 - Serial Position Curve für (A) Gesunde Ratten bei no-delay (20 Sekunden) und delay (10-Minuten). (B) Gesunde und geschädigte Ratten bei immediate retention. (C) mit Hippocampusläsionen unter delay- und no-delay-Bedingungen (Kesner, 1982).	51
Abbildung 17 - Wiedererkennungsrates von gesunden Affen (N) im Vergleich mit Affen mit einer isolierten Schädigung der hippocampalen Region (H). *: Beeinträchtigte Performance der H-Gruppe im Vergleich zur N-Gruppe (Zola et al., 2000).....	51
Abbildung 18 - Itemanzahlabhängige Aktivierung während der Abarbeitung einer zunehmenden Anzahl an Items während Encoding und Maintenance. Hippocampusaktivierung während Encoding (a) und Maintenance (b). Der rechte Bereich zeigt Parameter-Schätzungen	

für Kontrast-Schätzungen der am stärksten aktivierten Voxel im linken MTL für jede
Bedingung (mean± SD) (Axmacher et al., 2007).52

8 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 - Aktivierungen bei komplexem Modell (Artikulatorische Suppression: Recognition vs. Maintenance)	41
Tabelle 2 - Aktivierungen bei komplexem Modell (Rehearsal: Recognition vs. Maintenance)	42
Tabelle 3 - Aktivierungen bei komplexem Modell (Suppression vs. Rehearsal: Recognition vs. Maintenance).....	42
Tabelle 4 - Aktivierungen in der Konnektivitätsanalyse	44

9 Stichwortverzeichnis

BOLD	Blood Oxygen Level Dependency
fMRT	Funktionelle Magnetresonanztomographie
MRT	Magnetresonanztomographie
Neokortex	Der jüngste Teil des Großhirns. Sitz des deklarativen Gedächtnisses
PPI	Psychophysiologische Interaktionen (Friston, 1997)
SPC	Serial Position Curve / Serielle Positionskurve

10 Publikationen

Die Ergebnisse der Arbeit wurden im Rahmen der 12th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain 2006 in Florenz in einer Poster-Präsentation vorgestellt.

11 Danksagung

Besonders bedanken möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Gruber, der mir jederzeit als Ansprechpartner mit wertvollen Hinweisen zur Seite stand.

Weiterhin möchte ich Frau Dr. Esther Diekhof, Frau Dr. Ilona Henseler, Herrn Dr. Tobias Melcher und Frau Katja Brodmann für die Unterstützung bei methodischen Fragen danken sowie den vielen Probanden, welche die Durchführung der Experimente erst möglich gemacht haben.