

Neuronale Korrelate des Abrufs aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis

Inauguraldissertation

zur Erlangung des Akademischen Grades

eines Dr. phil.,

vorgelegt dem Fachbereich FB 02 – Sozialwissenschaften, Medien und
Sport

der Johannes Gutenberg-Universität

Mainz

von

Benjamin Rahm

aus Freiburg im Breisgau

Mainz

2016

Tag des Prüfungskolloquiums: 11.07.2016

Danksagung

In der PDF-Version ist die Danksagung nicht enthalten.

Zusammenfassung

Das Arbeitsgedächtnis ermöglicht es, flexibel mentale Repräsentationen von Informationen zu enkodieren, aufrechtzuerhalten und abzurufen, um diese für zielgerichtete Handlungen, seien sie kognitiv oder motorisch, zu verwenden. Die offensichtliche Relevanz dieser Fähigkeit für viele Disziplinen hat vielfältige Studien zu den kognitiven Mechanismen des Arbeitsgedächtnisses und seinen neuronalen Grundlagen angeregt. Aufbauend auf den Modellen von Baddeley und Hitch (1974) und Cowan (1988) widmeten sich zahlreiche Bildgebungsstudien den neuronalen Korrelaten von Arbeitsgedächtnisleistungen und seiner auf wenige Inhalte limitierten Kapazität. Diese Studien haben die aktuelle Ansicht geprägt, wonach das Arbeitsgedächtnis als Produkt einer Interaktion von aufmerksamkeits-, gedächtnis- und wahrnehmungsbezogener neuronaler Aktivität aufzufassen ist. In diesem Kontext wurden die Enkodierung und die Aufrechterhaltung von Inhalten detailliert untersucht. Im Gegensatz hierzu blieb der Abruf von Informationen aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis weitgehend unbeachtet. Dies überrascht, da der Abruf einen grundlegenden Prozess der Nutzung von Arbeitsgedächtnisinhalten darstellt, der für jede weitere Verwendung der Inhalte notwendig scheint.

Aus diesem Grund bestand das übergreifende Ziel der vorliegenden Arbeit darin, die neuronalen Korrelate des Abrufs von visuellen Arbeitsgedächtnisinhalten zu identifizieren. Mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) und Magnetoenzephalographie (MEG) wurden drei Studien durchgeführt, die unterschiedliche Aspekte des Abrufs auf Hirnebene mit hoher räumlicher bzw. zeitlicher Auflösung untersucht haben.

Studie 1 verwendete die klassische delayed-match-to-sample-Aufgabe, um der

Frage nachzugehen, ob die vielfach während der Enkodierungs- und der Behaltensphase beobachteten Aktivierungen in frontoparietalen Regionen auch im Abruf eine aktive Rolle spielen. Zudem sollten explorativ die neuronalen Korrelate der Wiedererkennung im gesamten Hirn identifiziert werden. Den Ergebnissen dieser fMRT-Studie zufolge erwiesen sich viele der typischerweise beobachteten frontoparietalen Aktivierungen als unabhängig vom Abruf. Anteriore Anteile des intraparietalen Sulcus zeigten sich hingegen als verstärkt aktiv, wenn eine Wiedererkennung erforderlich war, waren jedoch unabhängig von den genauen Abrufanforderungen. Diesen kann folglich eine Rolle in der Wiedererkennung eingeräumt werden, jedoch scheint keine Beteiligung am zentralen Prozess des Abgleichs der internen Arbeitsgedächtnisrepräsentationen mit einem präsentierten Testreiz vorzuliegen. Die experimentelle Variation der Anforderungen an diesen Abgleich resultierten hingegen in der Aktivierung von Regionen, die auch als am Abruf aus dem Langzeitgedächtnis beteiligt gelten.

Studie 2 nutzte MEG, um mit hoher zeitlicher Auflösung die Teilprozesse der Wiedererkennung nachzuverfolgen. Insbesondere sollten die neuronalen Korrelate des ähnlichkeitsbasierten Abgleichs zwischen gemerkten Inhalten und einem Testreiz und der Entscheidung, ob der Testreiz einem Arbeitsgedächtnisinhalt entspricht, identifiziert werden. Die Ergebnisse zeigten, dass der Grad der Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz als Indikator des Abgleichsprozesses an linksfrontalen MEG-Sensoren die vorhergesagten, graduell abgestuften Effekte produzierte. Eine später auftretende rechtsseitige frontale Aktivität bildete hingegen die kategorielle Entscheidung, ob der Testreiz einem der Merkreize entsprach, unabhängig vom Grad der perzeptuellen Ähnlichkeit ab. In Übereinstimmung mit Modellen des Abgleichsprozesses (Nosofsky und Palmeri, 1997) zeigte diese Studie, dass die Akkumulation von Evidenz für das Vorhandensein eines Arbeitsgedächtnisinhalts und die Kategorisierung des Testreizes auf neuronaler Ebene als zwei deutlich unterscheidbare Teilprozesse nachweisbar sind.

Studie 3 untersuchte den Abruf im Kontext der Priorisierung eines Arbeitsgedächtnisinhaltes zu dessen weiterer Verwendung. Es wurde angenommen, dass der Priorisierung zwei Teilprozesse zugrunde liegen, der Abruf des Inhalts und die räumliche Fokussierung der Aufmerksamkeit auf diesen Inhalt, und ein neuartiges Paradigma entwickelt, das die unabhängige Variation dieser ermöglichte. Mittels fMRT ergaben sich als neuronale Korrelate der Neufokussierung der Aufmerksamkeit auf einen Arbeitsgedächtnisinhalt Aktivierungen des posterior parietalen und kaudalen superioren frontalen Cortex. Demgegenüber führten verstärkte Anforderungen an den Gedächtnisabruf zu Aktivierungen in einer klar unterschiedlichen Menge von Hirnregionen im posterioren cingulären sowie rostralen superioren frontalen Cortex.

Die drei beschriebenen Studien leisten einen neuen Beitrag dazu, die neuronalen Korrelate des Abrufs aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis zu identifizieren. Die Vorstellung, dass Arbeitsgedächtnisleistungen das Ergebnis des Zusammenwirkens von gedächtnis- und aufmerksamkeitsbezogenen neuronalen Aktivitäten sind, könnte den Ergebnissen der vorliegenden fMRT-Studien zufolge auch für den Abruf Gültigkeit haben. Sowohl der Zeitverlauf als auch die Hirnaktivierungsmuster während der Wiedererkennung wiesen zudem starke Ähnlichkeiten zum Abruf von Langzeitgedächtnisinhalten und zur perzeptuellen Entscheidungsfindung auf. Entsprechend der konzeptuellen Ähnlichkeit der für diese Leistungen angenommenen Abgleichsprozesse könnten diese Aktivierungen Ausdruck eines generischen Abgleichsmechanismus sein. Ein genaueres Verständnis der gemeinsamen Prozesse zu erreichen, die diesen ähnlichen Aktivierungsmustern zugrunde liegen, wird eine herausfordernde Aufgabe für zukünftige Untersuchungen.

Abstract

Working memory enables the flexible encoding, maintenance and retrieval of mental representations and their use for goal-directed cognitive or motor action. The pervasive relevance of this ability has stimulated a plethora of studies on the cognitive mechanisms of working memory and their neural bases.

Building on the models of Baddeley and Hitch (1974) and Cowan (1988), many neuroimaging studies have examined the neural correlates of working memory and its tightly limited capacity. These studies have shaped the current view that working memory results from an interaction of attention-, memory- and perception-related neuronal activity. In this context, the encoding and maintenance of memoranda have been studied in great detail. In strong contrast, the retrieval of information from visual working memory has received only scarce attention. This is surprising, as retrieval constitutes a basic form of use of memory contents that seems to be indispensable for their further processing.

The overarching aim of this work therefore was to identify the neural correlates of retrieval from visual working memory. Using functional magnetic resonance imaging (fMRI) and magnetoencephalography (MEG), three studies were conducted to examine diverse aspects of retrieval on the brain level.

Study 1 implemented the classic delayed-match-to-sample-task to examine whether the frontoparietal regions that are well-known to support encoding and maintenance may additionally play an active role in retrieval. Furthermore, it aimed at exploring the neural correlates of recognition on the whole-brain level. The results of this fMRI-study revealed that the activation of many of the typically observed frontoparietal regions was independent of retrieval. However, anterior parts of the intraparietal sulcus showed increased activation when recognition was required, albeit independent of the exact

demands on recognition. Anterior intraparietal sulcus may hence play a role in recognition, but does not seem to contribute to the process of matching internal working memory representations to a probe stimulus. In contrast, experimental variation of demands on this matching process resulted in activation of regions that have been associated with retrieval of long-term memories.

Study 2 used MEG to track the component processes of recognition at high temporal resolution. In particular, this study aimed at identifying the potentially separable neural correlates of the similarity-based matching of the contents of working memory and a probe stimulus and the resulting decision whether the probe matches one of the items held in memory. Results showed that the degree of similarity between probe and memory items was reflected in neural activity over left frontal MEG-sensors. Later in time, right frontal activity coded the categorical decision that a probe matched a memory item independent of their degree of similarity. Thus, in accordance with models of the matching process (Nosofsky & Palmeri, 1997), the accumulation of similarity evidence and the categorical decision on the probe became evident as clearly separable MEG-components.

Study 3 examined retrieval in the context of prioritizing an item held in working memory for further use. Assuming that prioritization relies on two component processes – the retrieval of an item and the focusing of spatial attention on it – a new paradigm was developed that allowed for independent variation of these two factors. Using fMRI, neural correlates of directing the focus of attention to an item were found in posterior parietal and caudal superior frontal cortex. In contrast, increased demands on retrieval produced activations in a clearly distinct set of regions in posterior cingulate and rostral superior frontal cortex.

Together, the three studies provide novel evidence on the neural correlates of retrieval from visual working memory. According to the results of the present studies, the conception that working memory results from combined activity of memory- and attention-

related neuronal activity, may well be extended to include retrieval. Moreover, both the time course and the brain activation patterns during recognition strongly resembled findings from research on long-term memory and perceptual decision making. In line with the conceptual similarity of the assumed matching processes in all these tasks, these activations may be an expression of the same underlying, generic matching mechanism. Gaining a precise understanding of the common processes that drive these similar activations will be a challenging task for future investigations.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	i
Zusammenfassung	ii
Abstract.....	v
Inhaltsverzeichnis	viii
Kapitel 1	1
Theoretischer Hintergrund.....	1
1.1 Übersicht.....	1
1.2 Arbeitsgedächtnismodelle.....	2
1.2.1 Das Mehrkomponentenmodell von Baddeley und Hitch.....	2
1.2.2. Das „embedded processes model“ von Cowan.....	5
1.3 Bildgebungsstudien zum Arbeitsgedächtnis	8
1.4 Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis.....	13
1.4.1 Paradigmen	13
1.4.2 Begriffsbestimmung „Abruf“	15
1.4.3 Modellvorstellungen zum Abruf.....	15
1.5. Bildgebungsstudien zum Abruf	22
1.5.1 Bislang nicht berücksichtigte Schwierigkeiten.....	26
1.6 Übergeordnete Zielsetzung der vorliegenden Studien.....	28
Kapitel 2	36
Studie 1. Neuronale Korrelate des Abrufs im fMRT.....	36
2.1 Einleitung.....	36
2.2 Methoden und Materialien.....	41

2.2.1 Versuchspersonen	41
2.2.2 Studiendesign.....	41
2.2.3 MRT-Datenaufzeichnung	44
2.2.4 Datenanalyse	45
2.2.4.1 Verhaltensdaten	45
2.2.4.2 MRT-Daten.....	45
2.3 Ergebnisse	48
2.3.1 Verhaltensdaten	48
2.3.2 fMRT-Daten.....	50
2.3.2.1 Effekte der Anzahl Merkreize.....	50
2.3.2.2 Effekte der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	61
2.4 Diskussion.....	65
2.5 Schlussfolgerungen.....	76
-	
Kapitel 3	78
Studie 2. Komponenten des Abgleichsprozesses im Zeitverlauf	78
3.1 Einleitung.....	78
3.2 Methoden und Materialien.....	82
3.2.1 Versuchspersonen	82
3.2.2 Studiendesign.....	82
3.2.3 MEG-Datenaufzeichnung	86
3.2.4 MEG-Datenanalyse.....	87
3.2.4.1 Analyse ereigniskorrelierter Felder	87
3.2.4.2 Komponentenbezogene Analysen.....	88
3.3 Ergebnisse.....	89
3.3.1 Verhaltensdaten	89

3.3.2 MEG-Daten.....	91
3.3.2.1 Wiedererkennungsbegogene EKFs	91
3.3.2.1.1 Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	92
3.3.2.1.2 Anzahl Merkreize	99
3.3.2.1.3 Interaktion Anzahl Merkreize × Merk-Testreiz-Ähnlichkeit.....	100
3.3.2.1.4 Räumliche und zeitliche Trennbarkeit der Komponenten	101
3.3.2.1.5 Korrelation zum Verhalten	102
3.3.2.1.6 Interkorrelationen der Komponenten.....	104
3.3.2.2 Enkodierungs- und behaltensbezogene EKFs.....	105
3.4 Diskussion.....	107
3.5 Schlussfolgerungen	117
Kapitel 4	118
Studie 3. Gedächtnismäßige Selektion und Aktualisierung des Fokus der Aufmerksam- samkeit	118
4.1 Einleitung.....	118
4.2 Methoden und Materialien.....	119
4.2.1 Versuchspersonen	119
4.2.2 Studiendesign.....	120
4.2.3 MRT-Datenaufzeichnung	124
4.2.4 MRT-Datenanalyse	124
4.2.5 Kontrollstudien	127
4.3 Ergebnisse.....	128
4.3.1 Verhaltensdaten	128
4.3.2 fMRT-Daten.....	130
4.3.3 Augenbewegungskontrollstudie.....	135

4.4 Diskussion.....	136
4.5 Schlussfolgerungen.....	141
Kapitel 5	142
Studienübergreifende Diskussion.....	142
5.1 Die Rolle posterior parietaler Aktivierungen.....	142
5.2 Die Rolle abrufbezogener Deaktivierungen des default mode-Netzwerks....	149
5.3 Die Rolle abrufbezogener frontaler Aktivierungen	158
5.4 Ausblick und Zusammenfassung	163
Literaturverzeichnis	169
Anhang A – Studie 1	188
Anhang B – Studie 2.....	192
Anhang C – Studie 3.....	195
Selbständigkeitserklärung.....	196
Ausbildungs- und Studienverlauf	197

Kapitel 1

Theoretischer Hintergrund und Ableitung der Fragestellungen

1.1 Übersicht

Die Fähigkeit eine kleine Anzahl von Informationen über eine kurze Zeit mental zu repräsentieren und flexibel für zielgerichtete Handlungen zu nutzen, wird als Arbeitsgedächtnis bezeichnet. Das Arbeitsgedächtnis stellt über diese Funktionen einen Arbeitsraum für vielerlei Handlungen bereit. Einige dieser sind rein mentaler Natur, wie z.B. das Kopfrechnen oder das Vorausplanen einer Serie von im Ablauf eines Arbeitstages zu erledigender Tätigkeiten. Andere vollziehen sich in Auseinandersetzung mit der Umgebung, wie die Suche nach einem bestimmten Produkt im Supermarkt oder die mentale Abschätzung, ob eine Reihe Gegenstände wohl noch im Reisegepäck Platz finden werden. Gemeinsam ist all diesen, dass nicht nur mentale Repräsentationen der Inhalte im Arbeitsgedächtnis gebildet und aufrechterhalten, sondern auf diese auch zugegriffen können werden muss. Dieser intentionale Zugriff, der Abruf von Arbeitsgedächtnisinhalten, scheint für jegliche Nutzung notwendig.

Wie funktioniert das und welche Hirnregionen sind daran beteiligt? In diesem Kapitel werden theoretische Grundlagen und bisherige Erkenntnisse zu dieser Frage einleitend dargestellt. Nachfolgend an die Beschreibung des nach wie vor prominentesten Arbeitsgedächtnismodells von Baddeley und Hitch (1974) wird die Alternativkonzeption von Cowan (1988, 1999) und dessen Erweiterung nach Oberauer (2002) vorgestellt. Diese Modelle haben auch die bildgebende Forschung geprägt, entsprechend werden hiernach

wichtige Befunde und neurowissenschaftliche Vorstellungen zum Arbeitsgedächtnis zusammengefasst. Nach dieser allgemeinen Einführung erfolgt eine fokussierte Darstellung der kognitiven Konzeptionen und bildgebenden Studien zum Kernthema dieser Arbeit, dem Abruf aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis. Die Ableitung der übergeordneten Zielsetzung dieser Arbeit und eine Kurzzusammenfassung der einzelnen durchgeführten Studien bilden den Abschluss dieser Einführung.

1.2 Arbeitsgedächtnismodelle

1.2.1 Das Mehrkomponentenmodell von Baddeley und Hitch

Wenngleich die temporäre Speicherung einer kleinen Menge von Inhalten, das Kurzzeitgedächtnis, bereits seit Längerem auch Thema wissenschaftlicher Untersuchungen war (z.B. Peterson und Peterson, 1959; Sternberg, 1966), haben erst Baddeley und Hitch (1974) eine Konzeption vorgestellt, welche die Aufrechterhaltung und die Nutzung von Gedächtnisinhalten im Rahmen von Kognition und Handlung in einen gemeinsamen theoretischen Rahmen stellte. Im Verlauf der letzten 40 Jahre wurde das Modell mehrmals modifiziert, die drei Komponenten der ursprünglichen Konzeption blieben jedoch erhalten: Dies sind die sogenannte zentrale Exekutive („central executive“) als attentionale Kontrollinstanz, sowie zwei untergeordnete Kurzzeitspeichersysteme - die phonologische Schleife („phonological loop“) für verbal-akustisches Material, sowie den visuell-räumlichen Notizblock („visuo-spatial sketchpad“) für visuelle Reize.

Die zentrale Exekutive erfüllt die Aufgabe, über attentionale Steuerungsmechanismen die Ressourcen des Arbeitsgedächtnisses zu koordinieren, insbesondere die untergeordneten Speichersysteme zu kontrollieren. Ursprünglich war die zentrale Exekutive nur grob als eine Menge allgemeiner Verarbeitungsressourcen definiert;

spätere Konzeptionen (Baddeley, 1986) übernahmen das „supervisory attentional system“ (SAS) von Norman und Shallice (1986) als Modell der zentralen Exekutive. Demnach überwacht ein übergeordnetes System kontrolliertes, zielgerichtetes Verhalten in Situationen, in denen habituelle Verhaltensweisen nicht ausreichen oder keine passenden gewohnheitsmäßigen Handlungen vorliegen. Im Gegensatz zu dieser Vorstellung erscheint die zentrale Exekutive in neueren Publikationen (z.B. Baddeley, 2003, 2010) nicht als einheitliche Instanz, sondern als weiter in spezifischere exekutive Prozesse unterteilbar, z.B. die Fähigkeiten, Aufmerksamkeit zu fokussieren, zu teilen und zwischen Inhalten und Aufgaben zu verschieben (Baddeley, 1996).

Die phonologische Schleife umfasst einen kapazitätsbegrenzten Speicher, in dem Inhalte in einem sprachartigen Format vorliegen (und die spontan innerhalb weniger Sekunden zerfallen), sowie einen Prozess, der diese Gedächtnisspuren abrufet und mittels subvokalem verbalem Wiederholen auffrischt („refreshing“).

Der visuell-räumliche Notizblock dient als Speicher für visuelle wie räumliche Inhalte, die beide separaten Kapazitätsgrenzen unterliegen. Entsprechend behavioraler Befunde und der neuronalen Organisation der visuellen Verarbeitung in einem objektbezogenen und einem räumlichen Pfad (Mishkin, Ungerleider und Macko, 1983; Ungerleider und Haxby, 1994) gelten visuelle muster- oder objektbezogene und räumliche Verarbeitung als dissoziierbare Speicherkomponenten. Logie (1995) schlug vor, dass analog zur phonologischen Schleife auch der visuell-räumliche Notizblock aus zwei Komponenten besteht: einem visuellen Speicher sowie einem Abruf- und Rehearsalprozess, der „inner scribe“ genannt wird.

Im Vergleich zur Vorstellung eines einheitlichen Kurzzeitspeichers von Atkinson und Shiffrin (1968), der dem Langzeitgedächtnis vorgeschaltet ist, konnte das Modell von Baddeley und Hitch zahlreiche Phänomene erstmals erklären. Beispielsweise wurde erst

mit diesem Modell – durch die Unterscheidung zwischen phonologischer Schleife und dem visuell-räumlichen Notizblock – erklärbar, dass Personen visuell-räumliche Inhalte aufrechterhalten können, während sie gleichzeitig eine verbale Zweitaufgabe, im einfachsten Fall die kontinuierliche Aussprache einer Silbe, bearbeiten. Effekte der Wortlänge, der artikulatorischen Suppression und der phonologischen Ähnlichkeit auf die Anzahl behaltener Wörter galten als Nachweis des sprachartigen Formats der phonologischen Schleife und des angenommenen Rehearsalprozesses.

Jedoch blieb eine Schwäche, dass das Modell primär das Behalten und Manipulieren von einzelnen Reizen bzw. Reizeigenschaften vorsah, während in Wahrnehmung und Erinnerung auch Szenen, Episoden und multimodale Objekte (z.B. die audiovisuelle Vorstellung eines bellenden Hundes) als kohärente, integrierte Eindrücke kodiert werden. Ebenso fehlte eine Möglichkeit, offensichtliche Interaktionen mit dem Langzeitgedächtnis im Modell zu beschreiben, wie sie sich z.B. in einer stark erhöhten Kapazität für sinnhaft zusammenhängende Worte, d.h. Sätze, im Vergleich zu zusammenhangslosen Wortlisten zeigen. Um diese Phänomene auch auf Modellebene direkt abzubilden, führte Baddeley (2000) eine vierte Komponente ein, den episodischen Puffer („episodic buffer“). Dieser ist entsprechend seiner Bezeichnung zunächst als kapazitätsbegrenzter episodischer Pufferspeicher konzipiert, der im Gegensatz zur phonologischen Schleife und dem visuell-räumlichen Notizblock multidimensionale Objekte (Episoden oder Chunks) kodiert. Er ermöglicht eine Integration der Informationen der Speichersysteme und bietet zudem eine Schnittstelle zu Langzeitgedächtnis und sensorischen Systemen. Aktuell behaltene Informationen diverser Quellen inklusive des Langzeitgedächtnisses können damit in einer integrierten episodischen Repräsentation abgebildet werden. Erst mit dem episodischen Puffer kann das Arbeitsgedächtnis als globale Arbeitsfläche für höhere kognitive Leistungen dienen, als die es oftmals betrachtet wird. Wie die phonologische Schleife und der visuell-räumliche Notizblock unterliegt auch

der episodische Puffer der Steuerung durch die zentrale Exekutive. Diese kann durch Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf Arbeitsgedächtnisinhalte, Langzeitgedächtnisinhalte oder aktuelle Wahrnehmungen den Inhalt des Puffers beeinflussen.

In der Konzeption von 2000 spielte der episodische Puffer eine aktive Rolle im Bindungsprozess unterschiedlicher Informationen und sollte entsprechend exekutive Ressourcen beanspruchen. Die Bindung unterschiedlicher Merkmale zu Objekten zeigte sich in neueren Studien (Baddeley, Allen und Hitch, 2011; Baddeley, Hitch und Allen, 2009) jedoch überraschend robust gegenüber attentional fordernden Zweitaufgaben, sodass diese Annahme unlängst revidiert wurde (Baddeley, 2010; Baddeley et al., 2011). Die Aufrechterhaltung der Bindung als solcher im episodischen Puffer ist damit nicht mehr als zentral-exekutiv fordernder Prozess konzipiert.

1.2.2 Das „embedded processes model“ von Cowan

Der Schwerpunkt der Konzeption von Baddeley und Hitch lag zumindest vor Einführung des episodischen Puffers auf der Beschreibung und Abgrenzung der Komponenten, die für ein im Sinne der empirischen Befunde funktionierendes Arbeitsgedächtnis notwendig sind. Demgegenüber liegt der Fokus von Cowans (1988, 1999) Modell klar auf Mechanismen der attentionalen Kontrolle, die fundamental zu Arbeitsgedächtnisleistungen und dessen Grenzen, insbesondere seiner limitierten Kapazität, beitragen. Arbeitsgedächtnis wird von Cowan als funktioneller Status erhöhter Aufmerksamkeit betrachtet, der einen direkten Zugriff auf die behaltenen Informationen erlaubt, und auf diesem Wege auch deren Nutzung für weitere kognitive Operationen oder Handlungen ermöglicht. Insgesamt unterscheidet Cowan zwischen drei hierarchisch verschachtelten Gedächtniszuständen: dem Langzeitgedächtnis, den aktivierten Anteilen

des Langzeitgedächtnisses und dem Fokus der Aufmerksamkeit, der wiederum eine Untermenge der aktivierten Anteile des Langzeitgedächtnisses darstellt.

Als umfassendste Menge aller verfügbaren Informationen wird das Langzeitgedächtnis betrachtet – diese Inhalte liegen nicht im Arbeitsgedächtnis vor, sind aber prinzipiell abrufbar. Eintreffende sensorische Informationen können im Rahmen der Wahrnehmung Inhalte des Langzeitgedächtnisses aktivieren, sie treten dann in einen Zustand erleichterter Abrufbarkeit ein. Gleichmaßen kann auch ein in der Konzeption von 1988 analog zu Baddeley zentrale Exekutive genannter Mechanismus Langzeitgedächtnisinhalte aktivieren, wenngleich der Mechanismus hierzu nicht näher spezifiziert wird. Cowan (1988, S. 184) schreibt hierzu: „it is not clear exactly how the central executive reactivates an item in memory: Is it enough to attend to the item, or must domain-specific processes (e.g., verbal rehearsal or mental imagery) be carried out?“. Im Gegensatz zum inaktiven Langzeitgedächtnis verfügt das aktivierte Langzeitgedächtnis über eine nicht näher erläuterte begrenzte Kapazität. V.a. ist jedoch kennzeichnend, dass die Aktivierung nur temporär ist, d.h. dass Merkinhalte graduell in den Zustand des nicht-aktivierten Langzeitgedächtnisses zurückfallen, sofern sie nicht wiederholt aktiviert werden. Ob ein Zerfall der Gedächtnisspuren oder Interferenz als Ursache hierfür maßgeblich ist, wird insbesondere in Bezug auf verbale Inhalte weiterhin kontrovers diskutiert (Altmann, 2009; Barrouillet und Camos, 2009; Lewandowsky, Oberauer und Brown, 2009).

Den höchsten Aktivierungszustand erhalten im Fokus der Aufmerksamkeit befindliche Reizrepräsentationen. Dieser attentionale Mechanismus sorgt einerseits dafür, dass die Merkinhalte direkt zugänglich für kognitive Operationen sind, begrenzt aber gleichzeitig die Anzahl der Inhalte in diesem besonderen Status auf drei bis vier. Wie die Aktivierung von Langzeitgedächtnisinhalten kann auch der Eintritt in den Fokus der

Aufmerksamkeit bottom-up durch Aufmerksamkeit anziehende Reize wie auch top-down über Steuerungsmechanismen der zentralen Exekutive erfolgen. Inhalte, die aus dem Fokus der Aufmerksamkeit entfernt werden, etwa weil sie nicht mehr aufgabenrelevant sind, fallen der Logik des angenommenen Aktivierungsgradienten folgend zunächst zurück in den Zustand aktivierter Langzeitgedächtnisinhalte.

Oberauer (2002) erweiterte Cowans Modell um einen engen Fokus der Aufmerksamkeit, der im Vergleich zu Cowans breiteren Fokus der Aufmerksamkeit (bei Oberauer „region of direct access“ genannt) einen noch effizienteren Zugriff erlaubt. Grundlage hierfür war die experimentelle Beobachtung, dass die Verarbeitung des Inhaltes, der bereits im direkt vorangegangenen Durchgang bearbeitet wurde, schneller erfolgte als wenn ein anderer Arbeitsgedächtnisinhalt ausgewählt werden musste. Sensus Cowan wäre zu erwarten gewesen, dass auf alle Inhalte des Fokus der Aufmerksamkeit gleich schnell zugegriffen werden kann. Oberauer schlussfolgerte, dass neben dem Fokus der Aufmerksamkeit im Sinne von Cowan, auf den schneller zugegriffen werden kann als auf Informationen, die nicht im Fokus liegen, ein weiterer, noch höherer Aktivierungszustand existieren müsse, der allerdings auf einen einzigen Inhalt begrenzt sei. Während auf die Inhalte des breiten Fokus der Aufmerksamkeit zwar direkt zugegriffen werden könne, beinhalte der enge Fokus denjenigen Inhalt, der bereits zur weiteren Nutzung ausgewählt worden sei. Den Übergang vom breiten Fokus in Cowans Sinne in Oberauers engen Fokus bildet somit ein Selektionsprozess zur weiteren Verarbeitung.

In der empirischen Forschung zu Cowans Modell und auch der an diesem Modell orientierten Bildgebungsstudien stand das Thema der begrenzten Kapazität des Fokus der Aufmerksamkeit klar im Zentrum des Interesses. Nichtsdestotrotz ist das Konzept des Fokus der Aufmerksamkeit konzeptuell wesentlich breiter und vielfältiger angelegt. So schreibt Cowan (2005) dem Fokus weitere Funktionen zu, wie das Ausfiltern von

irrelevanten Informationen, das Chunking von Inhalten und auch den Vergleich sensorischer Reize mit Arbeitsgedächtnisinhalten. Der Fokus der Aufmerksamkeit schließt also weitere steuerungsrelevante Prozesse ein.

Wenngleich Baddeley und Cowan Arbeitsgedächtnis aus sehr unterschiedlichen Perspektiven betrachten, sehen beide weite Teile ihrer Modelle als kompatibel zueinander an (Baddeley, 2010; Cowan, 2008).

1.3 Bildgebungsstudien zum Arbeitsgedächtnis

Sowohl Baddeleys als auch Cowans Modellvorstellungen hatten großen Einfluss auf die Bildgebungsforschung. Insbesondere frühe Bildgebungsstudien nahmen oftmals direkt Bezug zum Multi-Komponenten-Modell von Baddeley und Hitch (1974), was sich auch in den vorherrschenden Fragestellungen der Zeit von in etwa den frühen 1990er Jahren bis zur Mitte der 2000er zeigt:

Ein Hauptthema war zunächst die Identifizierung von Arealen, welche die kurzzeitige Speicherung von Inhalten bewerkstelligen. Dies entsprach weitgehend der Suche nach zeitlich ausgedehnten Aktivierungen, welche die komplette Speicherphase überdauerten, da dieses Aktivitätsmuster augenscheinlich die vermutete Speicherfunktion abbilden würde. Derartige Aktivitäten waren zuvor bereits in Einzelzelleitungen im präfrontalen Cortex (PFC) von Affen beobachtet und als Abbild der Speicherung interpretiert worden (Fuster und Alexander, 1971; Kojima und Goldman-Rakic, 1982). Auch mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) an Menschen ließen sich persistierende Aktivierungen des präfrontalen Cortex tatsächlich nachweisen (z.B. Courtney, Petit, Maisog, Ungerleider und Haxby, 1998; Leung, Gore und Goldman-Rakic,

2002; Rowe, Toni, Josephs, Frackowiak und Passingham, 2000; Zarahn, Aguirre und D'Esposito, 1999), wengleich sie oftmals nicht auf präfrontale Areale begrenzt waren, sondern sich in einem weit verbreiteten frontoparietalen Netzwerk von Regionen zeigten (z.B. Linden et al., 2003; Munk et al., 2002; Sakai, Rowe und Passingham, 2002).

Vor dem Hintergrund von Erkenntnissen, denen zufolge die visuelle Verarbeitung in posterioren Hirnarealen einem dorsalen räumlichen und einem ventralen objektbezogenen Pfad verläuft (Mishkin et al., 1983) wurde debattiert, ob sich diese Aufteilung auch im präfrontalen Cortex fortsetzt (Goldman-Rakic, 1995, 1996; Levy und Goldman-Rakic, 1999, 2000; Ungerleider, Courtney und Haxby, 1998; Wilson und Goldman-Rakic, 1993). Goldman-Rakic und andere vertraten die Position, dass ventrale Anteile des präfrontalen Cortex primär objekthafte und dorsale Anteile vorwiegend räumliche Inhalte verarbeiten. Demgegenüber präsentierten Anhänger einer prozess-spezifischen Unterteilung des PFC Evidenz dafür, dass der ventrolaterale PFC bereits bei einfachen Gedächtnisaufgaben aktiv wird, während Monitoring-, Reorganisations- und andere Bearbeitungsvorgänge selektiv die Aktivität des dorsolateralen PFC erhöhen, unabhängig davon, ob es sich um räumliche oder nicht-räumliche visuelle Reize handelte (D'Esposito, Aguirre, Zarahn, Ballard, Shin und Lease, 1998; Duncan und Owen, 2000; Owen et al., 1998; Petrides, 2000, 2002, 2005).

Während also weitgehende Einigkeit darin bestand, dass Arbeitsgedächtnisleistungen ein weit verzweigtes frontoparietales Netzwerk aktivieren und innerhalb des frontalen Cortex insbesondere die präfrontalen Anteile eine bedeutende Rolle für das Arbeitsgedächtnis spielen, blieb deren genaue funktionell neuroanatomische Unterteilung unklar. Dissens herrschte auch bezüglich der Speicherungsmechanismen: Goldman-Rakic ging davon aus, dass eine der Funktionen des präfrontalen Cortex' in der Speicherung der Inhalte selbst besteht. Demgegenüber wiesen Vertreter der prozess-spezifischen Unterteilung (z.B. Petrides, Owen) ihm ausschließlich steuernde Funktionen zu, die im Kontext der aktiven Enkodierung und Aufrechterhaltung, bei

Interferenzverarbeitung und zur Manipulation von Gedächtnisinhalten benötigt würden. Die Speicherung der Repräsentationen sollte hingegen in allgemein als „posterioren Regionen“ bezeichneten Arealen stattfinden, die vom PFC via top-down-Signalen beeinflusst würden. Im Wesentlichen entspricht diese Vorstellung präfrontaler Funktionen Baddeleys Konzept der zentralen Exekutive (siehe auch Baddeley, 2003).

Viele nachfolgende Studien widmeten sich eines der hervorstechendsten Merkmale des Arbeitsgedächtnisses, seiner eng begrenzten Kapazität, meist mit Fokus auf die Enkodierung und die Aufrechterhaltung visueller Reize. Diese Studien bezogen sich oft auf Cowans (1988) „embedded processes model“ und die angenommene attentionale Limitation der Arbeitsgedächtniskapazität. Todd und Marois (2004) konnten in ihrer vielzitierten Studie erstmals nachweisen, dass die Aktivität im intraparietalen Sulcus (IPS) die Anzahl der im Arbeitsgedächtnis behaltenen Inhalte widerspiegelt. Bis zu einer Anzahl von vier zu merkenden Farben stieg dessen Aktivität kontinuierlich an, erreichte dann jedoch ein Plateau und erhöhte sich auch bei weiter steigender Anzahl Merkreize nicht weiter. Dieser Verlauf korrelierte stark mit einem aus den Verhaltensdaten abgeleiteten Indikator der Anzahl tatsächlich gemerkter Reize („Cowan’s K“; $K = [\text{Trefferrate} + \text{Rate korrekter Ablehnungen} - 1] \times \text{Anzahl Merkreize}$; Cowan, 2001). Angesichts der in der Hauptstudie kurzen Dauer der Behaltensphase von 1.2 s wurde mittels einer Kontrollstudie (Dauer der Behaltensphase: 9.2 s) zudem aufgezeigt, dass die Aktivität des IPS sich über die gesamte Behaltensphase erstreckte. Eine Nachfolgestudie ergänzte diese Befunde um die Erkenntnis, dass auch interindividuelle Unterschiede der Arbeitsgedächtniskapazität in der Aktivität des IPS abgebildet sind (Todd und Marois, 2005). Weitere Studien anderer Forschergruppen lieferten mit diesen Befunden vereinbare Ergebnisse (Linden et al., 2003; Mitchell und Cusack, 2008; Xu und Chun, 2006). Jedoch fanden Mitchell und Cusack (2008) ein ähnliches Aktivierungsprofil auch im präfrontalen Cortex und auch bei Verwendung anderer Aufgaben, die nur minimale Anforderungen an das Arbeitsgedächtnis

stellten. Sie vermuteten daher, dass der posteriore parietale Cortex eine allgemeinere Funktion ausübt, nämlich die attentionale Repräsentation einer begrenzten Anzahl von Objekten, die unter anderem zur Erbringung von Arbeitsgedächtnisleistungen genutzt wird. Dies wäre auch vereinbar mit seiner Rolle in Studien zur Aufmerksamkeit und mit Cowans Vorstellung, dass die Kapazitätsbegrenzung des Arbeitsgedächtnisses attentionaler Natur ist. Entsprechend wird als Beitrag dieser stark mit dem dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerk (Corbetta und Shulman, 2002) überlappenden Regionen zum Arbeitsgedächtnis meist die Bereitstellung von attentionalen Ressourcen zur Aufrechterhaltung der Reizrepräsentationen und von basalen Funktionen, wie dem Ausrichten des Fokus der Aufmerksamkeit auf mentale Repräsentationen, betrachtet (Lepsien und Nobre, 2007).

Ausgehend von der Annahme, dass die vielfach berichteten parietalen Aktivitätssteigerungen eine zunehmende Rekrutierung von Aufmerksamkeitsressourcen anzeigen und nicht die Gedächtnisrepräsentation als solche, liegt die Vermutung nahe, dass die Inhalte des visuellen Arbeitsgedächtnisses in den visuellen Arealen gespeichert werden, die diese Informationen auch im Rahmen der Wahrnehmung verarbeiten („sensory recruitment“, Serences, Ester, Vogel und Awh, 2009). Diese würden durch parietale Aktivität top-down aufrechterhalten (Postle, 2006). Diese Annahme steht ebenfalls in Einklang mit zahlreichen Befunden aus Einzelzelleableitungen bei Affen (für einen Überblick, siehe Pasternak und Greenlee, 2005). In jüngster Vergangenheit konnten tatsächlich einige Studien die Inhalte des visuellen Arbeitsgedächtnisses während der Behaltensphase mittels multivariater Verfahren in visuellen Arealen, selbst in V1, nachweisen (Bettencourt und Xu, 2016; Christophel, Hebart und Haynes, 2012; Emrich, Riggall, Larocque und Postle, 2013; Ester, Anderson, Serences und Awh, 2013; Ester, Sprague und Serences, 2015; Harrison und Tong, 2009; Lewis-Peacock, Drysdale, Oberauer und Postle, 2012; Riggall und Postle, 2012; Serences et al., 2009). Jedoch konnten in einem Teil dieser Studien die Gedächtnisinhalte auch aus posterior parietalen

Arealen dekodiert werden (Bettencourt und Xu, 2016; Christophel et al., 2012; Ester et al., 2015), bei Ester et al. (2015) gar aus dem präfrontalen Cortex. Die genaue Rolle parietaler Regionen und ihr Zusammenhang zu visuellen Arealen blieben daher bislang ungeklärt. Es scheint denkbar, dass nicht ein einzelner Speicherort besteht, sondern auf verschiedenen Ebenen der Verarbeitung unterschiedliche Repräsentationen gebildet werden, deren genaue Eigenschaften vom jeweiligen Areal und dessen Funktion abhängen. Beispielsweise wird die räumliche Verteilung der Aufmerksamkeit durch parietale Areale oft als „priority map“ verstanden (einen aktuellen Überblick bieten Jerde und Curtis, 2013; Ptak, 2012; Zelinsky und Bisley, 2015). Auch aus einer solchen Karte können – je nach der Beschaffenheit der Reize – kennzeichnende Reizeigenschaften dekodiert werden, ohne dass der parietale Cortex deshalb für die Speicherung einer präzisen visuellen Reizrepräsentation zuständig wäre.

Unter anderem die in den vorigen Abschnitten genannten Studien haben die aktuelle Ansicht geprägt, wonach Arbeitsgedächtnis auf Hirnebene nicht aus der Aktivität von spezifischen Arbeitsgedächtnisregionen entsteht – jedes der genannten Areale ist auch in anderen Aufgabenkontexten aktiv. Vielmehr wird Arbeitsgedächtnis als Produkt der Interaktion aufmerksamkeits-, gedächtnis- und wahrnehmungsbezogener Areale aufgefasst (D’Esposito, 2007; D’Esposito und Postle, 2015; Linden, 2007; Postle, 2006). Wie aus den vorigen Abschnitten ersichtlich, bleibt die genaue funktionelle Architektur dieses zusammengesetzten Arbeitsgedächtnisses auf Hirnebene hingegen unklar. Nimmt man die Konzeption eines dynamischen Zusammenspiels von aufmerksamkeits-, gedächtnis- und wahrnehmungsbezogenen Arealen ernst, steht zu erwarten, dass auf Hirnebene *das Arbeitsgedächtnis* nicht existiert, sondern je nach zu erbringender Leistung und zu verarbeitenden Materialien unterschiedliche Teilsysteme koordiniert zusammenwirken. Dies entspräche auch Baddeleys Betonung der Steuerungsfunktionen des

Arbeitsgedächtnisses. Er schreibt (Baddeley, 1992; S. 557): „Although concurrent storage and processing may be one aspect of working memory, it is almost certainly not the only feature; ... the coordination of resources is the prime function of working memory, with memory storage being only one of many potential demands that are likely to be made on the system.“

1.4 Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis

Eine dieser weiteren potentiellen Anforderungen neben der Speicherung ist das zentrale Thema dieser Arbeit, der Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis. In den folgenden Abschnitten wird der derzeitige Stand der Forschung zum Abruf dargestellt, indem die üblicherweise verwendeten Paradigmen, aktuelle Modellvorstellungen und Bildgebungsbefunde kurz dargestellt werden.

1.4.1 Paradigmen

Um eine Vorstellung der Anforderung an das Arbeitsgedächtnis in Abrufsituationen zu erhalten, sollen zunächst die typischerweise verwendeten Paradigmen rekapituliert werden.

Die überwiegende Anzahl Studien verwendet Varianten der „delayed-match-to-sample“-Aufgabe. In dieser wird zunächst eine kleine Anzahl von Reizen enkodiert (Enkodierungsphase), dann über einen kurzen, meist konstanten Zeitraum behalten (Behaltensphase) und muss schließlich in irgendeiner Form abgerufen werden, in der Regel, um zu beurteilen, ob ein dargebotener Testreiz einem der Merkreize entspricht (Abrufphase). Bei visuellen Inhalten werden die Merkreize in der Regel simultan an

verschiedenen Positionen zur Enkodierung dargeboten. Jedoch existieren auch Studien, in denen (wie bei vielen verbalen und allen auditorischen Studien) die Merkinhalte seriell enkodiert werden müssen, d.h. sie werden nacheinander, dann in der Regel in der Mitte des Bildschirms, dargeboten. Wichtiger für die vorliegende Arbeit ist der Abruf: Dieser ist zumeist als Wiedererkennung ausgestaltet, bei der ein Testreiz dargeboten wird, der entweder einem der Merkreize entspricht oder nicht. Dies ist von der Versuchsperson per Tastendruck anzugeben. Daneben finden auch „change detection“-Paradigmen Anwendung (z.B. Luck und Vogel, 1997; Philips, 1974), bei denen als Testreiz nicht ein einzelner Testreiz, sondern wie in der Enkodierungsphase ein simultan dargebotenes Array von Reizen fungiert, das entweder vollständig mit dem enkodierten Array übereinstimmt oder aber ein oder wenige veränderte Reize enthält. In jüngster Vergangenheit, seit der populären Studie von Zhang und Luck (2008), wird in zunehmendem Maße die Darbietung eines Testreizes zur Wiedererkennung durch die Reproduktion eines der gemerkten Reize ersetzt. Hierzu wird auf die Behaltensphase folgend als Hinweisreiz die räumliche Position des Reizes markiert, das abzurufen und zu reproduzieren ist. Beispielsweise mussten sich die Versuchspersonen in besagter Studie von Zhang und Luck (2008) Farben möglichst exakt merken; die Reproduktion erfolgte dann per Auswahl des gemerkten Farbwertes auf einem Farbkreis, der mit kontinuierlichen Übergängen alle verwendeten Farben enthielt. Reproduktion meint also lediglich die Auswahl aus einer großen Reizmenge. Sie wird zumeist im Zusammenhang mit der statistischen Modellierung der Gedächtnisleistung verwendet, für die eine Reproduktion genauere Daten darüber liefern kann, mit welcher Präzision die Versuchsperson Reize im Arbeitsgedächtnis repräsentiert hat.

1.4.2 Begriffsbestimmung „Abruf“

Unabhängig davon, ob die Abrufphase als Wiedererkennung oder Reproduktion erfolgt, wird in allen Paradigmen ein Zugriff auf die Gedächtnisinhalte zum Zwecke des Abgleichs mit dem Testreiz / den Testreizen bzw. der Auswahl des korrekten Wertes (Reproduktion) gefordert. Der Begriff Abruf im engen Sinn kann dabei verstanden werden als dieser kognitive Prozess des Zugriffs auf einen bestimmten Arbeitsgedächtnisinhalt. Da dieser nicht isoliert betrachtet wird, sondern durch Präsentation eines Testreizes, der mit den Gedächtnisrepräsentationen verglichen werden muss, soll unter Abruf im weiteren Sinn der Gesamtprozess des Abgleichs verstanden werden. In dieser Arbeit wird die Bezeichnung Abruf also sowohl für den Gesamtprozess des Abgleichs als auch für den spezifischen Zugriff auf eine Gedächtnisrepräsentation verwendet; aus dem jeweiligen Kontext wird unmittelbar eindeutig, welcher Begriff gemeint ist. In jedem Fall wird unter Abruf also *nicht* wie in Tests zum Langzeitgedächtnis der freie, meist verbale Abruf („free recall“) in Abgrenzung von der Wiedererkennung verstanden.

1.4.3 Modellvorstellungen zum Abruf

Bemerkenswert scheint, dass der Abruf im Sinne des Zugriffs auf Arbeitsgedächtnisinhalte insbesondere im Modell von Baddeley und Hitch als gegeben vorausgesetzt und nicht näher spezifiziert wird. Dies überrascht, da der Zugriff auf die Arbeitsgedächtnisinhalte für jede weitere Nutzung zwingend erforderlich ist. Dies gilt unabhängig davon, ob es sich bei der Nutzung um die weitere kognitive Verarbeitung oder eine zielgerichtete Auseinandersetzung mit der Umgebung handelt. In der Konzeption von Baddeley und Hitch (1974) und der neueren Variante von Baddeley (2000) kommt der Abruf ohne nähere Begriffsbestimmung in zwei Kontexten vor: Zum einem wird Rehearsal

als ein Prozess des Abrufs und des Auffrischens beschrieben, entsprechend wäre der Abruf als Teilprozess der phonologischen Schleife und des visuell-räumlichen Notizblocks zu betrachten. Gleichzeitig schreibt Baddeley zum episodischen Puffer (2000, S. 421): „It is assumed to be controlled by the central executive, which is capable of retrieving information from the store ...“. Demnach wäre der Abruf als Teilfunktion der zentralen Exekutive konzipiert. Worin der Abruf besteht, wird nicht expliziert, der Hinweis auf die zentrale Exekutive legt jedoch nahe, dass es sich um einen attentional gesteuerten Prozess handeln soll. Dies wäre vereinbar mit Cowans Vorstellung (1988), der zufolge der Abruf als Zuwendung von Aufmerksamkeit auf einen Inhalt verstanden werden kann, der diesen in den Fokus der Aufmerksamkeit bringt. Sofern nicht die Kapazitätsgrenze des Fokus von drei bis vier Inhalten überschritten wurde, befänden sich Arbeitsgedächtnisinhalte jedoch bereits im Fokus der Aufmerksamkeit und sollten direkt zugänglich für weitere Verarbeitung sein. Passender scheint in diesem Fall Oberauers (2002) Erweiterung von Cowans Modell: Aus der Menge der bereits im breiten Fokus der Aufmerksamkeit befindlichen Arbeitsgedächtnisinhalte erfolgt eine Selektion der einen Reizrepräsentation, die weiterverarbeitet werden soll. Diese Selektion entspricht dessen Abruf.

Im experimentellen Setting erfolgt der Abruf in der Regel im Kontext des für die Abrufphase zentralen Abgleichsprozesses zwischen den Arbeitsgedächtnisinhalten und einem präsentierten Testreiz. Es stellt sich die Frage, wie dieser Abgleich insbesondere für mehr als einen Inhalt vonstattengehen soll. Eine seit Sternbergs (1966) frühen Studien populäre Vorstellung ist die der mentalen Suche im Gedächtnis. Sternberg hatte beobachtet, dass mit steigender Anzahl zu merkender Ziffern auch die Reaktionszeiten der Wiedererkennung anstiegen; dies führte zur Annahme, dass die Beurteilung eines Testreizes erfolgt, indem die Gedächtnisinhalte seriell, einer nach dem anderen, mit diesem verglichen werden. Zudem fand sich dieser Anstieg der Reaktionszeiten auch dann, wenn die Testzahl einer der gemerkten entsprach. Eigentlich hätte eine serielle Suche beendet

werden können, sobald die Übereinstimmung zwischen Merk- und Testreiz festgestellt worden ist; demgegenüber hätten mit keinem der Merkreize übereinstimmende Testreize immer eine Suche bis zum letzten gemerkten Reiz erfordert. Entsprechend sah Sternbergs Modell vor, dass die mentale Suche nicht nur seriell, sondern auch exhaustiv, das heißt vollständig, sein sollte. Wenngleich in der Folge klar wurde, dass auch nicht-serielle (d.h. parallele) und nicht-exhaustive (d.h. sich selbst terminierende) Suchmechanismen diesen Ergebnissen zugrunde liegen könnten (für einen Überblick der Modellierungen dieser Modelle, siehe Townsend und Ashby, 1983), blieb die Vorstellung der mentalen Suche ein beliebtes Bild.

Auch in Bezug auf visuelle Inhalte, wie sie in den dieser Arbeit zugrunde liegenden Studien verwendet wurden, wird die Durchmusterung der Arbeitsgedächtnisinhalte im Hinblick auf ihre Übereinstimmung mit einem Testreiz als mentale Suche beschrieben, die ähnlich verlaufen soll wie eine visuelle Suche (Hyun, Woodman, Vogel, Hollingworth und Luck, 2009; Kuo, Rao, Lepsien und Nobre, 2009). Hyun und Kollegen verwendeten ein change detection-Paradigma und instruierten die Versuchspersonen das Vorliegen eines Unterschieds zwischen den Merkreizen und den Testreizen zu detektieren. Die Ergebnisse wurden als Nachweis zweier Abrufmodi interpretiert: Das Vorliegen eines Unterschieds kann demnach mittels eines nicht kapazitätslimitierten Vergleichsprozesses, d.h. parallel, detektiert werden und führt zu einer Aufmerksamkeitszuwendung auf den Ort des geänderten Reizes. Die Feststellung, dass kein Unterschied vorliegt, soll demgegenüber auf einem langsameren, kapazitätslimitierten Prozess beruhen. Im Gegensatz zu den meisten Studien stand bei dieser Reihe von Experimenten jedoch die Entdeckung von Unterschieden im Vordergrund, weniger die Mechanismen der Feststellung einer Übereinstimmung.

McElree (2001, 2006) beschreibt diese Mechanismen, allerdings primär auf Basis von Studien, die verbale Reizmaterialien verwendet haben. Er geht davon aus, dass der Abgleich von Arbeitsgedächtnisinhalten mit einem Testreiz in gleicher Weise verläuft wie der Abruf aus dem Langzeitgedächtnis. Er grenzt diesen damit stark von an Sternbergs mentaler Suche orientierten Konzeptionen ab, die eine dezidierte Durchsuchungsoperation annehmen. Im Gegensatz hierzu geht er wie Vertreter episodischer Gedächtnismodelle davon aus, dass der Abruf auf einem direkten, inhaltsadressierbaren Mechanismus beruht. Demnach fungiert der Testreiz als Hinweisreiz, der direkt die mit ihm assoziierten Inhalte aktiviert, ohne dass alle vorliegenden Repräsentationen explizit durchsucht werden müssten. Eine Ausnahme hiervon soll (jedenfalls bei verbalen Inhalten) der als Letzter in einer Liste präsentierte Merkreiz darstellen, das, da es bereits im Fokus der Aufmerksamkeit steht, keinen weiteren Abruf benötigen soll.

Detailliertere und in mathematischen Modellierungen formalisierte Konzeptionen des Abgleichs- und Entscheidungsprozesses sind in der psychologischen Literatur in zahlreichen Varianten zu finden. Hier werden prototypisch zwei populäre Modelle in vereinfachter Form vorgestellt, die im folgenden „summed similarity“-Modell genannte Konzeption von Nosofsky (1986, 1992) bzw. seine Erweiterung nach Nosofsky und Palmeri (1997), sowie Ratcliffs (1978) Diffusionsmodell. Beide basieren wie McElrees Vorstellung auf einem Abrufmechanismus, der einen direkten Zugriff auf die Gedächtnisinhalte erlaubt. Der Testreiz wird als Hinweisreiz betrachtet, der direkt die Repräsentationen der Arbeitsgedächtnisinhalte aktiviert.

Zentral für Nosofskys Modell (Donkin und Nosofsky, 2012; Nosofsky, 1986, 1992; Nosofsky, Cox, Cao und Shiffrin, 2014; Nosofsky, Little, Donkin und Fific, 2011; Nosofsky und Palmeri, 1997) ist die Annahme, dass die Klassifikation, ob ein Testreiz mit einem der gemerkten Stimuli übereinstimmt oder nicht, wesentlich darauf beruht, wie

ähnlich der Testreiz den Merkreizen ist. Die Bestimmung der Ähnlichkeit vollzieht sich dabei im Vergleich der Repräsentation jedes Merkreizes mit dem Testreiz. Wie bei McElree (2001, 2006) wird dabei davon ausgegangen, dass zum Testreiz ähnliche Gedächtnisinhalte stärker aktiviert werden als unähnliche. Die resultierenden Ähnlichkeiten werden aufsummiert und ergeben dann einen Gesamtähnlichkeitswert, die „summed similarity“, die einen globalen Wert der Bekanntheit des Testreizes abbildet. Je höher die Gesamtähnlichkeit, desto wahrscheinlicher und schneller wird die Versuchsperson positiv antworten, d.h. dass sie den Testreiz wiedererkennt bzw. dass er mit einem der gemerkten Reize übereinstimmt. Die Annahme, dass die Ähnlichkeiten der Einzelreize aufsummiert werden, basierten zunächst nicht auf einer spezifischen Vorstellung dessen, wie der Abgleich im Arbeitsgedächtnis verläuft. Vielmehr bietet das Basismodell einen gemeinsamen Rahmen für Kategorisierungsleistungen aller Art. Dies umfasst auch den Fall, dass einige Exemplare der Kategorie A sowie einige der Kategorie B bekannt sind und die Versuchsperson angeben soll, ob ein unbekannter Reiz zu Kategorie A oder B gehört. Hierbei scheint die Annahme eines Vergleichs des Testreizes mit allen Exemplaren unmittelbar begründet. Auch im Bereich des Arbeitsgedächtnisses konnte Nosofsky jedoch die Nützlichkeit der „summed similarity“ nachweisen. Die Wahrscheinlichkeit einer „ja“-Antwort ist durch einen Gesamtähnlichkeitswert bei klar übereinstimmenden versus sich unterscheidenden Reizen genauso gut modellierbar wie durch die Ähnlichkeit eines einzelnen Reizes, kann jedoch zusätzlich in weniger eindeutigen Situationen (d.h. bei graduell variierender Reizähnlichkeit) das Zusammenwirken mehrerer ähnlicher gemerkter Reize in der Entscheidungsfindung erklären. Mit der Annahme eines globalen Ähnlichkeitswerts kann Nosofskys Modell in die Klasse der sogenannten „global matching models“ (z.B. Hintzman, 1988) eingeordnet werden, die ursprünglich die Wiedererkennung aus dem Langzeitgedächtnis abbilden

sollten, aber analog auch auf Arbeitsgedächtnisleistungen angewendet wurden (z.B. auch Kahana und Sekuler, 2002).

Die Gesamtähnlichkeit determiniert jedoch die Antwort nicht. Vielmehr wird ein Entscheidungsmechanismus angenommen, der aus dem Vergleich der Gesamtähnlichkeit mit einem Kriteriumswert besteht. Dieses Kriterium hängt von experimentellen Parametern und dem Individuum ab, kann also eine höhere oder niedrigere Schwelle für eine positive Wiedererkennungsantwort darstellen. Erst wenn die kritische Schwelle überschritten wird, erfolgt die positive Antwort, dass der Testreiz mit einem der gemerkten Inhalte übereinstimmt.

Ratcliffs (1978) Modell geht von einer sehr ähnlichen Art des Abgleichs wie Nosofskys aus. Die Präsentation eines Testreizes soll Gedächtnisrepräsentationen in Abhängigkeit von deren Ähnlichkeit (bei Ratcliff „relatedness“ genannt), zunehmend aktivieren. Es ist somit keine vollständige Durchmusterung des gesamten Speichers notwendig, sondern die passenden Inhalte werden auf Basis ihrer Ähnlichkeit automatisch stärker aktiviert. Dieser Abgleich vollzieht sich als verrauschter Informationsakkumulationsprozess über die Zeit. Tatsächlich basiert Nosofskys Erweiterung des ursprünglich nicht auf Reaktionszeiten, sondern rein auf die Klassifikation zielenden summed-similarity-Modells, auf einer Variante von Ratcliffs Vorstellung der Entscheidungsfindung als Informationsakkumulationsprozess. Im Gegensatz zu Nosofsky geht Ratcliff jedoch davon aus, dass nicht ein Gesamtähnlichkeitswert aller Reize zur Entscheidung herangezogen wird, sondern parallele Akkumulationsprozesse für jeden Gedächtnisinhalte ablaufen. Erreicht einer dieser Prozesse ein kritisches Niveau, kann eine positive Wiedererkennungsantwort eingeleitet werden und der Abgleichsprozess beendet sich selbst. Je nach Wahl des Kriteriums kann die Entscheidung schnell, aufgrund der

Anwesenheit von Rauschen im Prozess dann aber mit erhöhter Fehlerwahrscheinlichkeit, oder auch langsamer, aber genauer, getroffen werden (speed-accuracy-tradeoff).

Beide Konzeptionen haben zwei Kernmechanismen des Abgleichs von Test- und Merkreizen gemeinsam: Erstens wird der Abgleich als Prozess der Evidenzakkumulation betrachtet, der von der Qualität der Repräsentationen und dem Grad der Übereinstimmung zwischen Test- und Merkreiz beeinflusst wird. Zweitens führt vorliegende Evidenz nicht direkt und deterministisch zu der Entscheidung, ob ein Testreiz als mit einem Merkreiz übereinstimmend betrachtet wird. Vielmehr basiert diese auf dem Vergleich der akkumulierten Evidenz mit einem Kriteriumswert, erst wenn dieses überstiegen wird, erfolgt eine positive Antwort, der Testreiz wird als gemerkter erkannt. Das Kriterium kann je nach Person und experimentellen Bedingungen ausgewogen (gleicher Anteil von falsch negativen wie falsch positiven Antworten), konservativer (höherer Anteil falsch negativer Antworten) oder liberaler (höherer Anteil falsch positiver Antworten) gesetzt werden.

Die Allgemeinheit dieser grundlegenden Mechanismen spiegelt sich auch darin wider, dass beide Modelle sowohl zur Untersuchung der Wiedererkennung im Arbeitsgedächtnis als auch im Langzeitgedächtnis sowie der perzeptuellen Entscheidungsfindung erfolgreich eingesetzt wurden.

Jedoch bieten sie keine ausgearbeitete Verbindung zu den allgemeinen Arbeitsgedächtnismodellen von Baddeley oder Cowan. Eine Übereinstimmung besteht darin, dass die akkumulierte Evidenz bzw. die Ähnlichkeit der Arbeitsgedächtnisrepräsentationen zum Testreiz wie bei Cowan, bei McElree und in global matching-Modellen als Aktivierung aufgefasst werden. Die einzelnen Repräsentationen der gemerkten Reize werden demnach durch die Präsentation des Testreizes in Abhängigkeit von ihrer Ähnlichkeit zu diesem zunehmend aktiviert. In Nosofskys Modell wird dann auf Basis der Aktivierungsstärke entschieden, welcher Reiz als nächstes in die Summation der

Ähnlichkeit eingeht. Bei Cowan entspricht der Abruf einem Anheben der Aktivierung eines gemerkten Reizes, sodass es in den Fokus der Aufmerksamkeit rückt. Zumindest auf grobem Niveau wäre somit eine Integration mit Cowans Konzeption denkbar, wenn der Abgleich eines Testreizes mit mehreren Merkreizen als Sequenz von Aufmerksamkeitsfokussierungen aufgefasst wird. Die Evidenzakkumulation bzw. Ähnlichkeitssummation könnte dann als Auslesen der Aktivierung des Aufmerksamkeitsfokus betrachtet werden (bzw. als deren Integration über mehrere Ausleseoperationen). Sofern die Anzahl gemerkter Reize unter der Kapazitätsgrenze des Fokus der Aufmerksamkeit liegt, wären diese sensu Cowan jedoch bereits im Fokus, was nicht in Einklang mit Nosofskys Annahme steht, dass sie nacheinander in den Summationsprozess eingehen. Jedoch scheint Nosofskys Annahme ohnehin eher pragmatischer Natur als inhaltlich begründet. Folgt man Oberauer und geht davon aus, dass der Fokus nur einen einzelnen Inhalt umfasst, ergäben sich hingegen keine direkten Widersprüche.

1.5 Bildgebungsstudien zum Abruf

Die Enkodierung und die Aufrechterhaltung von Arbeitsgedächtnisinhalten wurden unter anderem in den genannten Studien detailliert mit bildgebenden Methoden untersucht. Im Gegensatz hierzu blieb das Thema des Abrufs von Informationen aus dem Arbeitsgedächtnis weitgehend unbeachtet, insbesondere hinsichtlich visueller Inhalte.

Auch wenn das Thema dieser Arbeit der Abruf aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis ist, sei kurz darauf hingewiesen, dass sich auch einige Studien zum verbalen Arbeitsgedächtnis mit dem Abruf beschäftigten. Deren gemeinsames Thema war die Frage, ob der Inhalt des Fokus der Aufmerksamkeit andere Abrufmechanismen fordert als sonstige, nicht im Fokus befindliche Arbeitsgedächtnisinhalte (Nee und Jonides, 2008;

Öztekin, Davachi und McElree, 2010; Öztekin, McElree, Staresina und Davachi, 2009; Talmi, Grady, Goshen-Gottstein und Moscovitch, 2005). Nach Cowan (1988, 1999) bzw. McElree (2006) wurde erwartet, dass im Fokus der Aufmerksamkeit befindliche Inhalte direkt zugänglich sind, während für andere ein Abruf notwendig ist. Hierzu wurde die mittels fMRT gemessene Hirnaktivierung beim Abruf des letzten Reizes aus einer schnell hintereinander präsentierten Liste von Buchstaben oder Wörtern mit der beim Abruf früherer Inhalte aus der Liste verglichen. Alle genannten Studien fanden, dass der Abruf des letzten Reizes in einem geringeren Maß zu Aktivierung des Hippocampus führte. Da dieser üblicherweise als Langzeitgedächtnisstruktur betrachtet wird, wurden diese Befunde als Nachweis interpretiert, dass dem verbalen Arbeitsgedächtnis und dem Langzeitgedächtnis der gleiche Abrufmechanismus zugrunde liegt. Jedoch unterscheidet sich der letzte Reiz in der Liste von den anderen nicht nur darin, dass er vermutlich im Fokus der Aufmerksamkeit lag, sondern auch in der Zeit zwischen Enkodierung und Abruf und der Anzahl dazwischen präsentierter, potentiell interferierender Reize. Die Attraktivität dieser Ergebnisse speist sich offenbar eher daraus, dass sie theoriekonform ausfielen.

In Bezug auf das visuelle Arbeitsgedächtnis haben zwar eine Reihe von Studien auch Ergebnisse zum Abruf berichtet, jedoch geschah dies nicht mit dem Ziel der Beantwortung einer bestimmten abrufbezogenen Fragestellung, sondern allem Anschein nach eher der Vollständigkeit halber. Darauf weist auch hin, dass in keiner dieser Studien eine experimentelle Manipulation der Abruferfordernisse vorgenommen wurde.

Die Versuchspersonen einiger früher Studien von Ranganath und Kollegen (Ranganath und D'Esposito, 2001; Ranganath, Johnson und D'Esposito, 2003) mussten sich in jedem Durchgang ein einzelnes Gesicht merken und Sekunden später mit einem Testgesicht vergleichen. Dies zielte auf einen Vergleich zum Langzeitgedächtnis für Gesichter, es wurde keine Arbeitsgedächtnisvariable variiert. Die Ergebnisse zeigten eine abrufbezogene Aktivierung des Hippocampus für kurzzeitige als auch

Langzeitgedächtnisleistungen, ganz im Sinne von Cowans (1999) und auch McElrees (2006) Vorstellung, dass sich beide Leistungen des gleichen Abrufmechanismus bedienen.

Einige Studien untersuchten die Effekte der Anzahl zu merkender Reize und haben auch abrufbezogene Ergebnisse berichtet. Todd und Marois (2004) haben, wie bereits oben dargestellt, in einer Kontrollstudie eine verlängerte Behaltensphase verwendet, um Enkodierung, Behalten und Abruf zeitlich zu trennen. Ihren Ergebnissen zufolge war der IPS mit zunehmender Anzahl Merkinhalte zwar in Enkodierung und Behalten, aber nicht im Abruf stärker aktiv. Das spräche dafür, dass die neuronalen Korrelate des Abrufs nicht identisch mit dem frontoparietalen Netzwerk sind, das vielfach für Enkodierung und Behalten gefunden wurde. Allerdings wurden in dieser Kontrollstudie ohnehin nur einzelne „regions-of-interest“ (ROIs) analysiert, um zu verifizieren, dass es sich bei den in der Hauptuntersuchung beobachteten Aktivierungen nicht um Effekte des Abrufs handelte. Die gleichen Beschränkungen in der Aussagekraft gelten auch für eine im Rahmen von Xu und Chuns (2006) Studie durchgeführten Kontrolluntersuchung. Wiederum wurde die Behaltensphase verlängert (auf 8.3 s). Im Gegensatz zu Todd und Marois (2004) fanden Xu und Chun jedoch für den inferioren und superioren IPS zumindest teilweise Effekte der Anzahl gemerkter Reize auch im Abruf.

Untersuchungen des gesamten Hirns finden sich bei Bledowski et al. (2006), Leung, Gore und Goldman-Rakic (2005), Linden et al. (2003) und Munk et al. (2002). Leung et al. (2005) verglichen das Merken von räumlichen Positionen mit einer Kontrollaufgabe. Relativ zu dieser zeigten sich bei der Wiedererkennung Aktivierungen in zahlreichen frontalen Regionen, aber auch in occipitalen und parietalen Arealen. Munk und Kollegen variierten die Aufgabeninstruktionen, sodass entweder vier bildhafte Stimuli, vier räumliche Positionen oder beide Dimensionen enkodiert, behalten (12 s) oder wiedererkannt werden mussten. Sie fanden weit verteilte Aktivierungen, abrufbezogene

Aktivität war in temporalen, frontalen und parietalen Arealen nachweisbar. Linden et al. (2003) sowie Bledowski et al. (2006) verwendeten bedeutungslose Formen (BORTS, „blurred outlines of random tetris shapes“) als Reize und variierten, wieviele dieser zu merken waren (Bledowski et al., 2006: 1 oder 3 Reize; Linden et al., 2003: 1 bis 4 Reize). Im Vergleich zur Baseline ergab sich wiederum über weite Cortexbereiche verteilte Aktivität. Mit zunehmender Anzahl zu merkender Reize beobachteten Linden et al. (2003) ansteigende Aktivierung im dorsolateralen PFC, dem prä-SMA, wie auch den frontalen Augenfeldern („frontal eye fields“, FEF) für die Behaltensphase, sowie ein nach Aussage der Autoren ähnliches Aktivierungsmuster für den Abruf. Die vielfach beobachtete höhere Aktivität in frontoparietalen Regionen mit steigender Anzahl gemerkter Reize erstreckt sich Linden et al. (2003) zufolge also über alle Aufgabenphasen, auch den Abruf.

Diese Zusammenschau scheint nahezulegen, dass in der überwiegenden Anzahl Untersuchungen in etwa die gleichen Areale, die auch an der Enkodierung der Aufrechterhaltung von Reizen beteiligt sind, auch beim Abruf aktiviert waren. Jedoch verglichen Zarahn und Kollegen (Zarahn, Rakitin, Abela, Flynn und Stern, 2006) direkt die räumlichen Hirnaktivitätsmuster während der Aufrechterhaltung und dem Abruf, mit dem Ergebnis, dass sich diese signifikant unterschieden. In dieser Studie wurden nicht visuell-räumliche Reize, sondern Buchstaben verwendet, eine direkte Vergleichbarkeit zum visuellen Arbeitsgedächtnis ist daher nicht gegeben; dennoch verdeutlicht sie die Notwendigkeit, die neuronalen Korrelate des Abrufs direkt zu untersuchen und nicht aufgrund des globalen Eindrucks eines ähnlichen Aktivierungsmusters hierauf zu verzichten.

1.5.1 Bisläng nicht berücksichtigte Schwierigkeiten

Die Untersuchung des Abrufs in der delayed-match-to-sample-Aufgabe birgt Schwierigkeiten, die in keiner der genannten Studien berücksichtigt wurden. Die meisten der o.g. Studien variierten die Anzahl zu merkender Reize. Werden Gesichter, Farben, BORTS oder andere Reizmaterialien verwendet, steht zu erwarten, dass sich die Einzelreize graduell hinsichtlich ihrer Ähnlichkeit zueinander unterscheiden. Wird ein Testreiz rein zufällig ausgewählt, steigt mit zunehmender Anzahl gemerkter Reize dann auch die Wahrscheinlichkeit, dass der Testreiz einem der gemerkten Reize ähnlich sieht. Dies hat zur Folge, dass bei steigender Anzahl Merkinhalte der Abruf durch eine erhöhte Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz schwieriger wird. Es kann daher erwartet werden, dass die Variation der Anzahl zu merkender Reize in diesem Fall mit der Abrufschwierigkeit konfundiert ist. Die Auswirkungen dieses Falls für besagte BORTS-Reize wurden unlängst beschrieben: Jackson, Linden, Roberts, Kriegeskorte und Haenschel (2015) untersuchten die Gedächtniskapazität für eher einfache und eher komplexe BORTS-Reize. Sie replizierten den bekannten Effekt, dass für komplexe Reize eine geringere Arbeitsgedächtniskapazität besteht (z.B. Alvarez und Cavanaugh, 2004; Eng, Chen und Jiang, 2005), konnten jedoch nachweisen, dass dieser zumindest für die verwendeten BORTS nur dann gefunden werden kann, wenn der Testreiz einem der Merkreize ähnlich sah. Die vermeintlich verminderte Kapazität für komplexe Reize wäre demnach möglicherweise auf eine Konfundierung bezüglich der Ähnlichkeit zwischen dem Testreiz und den Merkreizen zurückzuführen.

Neben der Kontrolle der Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz muss auch die Ähnlichkeit der Merkreize untereinander kontrolliert werden: Zunehmende Ähnlichkeit zwischen den Merkreizen verändert den Abrufprozess (Kahana und Sekuler, 2002; Nosofsky und Kantner, 2006) dahingehend, dass die Versuchspersonen offenbar ihr

Antwortkriterium erhöhen. Das bedeutet, sie antworten bei untereinander ähnlichen Merkmalen seltener positiv als wenn die Merkmale zueinander unähnlich sind.

Eine auf die Erhebung des Abrufs mittels fMRT bezogene Schwierigkeit besteht darin, dass aufgrund der zeitlich verschobenen und verwaschenen BOLD-Antwort alle Prozesse, die systematisch in zeitlicher Nähe zum Beginn der Abrufphase stattfinden, als abrufbezogene Aktivität erscheinen werden. Dies umfasst neben tatsächlich mit dem Abruf von Arbeitsgedächtnisinhalten einhergehender Aktivität auch von der Erwartung der Abrufphase getriebene Signale. Beispielsweise konnten Kaiser, Lutzenberger und Rahm (2009) mittels Magnetoenzephalographie (MEG) einen Anstieg stimulusbezogener neuronaler Aktivität in der Behaltensphase nachweisen, der etwa 400 ms vor dem erwarteten Einsetzen des Testreizes auftrat und als präparatorische Aktivierung der Gedächtnisrepräsentationen interpretiert wurde. Obgleich diese Studie auditorische Reize verwendete, können ähnliche erwartungsbezogene Aktivierungen für visuelle Inhalte zumindest nicht von vorne herein ausgeschlossen werden. Auch in Abbildungen der Aktivierungszeitverläufe in einigen der o.g. bildgebenden Studien zum visuellen Arbeitsgedächtnis hat es den Anschein, als ob vor Beginn der Testphase bereits ein erwartungsgetriebener Aktivierungsanstieg zu verzeichnen war (z.B. im präfrontalen Cortex und den frontalen Augenfeldern bei Linden et al., 2003). Daneben stellt die Verarbeitung des Testreizes selbst bereits eine Störung der Aufrechterhaltung der Gedächtnisrepräsentationen dar und es könnten vorbereitend bereits vor Beginn der Abrufphase Maßnahmen zur Abwehr dieser Interferenz getroffen werden (Makovski, Sussman und Jiang, 2008).

Es kann somit nicht ausgeschlossen werden, dass möglicherweise zahlreiche Prozesse in Vorbereitung auf den Abruf stattfinden. Auch könnten diese zusätzlich mit experimentellen Variationen z.B. der Anzahl zu merkender Reize interagieren, also in

Abhängigkeit davon, wie viele Reize zu merken waren, unterschiedlich ablaufen. Diese Konfundierung hätte zur Folge, dass auch die Analyse der differentiellen Aktivität zwischen zwei Bedingungen, z.B. der Kontrast „hohe minus niedrige Anzahl zu merkende Reize“ nicht eindeutig als abrufbezogen interpretiert werden könnte. Das Vorliegen bekannter und zu vermutender unbekannter erwartungsbezogener Prozesse in Kombination mit der nicht hinreichenden zeitlichen Genauigkeit der BOLD-Antwort machen es notwendig, zur Untersuchung der Abrufphase auch tatsächlich eine experimentelle Variation der Abruferfordernisse vorzunehmen. Damit gefundene Aktivierungen eindeutig der Abrufphase zugeschrieben werden können, sollte diese selektiv den Abruf betreffen und Enkodierung und Behalten unverändert lassen.

1.6 Übergeordnete Zielsetzung und Fragestellungen der vorliegenden Studien

Der offensichtliche, auch von anderen (Gazzaley und Nobre, 2012) beklagte Mangel an bildgebenden Studien, die auf den Abruf aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis zielten, steht in krassem Widerspruch zu dessen Relevanz für die Nutzung von Arbeitsgedächtnisinhalten im Rahmen höherer kognitiver Leistungen, wie auch der zielgerichteten Interaktion mit der Umgebung. Die übergeordnete Zielsetzung dieser Arbeit bestand folglich in der Untersuchung der neuronalen Korrelate des Abrufs aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Studien sollten wesentliche Merkmale des Abrufs auf Hirnebene charakterisieren und damit einen neuen Beitrag zur empirischen Erforschung der neuronalen Grundlagen des Arbeitsgedächtnisses leisten. Die durchgeführten Studien verwendeten fMRT und MEG zur räumlichen bzw. zeitlichen Lokalisation neuronaler Korrelate und basierten auf dem Arbeitsgedächtnismodell von Cowan (1988, 1999) und den Modellvorstellungen zum Abgleichsprozess von Nosofsky (1986; Nosofsky und Palmeri, 1997).

Im Einzelnen wurden folgende Fragestellungen verfolgt: In Anknüpfung an vorangegangene Studien, die dem posterior parietalen Cortex, insbesondere dem intraparietalen Sulcus, eine herausragende Rolle für die Kapazitätsbegrenzung des Arbeitsgedächtnisses zugeschrieben haben, stellt sich die Frage, welche Funktion diese Areale für den Abruf haben. Die Aktivität des IPS, die bis zum Erreichen der Gedächtniskapazitätsgrenze, nicht jedoch bei weiteren Erhöhungen der Anzahl zu merkender Reize, graduell anstieg, wurde als Ausdruck des Fokus der Aufmerksamkeit und dessen Limitationen interpretiert. In Verbindung mit Cowans (2005) Annahme, dass der Fokus der Aufmerksamkeit den Abgleich zwischen sensorischen Reizen und Gedächtnisrepräsentationen bewerkstelligt, wäre folglich zu erwarten, dass die Aktivierung posterior parietaler Areale mit den Anforderungen an den Abruf assoziiert ist. Zudem kann erwartet werden, dass es sich bei diesen Arealen um die gleichen Regionen handelt, die in zahlreichen Studien für die Enkodierung und die Behaltensphase berichtet und als Korrelat des Fokus der Aufmerksamkeit interpretiert wurden. Da bislang keine bildgebende Studie vorlag, die dezidiert den Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis untersucht hatte, bestand neben dieser konkreten Erwartung hinsichtlich des IPS ein zweites Ziel in der explorativen Fragestellung, welche sonstigen Hirnregionen am Abruf beteiligt scheinen. Dies beinhaltet die Untersuchungen des gesamten Hirns im Hinblick darauf, welche Aktivierungen sensitiv auf die experimentelle Variation der Abrufanforderungen reagieren.

Diese Fragestellungen zielen somit auf die räumliche Lokalisation der neuronalen Korrelate des Abrufs, aufgrund der nicht hinreichenden zeitlichen Auflösung des fMRT bleibt hierbei jedoch dessen Verlauf außer Acht. Um den Abruf auch aus zeitlicher Perspektive zu charakterisieren, sollten auf der Basis von Nosofskys Modellvorstellung des Abgleichsprozesses mittels zeitlich hoch aufgelöster MEG-Messungen neuronale Korrelate der angenommenen Teilprozesse des Abrufs zu identifizieren versucht werden. Nosofsky (1986; Nosofsky und Palmeri, 1997) unterscheidet die Teilprozesse der Summation der

Ähnlichkeitswerte des Testreizes zu den Merkreizen zu einem Gesamtähnlichkeitswert und dessen Vergleich mit einem Kriteriumswert. Diese bilden gemeinsam die Grundlage der Entscheidung, ob ein vorliegender Testreiz einem der Merkreize entspricht. Für ein potentielles neuronales Korrelat der Ähnlichkeitssumation ist zu erwarten, dass die Amplitude der neuronalen Aktivität graduell mit zunehmender Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz zunimmt. Demgegenüber sollte ein Korrelat des Kriteriumstests klar zwischen mit einem Merkreiz übereinstimmenden und nicht übereinstimmenden Testreizen unterscheiden, ohne dass eine weitere Differenzierung in Abhängigkeit von der Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz gefunden wird. Zudem lässt sich als Mindestanforderung bezüglich des zeitlichen Ablaufs formulieren, dass potentielle Korrelate des Kriteriumstests nicht vor potentiellen Korrelaten der Ähnlichkeitssumation auftreten sollten. Da wiederum keine direkte Vorarbeit vorlag, aus der eine genaue räumliche oder zeitliche Verortung abgeleitet werden konnte, ist diese Fragestellung als explorativ anzusehen und sollte folglich an allen MEG-Sensoren und zu allen Zeitpunkten der Abrufphase untersucht werden.

Die Fragestellungen zur räumlichen und zeitlichen Charakterisierung neuronaler Korrelate des Abrufs sollten zur direkten Vergleichbarkeit mit anderen Studien anhand der zumeist verwendeten delayed-match-to-sample-Aufgabe untersucht werden. Der Abruf wird jedoch in diversen anderen Kontexten gefordert, nicht nur bei der Wiedererkennung auf der Basis eines direkten Hinweisreizes. Beispielsweise erfordern mehrschrittige zielgerichtete Handlungen, wie Kopfrechen- oder auch Planungsleistungen, dass mehrere Informationen aktiv gehalten werden, von denen jeweils nur einzelne direkt für den aktuellen Handlungsschritt verwendet werden. Diese momentan besonders relevanten Inhalte müssen abgerufen und entsprechend Cowans Arbeitsgedächtnismodell (1988) in den Fokus der Aufmerksamkeit transferiert werden. Sie erhalten damit einen hochpriorisierten Status und werden für kognitive Operationen direkt zugänglich. Die letzte

Fragestellung dieser Arbeit zielte darauf, mögliche aufmerksamkeits- und gedächtnisabrufbezogene Anteile dieses Prozesses der Priorisierung momentan relevanter Arbeitsgedächtnisinhalte experimentell zu trennen und deren neuronale Korrelate zu identifizieren. Für die attentionale Komponente der Aufmerksamkeitsfokussierung auf den gemerkten Reiz kann erwartet werden, dass diese mit einer erhöhten Aktivierung des posterioren parietalen Cortex einhergeht, die im Rahmen der Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf sensorische wie auch auf mentale Inhalte beobachtet worden ist. Die mögliche gedächtnisabrufbezogene Komponente sollte Regionen aktivieren, die auch in vorigen Fragestellungen mit der experimentellen Variation der Abrufanforderungen zusammenhängen. Diese letzte Fragestellung erlaubt somit zumindest auf deskriptiver Ebene auch eine Einschätzung, inwieweit trotz Verwendung eines anderen Aufgabenkontextes übereinstimmende neuronale Korrelate des Abrufs beobachtbar sind.

Die Fragen nach der Rolle des IPS und der räumlichen Lokalisation abrufbezogener Hirnaktivierungen, nach der zeitlichen und räumlichen Identifizierbarkeit der Ähnlichkeitssumation und des Kriteriumstests als Teilprozesse des Gedächtnisabgleichs und nach der Trennbarkeit von aufmerksamkeits- und gedächtnisabrufbezogenen neuronalen Korrelaten der Priorisierung momentan relevanter Arbeitsgedächtnisinhalte, wurden in drei experimentellen Studien untersucht.

Studie 1 (Kapitel 2) untersuchte die Rolle der üblicherweise in der Enkodierungs- und der Behaltensphase aktivierten frontoparietalen Arealen, insbesondere des IPS, für den Abruf und erbrachte die bislang fehlende Charakterisierung der neuronalen Korrelate des Abgleichsprozesses. Hierzu wurde die Wiedererkennung von Farbtönen in der klassischen delayed-match-to-sample-Aufgabe an einer Stichprobe von 21 gesunden Versuchspersonen mittels fMRT untersucht. Variiert wurde einerseits die Anzahl zu merkender Reize (eine versus drei Farben), um die bekannten Aktivierungen in frontoparietalen Arealen

hervorzurufen; andererseits wurde manipuliert, ob eine Wiedererkennung überhaupt erforderlich war (Durchgänge mit Abruf versus solche, die nach der Behaltensphase endeten), und wie ähnlich sich Test- und Merkreize waren.

Die fMRT-Ergebnisse deuten auf eine Fraktionierung der Aktivierungen in vier verteilte Netzwerke. Erstens zeigte sich, dass weite Bereiche des bekannten frontoparietalen Netzwerks, inklusive des posterioren IPS, bei höherer Anzahl zu merkender Reize verstärkt aktiviert waren, jedoch unabhängig von der Notwendigkeit der Wiedererkennung. Zweitens fand sich in anterioren Anteilen des IPS und posterioren superior frontalen Regionen, deren Aktivität von der Anzahl zu merkender Reize abhing, eine stärkere Aktivierung, wenn eine Wiedererkennung erfolgte, diese war jedoch unabhängig vom Grad der Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz. Beide Ergebnisse sprechen dafür, dass die vielfach berichteten frontoparietalen Regionen, die sensitiv auf die Anzahl zu merkender Reize reagieren, keine starke Rolle für die Wiedererkennung innehaben. Die vermutete Relevanz des IPS für den Abruf aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis ließ sich somit nicht bestätigen.

Die variablen Anforderungen an den angenommenen Abgleichsprozess sowohl in Bezug auf die Anzahl der Merkreize, die abzugleichen waren, als auch die Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz, waren hingegen in der Aktivität einer dritten Gruppe von Regionen repräsentiert, welche bilateral den temporoparietalen Übergang, den posterioren cingulären Cortex und den superioren frontalen Sulcus umfassten. Viertens wurden stärkere Aktivierungen in motorischen und rechts superior parietalen Regionen beobachtet, wenn in der Wiedererkennung klare Evidenz für eine Entscheidungsalternative vorlag.

Zusammenfassend zeigten sich die wohlbekannteren frontoparietalen Aktivierungen, denen primär attentionale Anteile der Arbeitsgedächtnistätigkeit zugeschrieben werden, als wenig abrufrelevant, während die Aktivität anderer Regionen, die zuvor bei verwandten

Ableichsprozessen in Studien zum Langzeitgedächtnis und der perzeptuellen Entscheidungsfindung berichtet worden waren, sensitiv auf die Anforderungen an den Gedächtnisabgleich reagierten. Diese Trennung verleiht der Modellvorstellung empirische Unterstützung, wonach sich Arbeitsgedächtnis aus attentionalen und mnemonischen Teilprozessen zusammensetzt, und liefert erstmals deutliche Hinweise, dass diese Unterscheidung attentionaler und mnemonischer Anteile sich nicht auf die Enkodierung und das Behalten von Arbeitsgedächtnisinhalten beschränkt, sondern auch für den Abruf und Abgleich von Inhalten Gültigkeit haben könnte.

Studie 2 (Kapitel 3) zielte darauf ab, potentielle neuronale Korrelate der angenommenen Prozesse der Ähnlichkeitssummation und des Kriteriumstests im Zeitverlauf des Abrufs zu identifizieren. Hierzu führten 17 Versuchspersonen die gleiche Aufgabe wie in Studie 1 aus (jedoch ohne Durchgänge, die keine Wiedererkennung erforderten), während ihre Hirnaktivität mittels MEG aufgezeichnet wurde. Die Ergebnisse zeigten vier räumlich und zeitlich separierte ereigniskorrelierte Komponenten, von denen zwei vollständig den Erwartungen an neuronale Implementationen der vermuteten Prozesse entsprachen: Erstens unterschieden sich klar zu allen Merkreizen unähnliche Testreize von solchen Testreizen, die einem Merkreiz ähnlich sahen oder mit einem Merkreiz übereinstimmten, über dem linken frontalen Cortex, ab ca. 280 ms nach Beginn der Testreizpräsentation. 350 - 400 ms nach Testreizpräsentation entwickelte sich hieraus ein Muster graduell ansteigender Aktivierung in Abhängigkeit von der Merkreiz-Testreiz-Ähnlichkeit, das folglich dem erwarteten neuralen Korrelat der Ähnlichkeitssummation entsprach. Zweitens war ca. 600 - 700 ms nach Testreizpräsentation über rechts frontotemporalen Sensoren ein Signal nachweisbar, das potentiell den Vergleich der Gesamtähnlichkeit mit einem Kriterium abbildete, indem es klar zwischen mit den Merkreizen übereinstimmenden und nicht-übereinstimmenden Testreizen unterschied,

ohne weiter zwischen zu den Merkreizen ähnlichen und unähnlichen Testreizen zu differenzieren.

Die Analyse des Zeitverlaufs der Wiedererkennung von Reizen aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis lieferte folglich starke Hinweise, dass der Errechnung der Gesamtähnlichkeit und dem Vergleich zu einem Kriteriumsniveau unterschiedliche neuronale Substrate zugrunde liegen. Da diese Prozesse sowohl im Zusammenhang der Wiedererkennung von Arbeits- als auch Langzeitgedächtnisinhalten als auch bei kategoriellen perzeptuellen Entscheidungen eine Rolle spielen, könnten die identifizierten neuronalen Korrelate an zahlreichen Verhaltensweisen beteiligt sein.

Studie 3 (Kapitel 4) untersuchte die Fragestellung, ob sich der Abruf eines Gedächtnisinhalts und der Aktualisierung des attentionalen Fokus, die gemeinsam als Grundlage für die Priorisierung eines Inhalts im Arbeitsgedächtnis vermutet werden, experimentell trennen lassen und mit unterschiedlichen neuronalen Korrelaten assoziiert sind. Die Versuchspersonen sollten hierzu in jedem Durchgang vier räumliche Positionen im Arbeitsgedächtnis behalten. Während der Behaltensphase wurden sequentiell Hinweisreize eingeblendet, die den Abruf von entweder einem oder zwei gemerkten Positionen erforderten, um den der Linie am nächsten gelegenen gemerkten Punkt bestimmen zu können. Auf diesen war die Aufmerksamkeit zu fokussieren. Wenn ein Hinweis die gleiche Zielposition indirekt anzeigte wie der vorangegangene, war keine Neuausrichtung der Aufmerksamkeit notwendig. Verwies er hingegen auf einen anderen, wurde eine Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit erforderlich. Funktionelle MRT-Daten von 17 Versuchspersonen und die Analyse behavioraler Daten zeigten, dass die Aktualisierung des Aufmerksamkeitsfokus transiente Aktivierungen im kaudalen superioren frontalen Sulcus und dem posterior parietalen Cortex auslöste. Im Gegensatz hierzu führten steigende Erfordernisse an den Abruf selektiv zu Aktivierungsänderungen

im rostralen superioren frontalen Sulcus und dem posterioren cingulären Cortex bzw. dem Präcuneus.

Dem Gedächtnisabruf und der Aktualisierung des attentionalen Fokus liegen demnach unterscheidbare neuronale Korrelate in frontalen und parietalen Arealen zugrunde. Diese Ergebnisse unterstützen die Vorstellung, dass Arbeitsgedächtnisleistungen aus der Interaktion von Gedächtnis- und Aufmerksamkeitssystemen entstehen. Die Areale, die in dieser Studie als abrufbezogen identifiziert wurden, waren trotz des unterschiedlichen Paradigmas und der Verwendung von räumlichen Reizen anstelle von Farben alle ebenfalls in Studie 1 gefunden worden. Dies legt die Vermutung nahe, dass es sich um Regionen handeln könnte, die einen generischen Abgleichsmechanismus implementieren.

Die vorliegenden Studien erlauben mittels sich ergänzender Methoden neue Erkenntnisse zum Abruf. Die aktuell vorherrschende Konzeption von Arbeitsgedächtnis als Kombination attentionaler und mnemonischer Komponenten scheint auch für den Abruf von Inhalten aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis Bestand zu haben.

In den folgenden Kapiteln werden diese Studien detailliert berichtet.

Kapitel 2

Studie 1. Neuronale Korrelate des Abrufs im fMRT

2.1 Einleitung

Im Gegensatz zur vielfältigen Forschung zu Enkodierung und Aufrechterhaltung herrscht ein überraschender Mangel an bildgebender Evidenz zum Abruf aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis (Gazzaley und Nobre, 2012), obwohl deren Verständnis ebenfalls maßgeblich für unsere Vorstellung der neuronalen Organisation von Arbeitsgedächtnisleistungen ist. Insbesondere ist weitgehend unbekannt, welche Rolle diejenigen frontoparietalen Regionen, die während der Enkodierung und Aufrechterhaltung von visuellen Arbeitsgedächtnisinhalten konsistent aktiviert werden, für die Wiedererkennung bzw. in der Wiedererkennungsphase spielen. In einigen Konzeptionen, die primär auf behavioralen Studien beruhten, wurde angenommen, dass die Wiedererkennung aus dem Arbeitsgedächtnis die gleichen Mechanismen wie die Wiedererkennung aus dem episodischen Gedächtnis nutzt (McElree, 2006; Oberauer, 2002). Somit sollte sie sich primär auf mnemonische Ressourcen stützen. Gleichwohl kann der Abruf in Cowans Konzeption als Anhebung der Aktivierung eines Gedächtnisinhaltes verstanden werden, der diesen in den Fokus der Aufmerksamkeit bringt – es wären damit auch attentionale Beiträge zu erwarten. Diese könnten von den gleichen insbesondere parietalen Regionen erbracht werden, denen eine herausragende Rolle für die Begrenzung der Arbeitsgedächtniskapazität zugeschrieben wird.

Die wenigen vorliegenden funktionellen MRT-Daten zeichnen jedoch ein heterogenes und sehr unvollständiges Bild: Kontrollexperimente, die im Rahmen von Studien zur Kapazitätsbegrenzung des Arbeitsgedächtnisses durchgeführt worden waren, sprachen zumindest teilweise gegen eine starke Rolle attentionaler Regionen (z.B. des intraparietalen Sulcus, IPS) für die Wiedererkennung (Todd und Marois, 2004; Xu und Chun, 2006). Diese Studien analysierten jedoch nur einzelne „regions-of-interest“ und leisteten keinen Beitrag zur Frage, welche Regionen die neuronalen Korrelate der Wiedererkennung darstellen. Andere Studien haben frontoparietale Aktivierungen für den Abruf berichtet (Bledowski et al., 2006; Linden et al., 2003), die von der Anzahl Merkreize abhingen. Jedoch hat keine dieser Studien nachgewiesen, dass diese Aktivierungen tatsächlich in Verbindung mit der Wiedererkennung standen und nicht auf anderen Prozessen basierten, die in zeitlicher Nähe zur Wiedererkennung stattfinden, wie z.B. die antizipatorische Aktivierung attentionaler Ressourcen oder die Reaktivierung der Gedächtnisinhalte, die kurz vor dem erwarteten Erscheinen des Testreizes stattfindet (Kaiser et al., 2009). Zudem war in diesen Studien nicht sichergestellt, dass unter niedriger wie hoher Anzahl zu merkender Inhalte ein vergleichbarer Ähnlichkeitsgrad zwischen Merk- und Testreizen vorlag.

Daher bestand ein erstes Ziel der vorliegenden Studie darin, die Rolle der frontoparietalen Regionen, die typischerweise in der Behaltensphase beobachtet werden, für den Abruf zu klären. Um eine maximale Vergleichbarkeit der Studie zu den meisten visuellen Arbeitsgedächtnisuntersuchungen zu erreichen, wurde hierzu die klassische delayed-match-to-sample-Aufgabe verwendet. Der Abruf fand folglich in Form der Wiedererkennung eines präsentierten Testreizes statt. Um die vielfach beobachteten frontoparietalen Aktivierungen hervorzurufen, wurde die Anzahl zu merkender Reize variiert. Hiervon unabhängig wurden gleichzeitig die Notwendigkeit des Abrufs sowie deren Anforderungsniveau manipuliert.

Konkret bedeutete dies, dass die Versuchspersonen in jedem Durchgang eine oder drei Farben enkodierten und nach einer kurzen Behaltensphase dann mit einem Testreiz konfrontiert wurden, der entweder eine Wiedererkennung erforderlich machte oder nicht (siehe auch Abb. 1). Wenn die üblicherweise beobachteten aufmerksamkeitsassoziierten Regionen aktiv zur Wiedererkennung beitragen, könnte erwartet werden, dass sie eine stärkere Aktivierung aufweisen, wenn eine Wiedererkennung erforderlich wird. Anderenfalls, wenn die erwarteten, von der Anzahl zu merkender Reize abhängigen Aktivierungen beobachtet werden können, jedoch unabhängig davon, ob eine Wiedererkennung gefordert ist, wäre eher davon auszugehen, dass sie z.B. die Anforderungen der für fMRT-Verhältnisse zeitlich nahen, früheren Aufgabenphasen widerspiegeln, ohne direkt am Abruf beteiligt zu sein.

Das zweite Ziel bestand darin, die neuronalen Korrelate des Abrufs aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis, hier ausgestaltet als Wiedererkennung in der klassischen delayed-match-to-sample-Aufgabe, auf whole-brain-Ebene zu spezifizieren. Den konzeptuellen Kern des Abrufs bildet ein Mechanismus, der eintreffende sensorische Informationen (d.h. den Testreiz) mit internen Repräsentationen (d.h. den Inhalten des visuellen Arbeitsgedächtnisses) abgleicht. Modellvorstellungen dieses Abgleichs betrachten ihn als einen Prozess der Akkumulation von Evidenz für die Übereinstimmung zwischen den gemerkten Reizen und dem Testreiz (Kahana und Sekuler, 2002; Nosofsky, 1986; Ratcliff, 1978). Übertrifft der Grad an Übereinstimmung eine kritische Schwelle, wird die Versuchsperson mit „ja, der Testreiz entspricht einem der Merkreize“ antworten. Der Abgleich hängt folglich kritisch vom Ausmaß der Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz ab. In der vorliegenden Studie wurde daher systematisch die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit manipuliert, um die neuronalen Korrelate des Abgleichsprozesses zu identifizieren. Genauer gesagt war der Testreiz in allen Versuchsdurchgängen so gewählt,

dass er entweder allen Merkreizen unähnlich war, genau einem Merkreiz ähnlich sah oder mit einem der im Arbeitsgedächtnis gehaltenen Merkreize identisch war.

Die Modellvorstellungen zum Abgleichsprozess werden nicht nur für Arbeitsgedächtnisaufgaben verwendet, ihr Anwendungsbereich umfasst vielmehr ebenfalls die perzeptuelle Entscheidungsfindung und die Wiedererkennung von Langzeitgedächtnisinhalten. Auch weisen diese beiden rein deskriptiv stark überlappende Hirnantwortmuster auf, die den posterioren cingulären Cortex und den Präcuneus (PCC, PCN), den superioren frontalen Sulcus (SFS) und den temporoparietalen Übergang umfassen (siehe z.B. die Übersichtsartikel von Heekeren, Marrett und Ungerleider, 2008; Wagner, Shannon, Kahn und Buckner, 2005). Wenn die Ergebnisse der aktuellen Studie ein ähnliches Muster zeigen sollten, wäre dies als indirekter Hinweis auf die angenommene Generalität dieser Modelle zu sehen.

Drittens, da die Anzahl zu merkender Reize und die Merk-Zielreiz-Ähnlichkeit beide die Anforderungen an den angenommenen Abgleichsprozess erhöhen, sollte untersucht werden, ob diese unterschiedlichen Quellen erhöhter Anforderungen primär gemeinsame Aktivierungen mit sich bringen, was die Annahme eines generalisierten Abgleichsmechanismus unterstützen würde. Alternativ könnte der mentale Abgleich einer größeren Anzahl von Repräsentationen (höhere Anzahl zu merkender Reize) und eine höhere benötigte Präzision des Abgleichs (höhere Merk-Testreiz-Ähnlichkeit) ebenso auf unterschiedlichen Mechanismen beruhen.

Zusammenfassend suchte diese Studie neue Evidenz zum Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis (1) durch die Prüfung der Frage, ob das dorsale Aufmerksamkeitsnetzwerk, das typischerweise während der Enkodierung und Aufrechterhaltung von Arbeitsgedächtnisinhalten aktiviert ist, auch zur Wiedererkennung beiträgt, und (2) durch die Bereitstellung einer detaillierten Charakterisierung der

neuronalen Korrelate des Abrufs auf Basis der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und der Anzahl zu merkender Reize.

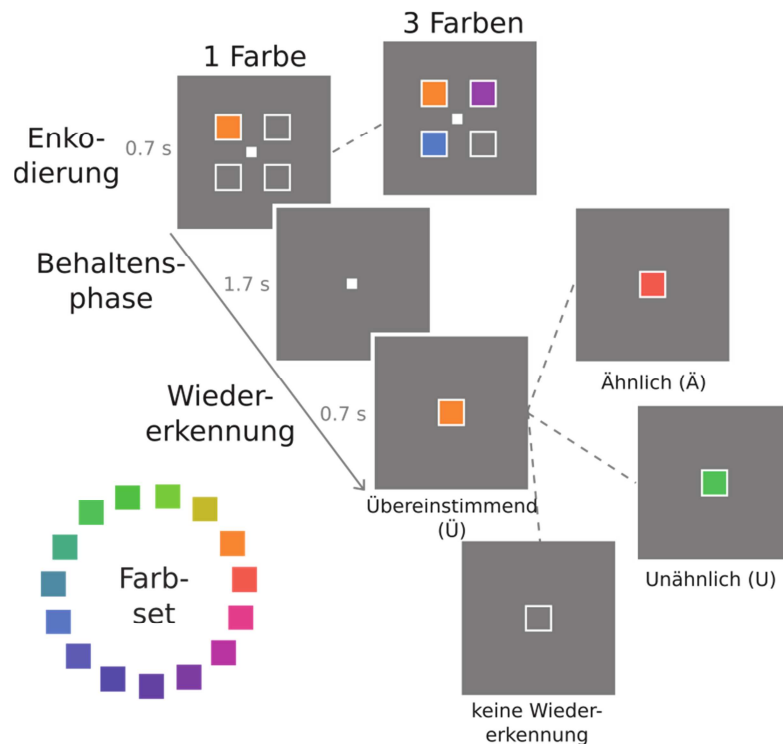


Abbildung 1. Experimentelles Design. Die Versuchspersonen enkodierten und behielten entweder eine oder drei Farben für 1,7 s im Arbeitsgedächtnis. Unabhängig von der Anzahl zu merkender Reize wurden über die Farbe des Testquadrats die Anforderungen an die Wiedererkennung variiert. Ein graues Quadrat zeigte an, dass keine Wiedererkennung und keine Antwort erfolgen musste („keine Wiedererkennung“). Alternativ, d.h. wenn eine Wiedererkennung notwendig war, entsprach der Testreiz einem der Merkreize (übereinstimmend, Ü), sah genau einem der Merkinhalte ähnlich und allen anderen unähnlich (ähnlich, Ä) oder war allen Merkreizen unähnlich (U). Die Versuchspersonen beurteilten, ob der Testreiz mit einer der enkodierten Farben übereinstimmte und antworteten per Tastendruck.

2.2 Methoden und Materialien

2.2.1 Versuchspersonen

21 rechtshändige Versuchspersonen (mittleres Alter $M = 26.8$ ($SD = 3.65$); 12 weiblich) gaben ihr schriftliches informiertes Einverständnis und nahmen an der Studie teil. Alle gaben normale oder korrigiert-normale Sehtüchtigkeit an und verneinten das Vorliegen neurologischer oder psychiatrischer Störungen sowie die Einnahme psychotroper Substanzen. Die Versuchspersonen wurden auf Defizite in der Farbwahrnehmung gescreent, indem ihnen die gleichen Farben, die im Hauptexperiment verwendet wurden, in gleicher Größe dargeboten wurden. Keine der Versuchspersonen zeigte Schwierigkeiten in der perzeptuellen Unterscheidung dieser Farben. Die Studie wurde vom Ethikkomitee der Medizinischen Fakultät der Universität Frankfurt positiv beschieden.

2.2.2 Studiendesign

Die Studie implementierte die typische drei-phasige „delayed-match-to-sample“-Aufgabe, die das Enkodieren von Merkreizen, deren kurzzeitige Aufrechterhaltung und schließlich das Testen der Gedächtnisleistung via Präsentation eines Testreizes, der mit den Merkreizen verglichen werden sollte (siehe Abb. 1), umfasste. Jeder Durchgang beinhaltete eine Enkodierungsphase von 0.7 s, eine kurze Behaltensphase (1.7 s) und eine 0.7 s dauernde Wiedererkennungsphase, gefolgt von einem variablen Intertrialintervall (ITI) von 2.4 - 6 s, mittels dessen die hämodynamischen Antworten aufeinander folgender Durchgänge getrennt werden sollten.

Das Studiendesign beinhaltete die unabhängige Variation der Anzahl zu enkodierenden und zu behaltenden Merkreize und der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. In der

Enkodierungsphase sollte entweder eine oder drei Farben enkodiert werden (siehe auch Abb. 1). Unabhängig von dieser Anzahl wurden hierzu vier kleine weiße Quadrate (Kantenlänge ca. 1.5° visueller Winkel) parafoveal vor dunkelgrauem Hintergrund präsentiert (Exzentrizität ca. 4.2°). Von diesen war eines bzw. waren drei ganzflächig farbig ausgefüllt. Die Positionen der zu enkodierenden Farbreize wurden für jede Anzahl Merkreize pseudorandomisiert, sodass jede Position über die Durchgänge gleich wahrscheinlich einen Merkreiz zeigte. Während der darauf folgenden Behaltensphase verblieb nur ein kleines foveales Fixationskreuz auf dem grauen Hintergrund, die Quadrate verschwanden. In der Wiedererkennungsphase wurde foveal als Testreiz ein kleines weißrandiges farbiges Quadrat (gleiche Größe, gleiche Randdicke wie in der Enkodierung) präsentiert, dessen Farbe mit den gemerkten Gedächtnisrepräsentationen abgeglichen werden sollte. Unabhängig von der Anzahl der Merkreize wurden die Anforderungen an die Wiedererkennung über die Farbe des Testquadrats manipuliert. Ein graues Testquadrat zeigte an, dass keine Wiedererkennung und entsprechend keine Antwort erfolgen sollte („kein Test“-Durchgänge, KT). Alternativ konnte die Farbe des Testreizes genau mit der Farbe eines der Merkreize übereinstimmen (Ü), der Farbe genau eines der Merkreize ähneln (Ä), gleichzeitig aber im perzeptuellen Vergleich problemlos unterscheidbar sein, oder aber allen Merkreizen unähnlich sein (U).

Die Aufgabe der Versuchsperson bestand darin zu entscheiden, ob der präsentierte Testreiz mit einer der gemerkten Farben übereinstimmte und ihre Entscheidung so schnell wie das möglich war, ohne dass die Genauigkeit darunter litt, anzuzeigen, indem sie mit dem Zeige- bzw. Mittelfinger der rechten Hand die zugeordnete Taste drückte. Die benutzten Farben wurden auf der Basis von Vortestungen ausgewählt. Ausgangspunkt war eine Menge von Farben ähnlicher Luminanz, die graduell angepasst wurden, um einen „Kreis“ von mindestens 15 Farben zu erhalten, die perzeptuell klar unterscheidbar waren (Abb. 1). Es wurde hierbei sichergestellt, dass jede Farbe ihren beiden direkten Nachbarn

auf dem Kreis perzeptuell ähnlicher war als nicht benachbarten Farben (d.h. Farben, die durch mindestens eine zwischen ihnen liegende Farbe getrennt waren). Das ermöglichte es, die Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz zu variieren, indem diese mit unterschiedlichen Abständen auf dem Farbkreis gewählt wurden. Der Ausdruck „ähnlich“ wird hier für direkt benachbarte Farben verwendet, während zwei Farben „unähnlich“ genannt werden, wenn mindestens eine Farbe zwischen den beiden auf dem Farbkreis lag. Die Farbkoordinaten der verwendeten Reize im CIE Yxy-Farbraum, gemessen mit einem Konica Minolta CS100A Chromameter finden sich in Anhang A (Tabelle A-1).

Die Merkreize wurden pseudorandomisiert aus der resultierenden Menge von 15 Farben gezogen. Dabei wurde sichergestellt, dass alle Merkreize zueinander unähnlich waren, indem ein Mindestabstand von mindestens drei dazwischen liegenden Farben auf dem Kreis gefordert wurde. Die mittlere dieser drei Farben war somit ebenfalls noch unähnlich zu allen Merkreizen und konnte daher als unähnlicher Testreiz dienen. Der Abstand des Testreizes zum auf dem Farbkreis nächstgelegenen Merkreiz lag bei null (übereinstimmender Testreiz, Ü), eins (ähnlicher Testreiz, Ä) oder mehr als eins (unähnlicher Testreiz, U). Bei hoher Anzahl zu merkender Reize (drei Farben) waren diese drei Farben und deren sechs Nachbarn übereinstimmend oder ähnlich, sodass noch sechs unähnliche Farben als unähnliche Testreize zur Auswahl standen. Eine Vorhersage des Testreizes war somit trotz des begrenzten Stimulussets nicht möglich. Zudem war mit dem beschriebenen Vorgehen sichergestellt, dass der Abstand jedes Testreizes zu allen anderen Merkreizen im Bereich der unähnlichen Farben lag. Die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit war für den Zweck der eher groben Unterscheidung von übereinstimmenden, ähnlichen und unähnlichen Testreizen hinreichend definiert. Zudem war sie für beide möglichen Anzahlen von Merkreizen identisch, da der Testreiz in beiden Fällen genau einer gemerkten Farbe ähnelte bzw. genau mit einer gemerkten Farbe übereinstimmte und zu allen anderen unähnlich war. Im Gegensatz hierzu hätte eine rein zufällige Farbauswahl zu

einem starken Anstieg der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit bei steigender Anzahl zu merkender Reize geführt. Dieses Phänomen kann bei allen Materialien mit einem begrenzten Merkmalsraum nachgewiesen werden, wie z.B. Farben, Gesichtern, Häusern und auch Zufallsformen. Neben der Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz wurde in verschiedenen Studien die Bedeutung der Ähnlichkeit zwischen den Merkreizen untereinander betont (Kahana und Sekuler, 2002; Nosofsky und Kantner, 2006). Wie oben beschrieben konnten alle Merkreize als unähnlich zueinander gelten, sodass Effekte der Inter-Item-Ähnlichkeit (und deren potentieller Einfluss auf Durchgänge mit hoher gegenüber niedriger Anzahl zu merkender Reize) minimiert waren.

2.2.3 MRT-Datenaufzeichnung

Hochauflösende (1 mm^3) anatomische und funktionelle Aufnahmen wurden mittels eines 3 T Allegra (Siemens, München, Deutschland) Magnetresonanztomographen mit einer Standardkopfspule angefertigt. Die funktionellen Aufnahmen umfassten jeweils 23 Schichten ($3.125 \times 3.125 \times 5 \text{ mm}$, 0.5 mm gap , TR 1200 ms, TE 26 ms, flip angle 80°), die effektiv das gesamte Großhirn abdeckten. Die Scansequenz beinhaltete eine Verzerrungs- und Bewegungskorrektur, die auf einer vor der eigentlichen funktionellen Messung erhobenen Fieldmap basierte (Zaitsev, Hennig und Speck, 2004). Insgesamt wurden vier Durchläufe mit jeweils 600 Scans durchgeführt. Um der Versuchsperson eine Gelegenheit zur kurzen Erholung zu bieten, wurde die anatomische Aufnahme nach dem zweiten funktionellen Durchlauf angefertigt. Die ersten fünf Aufnahmen jedes Durchlaufs wurden verworfen, um die Zeit bis zum Erreichen eines steady-state der Gewebemagnetisierung hinreichend zu berücksichtigen.

Die Reize wurden mittels eines MR-kompatiblen Videobrillen-Systems mit zwei Bildschirmen aus organischen licht-emittierenden Dioden (OLED) präsentiert (MR Vision 2000; Resonance Technology, Northridge, USA). Die Reizpräsentation und deren Synchronisation mit den Scannerpulsen wurden durch das Programm Presentation (Neurobehavioral Systems, Albany, USA) gesteuert; dieses wurde ebenfalls zur Aufzeichnung der Reaktionen der Versuchsperson genutzt.

2.2.4 Datenanalyse

2.2.4.1 Verhaltensdaten

Für jede Versuchsperson wurde für jede Bedingung der Prozentsatz korrekter Antworten berechnet. Aus den korrekten Durchgängen jeder Bedingung wurden ebenfalls für jede Bedingung Mittelwerte der Reaktionszeiten errechnet. Die mittleren Reaktionszeiten und der Prozentsatz korrekter Antworten wurden dann mittels separater 2 (Anzahl Merkreize) \times 3 (Merk-Testreiz-Ähnlichkeit) Varianzanalysen (ANOVAs) mit Messwiederholung in SPSS (IBM Corp., Chicago, USA) ausgewertet.

2.2.4.2 MRT-Daten

Die MRT-Daten wurden mit SPM8 (Wellcome Department, <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm>) ausgewertet. Zur Vorverarbeitung wurden die funktionellen Daten aus dem DICOM-Format importiert, bewegungskorrigiert und zur individuellen anatomischen Aufnahme koregistriert. Das anatomische Bild wurde segmentiert und mit der VBM8-Toolbox (<http://dbm.neuro.uni-jena.de>) unter Anwendung der DARTEL-Methode („diffeomorphic anatomical registration through exponentiated lie

algebra“; Ashburner, 2007) normalisiert. Die resultierenden Transformationen wurden dann auf die funktionellen Aufnahmen angewendet; dies beinhaltete auch eine Neuabtastung der Bilder auf eine isotrope Kantenlänge von 1.5 mm und eine Glättung mit einem isotropen Gauss'schen Kernel („full-width at half-maximum“, FWHM = 8 mm).

Auf erster, individueller Ebene, wurden die Effekte mittels des allgemeinen linearen Modells in SPM8 geschätzt, inklusive einer Hochpassfilterung (Grenzfrequenz 1/128 Hz) und einer Korrektur für Nicht-Unabhängigkeit zwischen aufeinander folgenden Datenpunkten mittels eines autoregressiven Modells. Für jeden funktionellen Durchlauf beinhaltete das individuelle Modell folgende Prädiktoren: Sechs Prädiktoren für korrekte Durchgänge der sechs Einzelbedingungen ($2 \text{ [Anzahl Merkreize]} \times 3 \text{ [Merk-Testreiz-Ähnlichkeit]}$), zwei Prädiktoren für Durchgänge, in denen keine Wiedererkennung erforderlich war (KT-Durchgänge; d.h. je ein Prädiktor für jede Anzahl Merkreize), ein Prädiktor, der alle Durchgänge mit fehlerhaften Reaktionen und Ausreißer bezüglich der Reaktionszeit umfasste, sowie sechs Bewegungsparameter. (Die Bewegungsregressoren basierten nicht auf den realignment-Parametern, die SPM für die bereits während der Aufnahme bewegungskorrigierten Scans ausgegeben hatte, sondern resultierten aus der separaten Bewegungskorrektur der vom Gerät ebenfalls aufgezeichneten, nicht-bewegungskorrigierten Scans.)

Anstatt eine feste Form der hämodynamischen Antwort für alle Versuchspersonen und -bedingungen anzunehmen, wurde eine scan-weise Modellierung der individuellen Effekte über ein „finite impulse response“-Modell (FIR) vorgenommen. Für jeden der 13 Scans ab dem Beginn der Enkodierung wurde ein separater Regressor in das Modell aufgenommen. Insgesamt wurden somit die ersten 15.6 s nach Reizpräsentation modelliert, was den Großteil der hämodynamischen Antwort abdeckt.

Zur Analyse auf Gruppenebene wurden zunächst die individuellen Kontraste der Scans sechs bis acht nach Beginn der Enkodierung jeder Bedingung gegen die implizite Baseline berechnet. Die Scans sechs bis acht umfassen den Zeitbereich von 3.6 bis 7.2 s nach Präsentation des Testreizes und sollten daher trotz Variabilität zwischen Versuchspersonen und Hirnregionen den Gipfel der hämodynamischen Antwort umfassen. Die resultierenden Parameterkarten wurden dann zur Analyse auf Gruppenebene in eine ANOVA mit Messwiederholung eingegeben. Diese ANOVA umfasste folglich drei Faktoren, nämlich (1) Anzahl Merkreize (zwei Stufen: 1, 3), (2) Merk-Testreiz-Ähnlichkeit (vier Stufen: übereinstimmender, ähnlicher oder unähnlicher Testreiz, kein Testreiz) und (3) Scan (drei Stufen: Scan 6, 7, 8). Über mehrzeilige F-Kontraste wurden die Effekte identifiziert, die in mindestens einem der drei Scans signifikant wurden. Zur Identifizierung von differentiellen Effekten der Anzahl Merkreize in Abhängigkeit davon, ob eine Wiedererkennung notwendig war oder nicht, wurden Durchgänge mit übereinstimmenden, ähnlichen und unähnlichen Testreizen gemeinsam (d.h. im Mittelwert) gegen Durchgänge getestet, die keine Wiedererkennung erforderten. Um Aktivierungen zu entdecken, die auf den spezifischen Abrufanforderungen beruhen, wurden übereinstimmende, ähnliche und unähnliche Testreize mittels eines mehrzeiligen F-Tests verglichen.

Um die Rate falsch positiver Ergebnisse auf ein Niveau von durchschnittlich 5% zu begrenzen, wurde eine „false discovery rate“-Korrektur (FDR) für multiple Vergleiche angewandt ($p_{\text{FDR}} < .05$).

Die Zuordnung von Koordinaten im Raum des „Montreal Neurological Institute“ (MNI-Koordinaten) zu anatomischen Hirnregionen wurde mittels der „wfu pick atlas“-Toolbox (<http://fmri.wfubmc.edu/software/PickAtlas>; Maldjian, Laurienti, Kraft und Burdette, 2003) vorgenommen.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Verhaltensdaten

Reaktionszeiten und Wiedererkennungsgenauigkeit (Prozentsatz korrekter Antworten) wurden mittels 2 (Anzahl Merkreize) \times 3 (Merk-Testreiz-Ähnlichkeit) ANOVAs mit Messwiederholung analysiert, die Ergebnisse sind in Abbildung 2 dargestellt.

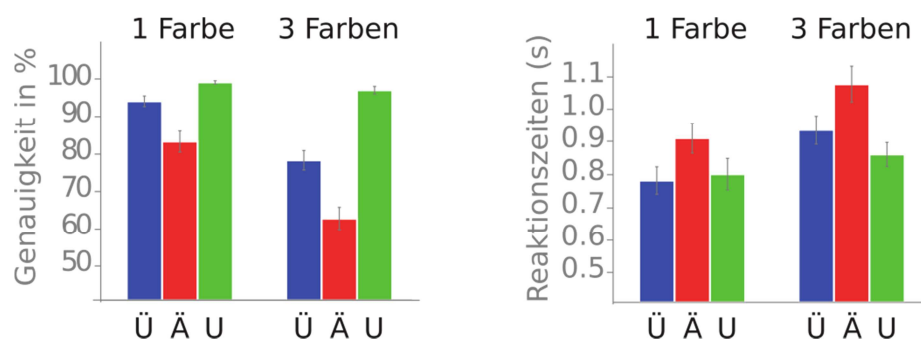


Abbildung 2. Prozentsatz korrekter Antworten und Reaktionszeiten, getrennt nach der Anzahl Merkreize und der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. Fehlerbalken zeigen ± 1 Standardfehler des Mittelwerts.

Die Anzahl zu merkender Reize erbrachte den erwarteten Haupteffekt ($F_{(1,20)} = 195.9$; $p < .001$; $M \pm SE$: 1 Merkreiz: $92.1\% \pm 1.0$; 3 Merkreize: $79.2\% \pm 1.2$) mit verminderter Aufgabenrichtigkeit und erhöhten Reaktionszeiten ($F_{(1,20)} = 92.7$; $p < .001$; 1 Merkreiz: $829.9 \text{ ms} \pm 42.9$; 3 Merkreize: $956.7 \text{ ms} \pm 43.0$), wenn drei Farben anstelle von nur einer Farbe gemerkt werden mussten. Ebenfalls erwiesen sich beide Haupteffekte für die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit als signifikant (Genauigkeit $F_{(1,2, 23,6)} = 47.5$; $p < .001$; Reaktionszeiten $F_{(2,20)} = 33.5$; $p < .001$). Wiedererkennungsantworten waren demnach am häufigsten korrekt bei unähnlichen Testreizen ($98.1\% \pm 0.7$), gefolgt von

übereinstimmenden Testreizen ($86.1\% \pm 1.6$). Die geringste Genauigkeit wurde bei zu einem Merkreiz ähnlichen Testreizen erreicht ($72.9\% \pm 2.6$). Paarweise Vergleiche zeigten, dass alle drei Kategorien signifikant voneinander verschieden waren ($p < .05$, Bonferroni-korrigiert). Reaktionszeiten auf übereinstimmende ($857 \text{ ms} \pm 41$) und unähnliche Testreize ($829 \text{ ms} \pm 42$) unterschieden sich hingegen nicht signifikant, waren jedoch beide schneller als die Antworten auf ähnliche Testreize ($993 \text{ ms} \pm 49$).

Schließlich zeigte eine signifikante Interaktion der Anzahl zu merkender Reize mit der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit in beiden Maßen (Genauigkeit $F_{(1.4, 28.7)} = 15.6$; $p < .001$; Reaktionszeiten $F_{(2, 40)} = 8.4$; $p < .001$), dass der Effekt der Anzahl Merkreize nicht für alle Ähnlichkeitsstufen gleich ausgeprägt war. Vielmehr erbrachte post-hoc Vergleiche (alle $p < .05$, Bonferroni-korrigiert), dass die Wiedererkennungsgenauigkeit bei drei zu merkenden Farben für ähnliche (1 Merkreiz $83.2\% \pm 2.8$; 3 Merkreize $62.6\% \pm 3.0$) und übereinstimmende (1 Merkreiz $94.1\% \pm 1.4$; 3 Merkreize $78.1\% \pm 2.6$) Testreize stärker abfiel als für unähnliche Testreize (1 Merkreiz $99.1\% \pm 0.4$; 3 Merkreize $97.0\% \pm 0.1$). Ebenfalls stiegen von niedriger zu hoher Anzahl Merkreize die Reaktionszeiten für übereinstimmende (1 Merkreiz $781 \text{ ms} \pm 42$; 3 Merkreize $934 \text{ ms} \pm 43$) und ähnliche Testreize (1 Merkreiz $909 \text{ ms} \pm 46$; 3 Merkreize $1076 \text{ ms} \pm 55$) in stärkerem Maße als für unähnliche Testreize (1 Merkreiz $800 \text{ ms} \pm 48$; 3 Merkreize $860 \text{ ms} \pm 37$).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass wie erwartet sowohl eine erhöhte Anzahl zu merkender Reize als auch eine größere Merk-Testreiz-Ähnlichkeit zu verlängerten Reaktionszeiten und abnehmender Wiedererkennungsgenauigkeit führten. Zudem interagierten beide Faktoren in der Form, dass ein ausgeprägter Effekt der Anzahl Merkreize für übereinstimmende und ähnliche Testreize zu verzeichnen war, während bei unähnlichen Testreizen ein klar verminderter Einfluss der Anzahl Merkreize vorlag.

2.3.2 fMRT-Daten

2.3.2.1 Effekte der Anzahl Merkreize

Wie erwartet reproduzierte der Vergleich einer hohen versus niedrigen Anzahl zu merkender Reize das wohlbekannt verteilte Aktivierungsmuster in frontoparietalen Regionen (Abb. 3a). Aufgrund der feststehenden Abfolge der Phasen der delayed-match-to-sample-Aufgabe und der zeitlich ausgedehnten BOLD-Antwort können diese Aktivierungen jedoch nicht sicher der Wiedererkennung zugeschrieben werden. Stattdessen könnten sie ebenso der Behaltensphase entstammen oder aus präparatorischen Prozessen resultieren, die kurz vor dem erwarteten Zeitpunkt der Testreizpräsentation stattfinden. Um dieses Problem anzugehen, wurden Durchgänge, in denen keine Wiedererkennung stattfand, die jedoch bis zum Einsetzen des Testreizes identisch mit den anderen Durchgängen waren, in das Paradigma eingeschlossen. Diese sollten folglich als Maß dafür gelten, ob beobachtete Aktivierungen, die von der Anzahl zu merkender Reize abhängen, tatsächlich der Wiedererkennung zugeschrieben werden können. Wenn die Anzahl Merkreize Hirnaktivierungen in Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung gleichermaßen beeinflussten (Konjunktionsanalyse, FDR-korrigiert, $p < .05$) und sich zudem die Aktivierungen mit und ohne Wiedererkennung selbst auf einer extrem liberalen Schwelle von $p < .1$ (unkorrigiert für multiple Vergleiche) nicht unterschieden, wären sie als höchstwahrscheinlich nicht systematisch mit der Wiedererkennung in Beziehung stehend zu betrachten. Die Anwendung dieser Tests erbrachte Aktivierungen in bilateralen posterior parietalen Arealen entlang des posterioren Anteils des intraparietalen Sulcus, in superioren parietalen Regionen, am Übergang des präzentralen und des superioren frontalen Sulcus (mutmaßlich den menschlichen frontalen Augenfeldern, „frontal eye fields“, FEF), sowie im rechten anterioren mittleren frontalen Gyrus. In Abb. 3 sind diese Aktivierungen violett dargestellt. Abb. 4 (erste Zeile, linke und mittlere Abbildung) zeigt

beispielhaft die Aktivierungszeitverläufe in den rechten FEF und dem rechten posterioren IPS; dort ist klar erkennbar, dass in Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung ähnliche Aktivierungsstärken und -verläufe vorliegen. Die vollständige Liste der Koordinaten corticaler Aktivierungsfoki kann Tabelle 1 entnommen werden, subcorticaler Foki finden sich in Anhang A (Tabelle A-2).

Tabelle 1. Corticale Effekte der Anzahl Merkreize

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
<i>Konjunktionsanalyse: Anzahl Merkreize in Durchgängen mit UND ohne Wiedererkennung</i>			
Anteriore Insula (AINS)	L	-44, 14, 1	3.95
	L	-34, 14, -2	3.46
	R	42, 20, -2	5.2
	R	36, 16, -11	4.78
	R	32, 22, 3	3.96
Anteriorer cingulärer Cortex (ACC)	R	6, 20, 40	6.28
	R	9, 33, 25	5.17
	R	2, 11, 48	4.87
Mittlerer frontaler Gyrus (MFG)	R	38, 44, 18	5.03
	R	36, 50, 6	4.74
	R	38, 36, 22	4.49
Frontale Augenfelder (FEF)	L	-33, -1, 51	6.28
	L	-24, -1, 42	4.58
	L	-34, -3, 37	4.58
	R	32, -3, 45	6.58
	R	28, 0, 52	6.14

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
	R	27, 2, 39	4.89
Intraparietaler Sulcus (IPS)	L	-22, -63, 58	>8
	L	-21, -69, 37	>8
	L	-32, -60, 54	>8
	R	18, -64, 56	>8
	R	26, -57, 48	7.72
	R	24, -57, 60	7.28
Präcuneus (PCN)	L	-8, -63, 21	3.46
	L	-15, -60, 19	3.39
	R	3, -60, 16	3.64
Inferiorer temporaler Gyrus (ITG)	L	-42, -64, -9	3.9
	L	-36, -58, -8	3.16
	L	-51, -66, -8	2.86
<i>Konjunktionsanalyse: (Anzahl Merkreize in Durchgängen mit Wiedererkennung)</i>			
<i>UND (Durchgänge mit Wiedererkennung ≠ ohne Wiedererkennung)</i>			
Anteriore Insula (AINS)	R	33, 21, -5	>8
Anteriore Insula / inferiorer frontaler Gyrus (AINS / IFG)	L	-48, 27, -3	3.57
	L	-45, 27, -14	3.55
	L	-36, 32, -15	2.88
	L	-28, 20, -0	6.85
	L	-48, 3, 34	6.82
	L	-46, 3, 24	6.19
	L	-48, 27, -3	3.57
	L	-45, 27, -14	3.55
	Inferiorer frontaler Gyrus (IFG)	R	57, 8, 21
R		57, 14, 15	3.23
R		58, 6, 10	3.17

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
Anteriorer cingulärer Cortex (ACC)	L	-4, 9, 45	7.65
	R	3, 24, 39	>8
	R	2, 15, 46	7.8
Medialer frontaler Cortex (MFC)	L	-8, 45, -14	5.71
	R	0, 54, -9	6.81
	R	6, 51, -14	6.4
Cingulärer Gyrus	L	-2, -16, 40	4.19
	L	-6, -24, 39	3.09
	L	-3, -30, 46	3.01
Mittlerer frontaler Gyrus (MFG)	R	40, 32, 21	4.43
Inferiorer frontaler Gyrus (IFG)	R	57, 32, 4	4.3
Frontale Augenfelder (FEF)	L	-32, -4, 52	>8
	L	-15, -1, 48	2.69
Frontale Augenfelder (FEF)	R	34, -4, 54	5.84
	R	26, -3, 63	2.79
Superiorer frontaler Sulcus (SFS) / mittlerer frontaler Gyrus (MFG)	L	-22, 27, 39	5.93
	L	-21, 35, 34	4.16
	L	-30, 18, 42	3.15
	R	26, 30, 39	5.87
	R	26, 30, 30	3.75
	R	20, 26, 46	2.83
Posteriorer cingulärer Cortex / Präcuneus (PCC / PCN)	L	-3, -40, 37	5.72
	R	12, -46, 34	5.11
	R	6, -51, 37	4.73
Temporoparietale Junction (TPJ)	L	-38, -40, 39	>8
	L	-38, -51, 54	7.09

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
	L	-36, -52, 42	7.04
	L	-58, -30, 18	3.48
	R	36, -51, 37	6.06
	R	44, -33, 37	4.14
	R	46, -37, 43	3.91
Temporoparietale Junction / mittlerer temporaler Gyrus (TPJ / MTG)	L	-44, -73, 31	6.09
	L	-52, -64, 22	5.35
	L	-45, -55, 22	5.05
	L	-54, -37, 19	2.86
	R	52, -55, 21	5.88
	R	56, -61, 25	5.71
	R	56, -57, 12	5.66
Mittlerer temporaler Gyrus (MTG)	L	-56, -9, -17	4.57
	L	-60, -13, -26	4.09
	L	-52, 0, -26	3.78
	R	58, -15, -26	4.83
	R	57, -15, -15	4.31
Inferiorer temporaler Gyrus (ITG)	L	-51, -61, -9	4.13
	L	-48, -70, -8	2.98
Insula	R	39, 3, 7	3.37
	R	48, 0, 7	3.02
Mittlerer occipitaler Gyrus	L	-32, -82, 16	3.88
	L	-34, -82, 25	3.01
	L	-40, -82, 12	2.93
Superiorer occipitaler Gyrus	L	-20, -96, 21	4.5
	L	-24, -90, 10	3.3
	L	-9, -90, 33	3.18

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
	R	27, -73, 34	5.09
	R	24, -69, 42	4.58
	R	30, -75, 24	4.46
	R	20, -91, 25	4.59
Cuneus	R	32, -60, 4	4.29
	R	24, -72, 6	3.47
	R	28, -51, 0	2.8
<i>Interaktion Anzahl Merkreize × Notwendigkeit der Wiedererkennung</i>			
Inferiorer frontaler Gyrus (IFG)	L	-54, 26, -2	4.59
	L	-54, 21, 6	3.63
	R	52, 30, -5	4.27
	R	45, 34, -3	3.55
	R	52, 38, -2	3.31
Mittlerer frontaler Gyrus / Superiorer frontaler Sulcus (MFG / SFS)	R	39, 24, 37	4.3
	R	36, 30, 33	3.86
	R	39, 15, 45	3.63
Medialer frontaler Cortex (MFC)	L	-10, 50, 18	4.85
	L	-3, 48, 24	3.91
	R	9, 47, 31	4.41
	R	21, 52, 18	4.48
	R	10, 60, 12	4.2
Temporoparietale Junction (TPJ)	L	-54, -46, 34	4.78

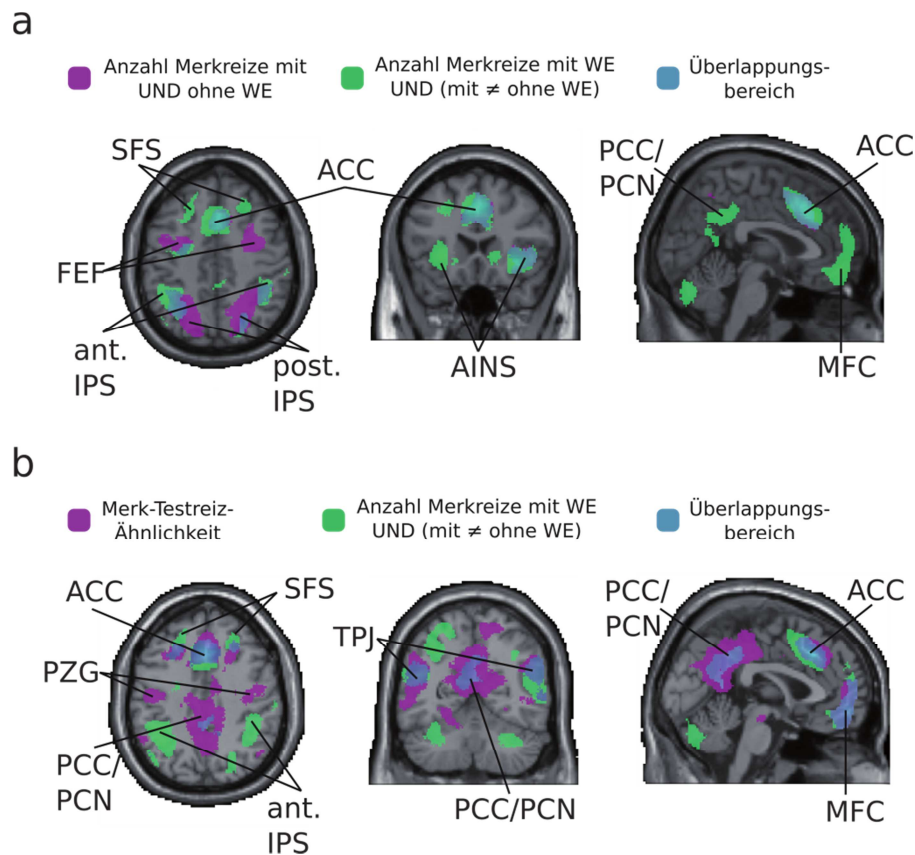


Abbildung 3. Hirnaktivierung in Abhängigkeit von der Anzahl Merkreize und der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. (a) Auf Enkodierung / Aufrechterhaltung, nicht aber auf die Wiedererkennung (WE) zurückzuführende Aktivierungen. Violett: Abgebildet ist die Konjunktion der Effekte der Anzahl Merkreize in Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung, FDR-korrigiert ($p < .05$); Grün: Abgebildet ist die Konjunktion zwischen dem Effekte der Anzahl Merkreize in Durchgängen mit Wiedererkennung und dem Vergleich von Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung, FDR-korrigiert ($p < .05$). Überlappungen sind türkis dargestellt. (b) Auf die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit bezogene Aktivierungen. Violett: abgebildet ist der Haupteffekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit, FDR-korrigiert ($p < .05$). Grün: Zum Vergleich wiederum von der Anzahl Merkreize abhängige Aktivierungen, die mit der Wiedererkennung in Beziehung stehen. Türkis: Überlappungsbereiche. WE = Wiedererkennung.

Diese Ergebnisse zeigen, dass die Aktivierungen in Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung gleichermaßen ausgeprägt waren und sprechen klar gegen eine starke Beteiligung des posterioren IPS und der FEF an der Wiedererkennung – in deutlichem Gegensatz zu deren hervorstechender Rolle während der Gedächtniskodierung und dem Behalten von Arbeitsgedächtnisinhalten.

Aber sind andere Regionen, die auf eine Erhöhung der Anzahl zu merkender Reize reagieren, an der Wiedererkennung beteiligt? Als Minimalvoraussetzung hierfür sollte ein Effekt der Anzahl zu merkender Reize zumindest dann vorliegen, wenn eine Wiedererkennung gefordert war. Zudem sollte die Aktivierung in Durchgängen mit Wiedererkennung stärker sein als in Durchgängen, in denen keine Wiedererkennung erforderlich war. Die Konjunktion dieser beiden Effekte erbrachte weit verteilte Aktivierungen in frontalen, parietalen und temporalen Cortexarealen (siehe Abb. 3a, grün). Die kompletten Aktivierungskordinaten sind in Tabelle 1 aufgelistet (subcorticale Aktivierungen finden sich wiederum in Anhang A, Tabelle A-2).

Um dieses weit verteilte Muster in potentielle funktionelle Komponenten zu unterteilen, wurden die Aktivierungen in zwei Subgruppen kategorisiert: Bei der Exploration der Daten fiel auf, dass einige Aktivierungen zusätzlich zu den beschriebenen Effekten einen Effekt der Anzahl Merkreize in Durchgängen ohne Wiedererkennung zeigten ($p < .001$, unkorrigiert für multiple Vergleiche), während bei allen anderen kein Anzeichen für einen solchen Effekt der Anzahl Merkreize erkennbar war ($p \geq .1$, unkorrigiert für multiple Vergleiche). Ein Effekt der Anzahl Merkreize in Durchgängen ohne Wiedererkennung könnte der Enkodierungs- oder Behaltensphase entstammen. Im Gegensatz dazu wäre ein Effekt der Anzahl Merkreize, der nur vorliegt, wenn eine Wiedererkennung gefordert ist, viel wahrscheinlicher der Wiedererkennung zuzuschreiben, weniger der Enkodierung oder der Behaltensphase.

Eine erste Gruppe von Regionen wies also einen Haupteffekt der Anzahl Merkreize auf, eine stärkere Aktivierung, wenn eine Wiedererkennung gefordert war und zusätzlich aber auch einen Effekt der Anzahl Merkreize, wenn keine Wiedererkennung notwendig war ($p < .001$, unkorrigiert für multiple Vergleiche). Diese Gruppe umfasste bilateral primär anteriore Anteile des IPS und die FEF, den anterioren cingulären Cortex (ACC) bzw. das prä-supplementäre motorische Areal (pSMA), die rechte anteriore insula (AINS) und den linken inferioren frontalen Gyrus (IFG). Abb. 4 illustriert dieses Aktivierungsmuster im linken anterioren IPS (erste Zeile, rechte Abbildung) sowie in der rechten AINS und dem ACC (zweite Zeile, linke und mittlere Abbildung). Es fällt auf, dass die Effekte in anterioren Abschnitten von IPS und FEF offensichtlich in Gegensatz zu den zuvor berichteten abrufunabhängigen Aktivierungen in posterioren Abschnitten des IPS stehen (Abb. 4; erste Zeile, mittlere Abbildung). Dies verweist auf eine mögliche funktionelle Differenzierung des IPS, dessen anteriore Anteile an der Wiedererkennung beteiligt scheinen.

Zweitens zeigten einige andere Regionen Effekte der Anzahl Merkreize nur dann, wenn eine Wiedererkennung gefordert war (ohne Wiedererkennung dagegen $p \geq .1$, unkorrigiert für multiple Vergleiche). Diese umfassten bilateral den temporoparietalen Übergang („temporoparietal junction“, TPJ), PCC/PCN, den peri- und subgenual medialen frontal Cortex (MFC), den superioren frontalen Sulcus (SFS), die inferioren und mittleren temporalen Gyri (ITG, MTG). All diese wiesen bei hoher Anzahl Merkreize stärker *negative* BOLD-Antworten auf. Abb. 4 (dritte Zeile) stellt dieses Muster in drei beispielhaften Regionen graphisch dar (linker SFS, rechte TPJ, PCC/PCN).

Der überzeugendste Nachweis einer Rolle für die Wiedererkennung läge in dem Vorliegen einer signifikanten Interaktion zwischen der Anzahl Merkreize und der Notwendigkeit einer Wiedererkennung in der Form, dass ein Effekt der Anzahl Merkreize

signifikant größer ausfiel, wenn eine Wiedererkennung notwendig war. Die Anzahl der gemerkten und mit dem Testreiz zu vergleichenden Reize wäre dann selektiv in Durchgängen relevant, die aufgrund der geforderten Wiedererkennung auch tatsächlich den Abgleich der Reize erforderten. Die Analyse besagter Interaktion erbrachte dieses Antwortmuster in TPJ, PCC/PCN, MFC, SFS und MTG, was klar auf eine Beteiligung an der Wiedererkennung hinweist. Abb. 4 (dritte Zeile) visualisiert das Muster im linken SFS, dem rechten TPJ und im PCC/PCN. Die vollständige Liste der Koordinaten findet sich in Tabelle 1, subcorticale Aktivierungen sind wiederum in Anhang A, Tabelle A-2 ausgelagert.

Zusammenfassend ergaben sich insbesondere in posterioren Anteilen des IPS und den FEF, die in einer Vielzahl von Studien zur Anzahl Merkreize berichtet wurden, gleichermaßen Aktivierungen in Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung, was folglich keine Beteiligung an der Wiedererkennung nahe legt. Jedoch zeigten einige Anteile des IPS und der FEF, wie auch die AINS, der ACC/PSMA und der IFG stärkere Aktivierungen, wenn eine Wiedererkennung gefordert war, wenngleich der Effekt der Anzahl Merkreize mit und ohne Wiedererkennung gleichermaßen ausgeprägt war. Im Gegensatz hierzu ergaben sich am TPJ, dem PCC/PCN, dem MFC und dem SFS stärker negative BOLD-Antworten unter hoher Anzahl Merkreize und dieser Effekt der Anzahl Merkreize war signifikant stärker, wenn eine Wiedererkennung gefordert war.

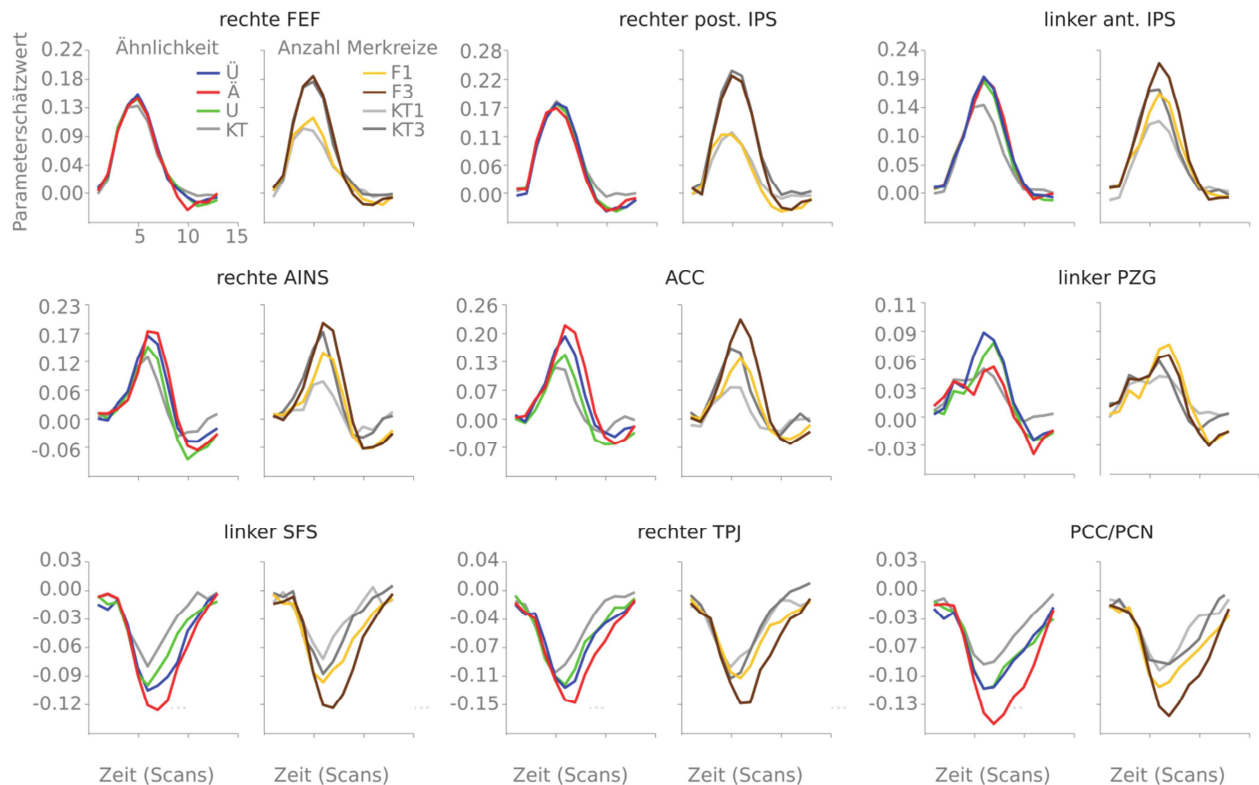


Abbildung 4. Zeitverläufe der Aktivierung in ausgewählten Hirnregionen. Für jede Region zeigt die jeweils linke Verlaufsabbildung die BOLD-Antworten auf übereinstimmende (Ü), ähnliche (Ä) und unähnliche (U) Testreize sowie auf Durchgänge ohne Wiedererkennung („kein Test“, KT), gemittelt über die Anzahl zu merkender Reize. Die jeweils rechte Abbildung zeigt die BOLD-Antworten für Durchgänge mit Wiedererkennung, bei denen eine Farbe (F1) und drei Farben (F3) zu merken waren, gemittelt über die unterschiedlichen Merk-Testreiz-Ähnlichkeitsstufen, sowie für Durchgänge ohne Wiedererkennung (Kein Test, KT). (erste Zeile) Die rechten FEF und der rechte posteriore IPS zeigten in Durchgängen mit und ohne Wiedererkennung ähnlichen Antworten und scheinen daher nicht mit der Wiedererkennung assoziiert. Der linke anteriore IPS reagierte auf die Notwendigkeit einer Wiedererkennung, jedoch unabhängig von den spezifischen Wiedererkennungsanforderungen; (zweite Zeile) Die Aktivität der rechten AINS und des ACC wurden sowohl durch die Anzahl zu merkender Reize als auch durch die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit beeinflusst, mit einer Sortierung der Antwortstärke entsprechend der Aufgabenschwierigkeit (nicht spezifisch für die Wiedererkennung); die Aktivität des linken PZG legt eine effektorspezifische Komponente der Entscheidungsfindung während der Wiedererkennung nahe; (dritte Zeile) Der linke SFS, der rechte TPJ und der PCC/PCN zeigten negative BOLD-Antworten, die entsprechend der Wiedererkennungsschwierigkeit

gestaffelt ausfielen. Hingegen zeigte sich dort kein Effekt der Anzahl Merkreize, wenn keine Wiedererkennung stattfinden musste.

2.3.2.2 Effekte der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit

Wiedererkennungsbezogene Aktivierungen, die durch Variation der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit ausgelöst wurden, konnten direkter ermittelt werden: Da Durchgänge mit übereinstimmenden, ähnlichen und unähnlichen Testreizen bis zur Präsentation des Testreizes identisch waren und alle eine Wiedererkennung forderten, sind alle Aktivierungen, die sich aus dem Haupteffekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit ergeben, als wiedererkennungsbezogen aufzufassen. Abb. 3b zeigt diese Regionen in violett. In Tabelle 2 findet sich eine vollständige Liste der Koordinaten (subcorticale Aktivierungen sind wiederum in Anhang A zu finden, Tabelle A-2).

Tabelle 2. Corticale Effekte der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
Anteriore Insula / inferiorer frontaler Gyrus (AINS / IFG)	L	-30, 21, -6	>8
	L	-39, 17, 4	5.92
	L	-38, 27, 18	4.81
	R	32, 26, -5	>8
	R	42, 32, 15	7.01
	R	42, 24, 12	4.84
Anteriorer cingulärer Cortex / medialer frontaler Cortex (ACC / MFC)	L	-8, 23, 39	7.53

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
	R	6, 24, 40	>8
	R	8, 54, -8	7.21
Inferiorer frontaler Gyrus (IFG)	L	-38, 39, 3	4.3
	L	-39, 32-20	4.06
Superiorer frontaler Sulcus / mittlerer frontaler Gyrus (SFS / MFG)	R	20, 17, 45	5.32
	R	16, 44, 33	5.14
	R	28, 29, 37	4.9
Posteriorer cingulärer Cortex / Präcuneus (PCC / PCN)	L	-4, -40, 37	6.72
	L	4, -49, 31	6.46
Temporoparietale Junction (TPJ)	L	-56, -45, 31	5.36
	R	50, -63, 27	6.4
Präzentraler Gyrus (PZG)	L	-42, -13, 40	5.78
	R	36, -12, 33	5.3
Inferiorer / mittlerer temporaler Gyrus (ITG / MTG)	L	-60, -16, -27	6.34
	L	-51, -63, 12	6.11
	L	-26, -19, -21	5.96
Cuneus	L	-16, -91, 24	4.73
	L	-22, -84, 25	3.32
	L	-30, -88, 24	3.2
Lingualer Gyrus	R	21, -73, -8	3.64
	R	20, -66, -11	3.57
	R	12, -67, -5	3.41

Auf Grundlage der Reihung der Aktivierungsstärken, die durch den Typ des Testreizes (übereinstimmend, ähnlich, unähnlich) ausgelöst wurde, wurde wiederum eine Gruppierung in funktionell unterscheidbare Aktivierungen vorgenommen.

Ein erstes Set von Regionen war dadurch gekennzeichnet, dass die Aktivierung die graduelle Reihung der Schwierigkeit der Testreizevaluation widerspiegelte. Genauer gesagt zeigten sich (überwiegend bilateral) im TPJ, PCC/PCN, MFC, SFS, AINS, ACC/PSMA, ITG/MTG und im linken dorsolateralen präfrontalen Cortex (DLPFC) die stärksten (De-)Aktivierungen bei Testreizen, die zu einem Merkreiz ähnlich waren, gefolgt von übereinstimmenden Testreizen. Unähnliche Testreize zeigten die geringsten (De-)Aktivierungen. Abb. 4 illustriert dieses Aktivitätsmuster für die rechte AINS und den ACC (zweite Zeile, linke und mittlere Abbildung) und für den linken SFS, den rechten TPJ und den PCC/PCN (dritte Zeile). Separate post-hoc F-Tests, in die nur übereinstimmende und ähnliche bzw. übereinstimmende und unähnliche Testreize eingingen, zeigten, dass alle F-Werte in diesen Regionen für den Vergleich von übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen signifikant waren. Für den Vergleich von übereinstimmenden und unähnlichen Testreizen wurde statistische Signifikanz ($p < .05$, FDR-korrigiert) nur in der AINS und im ACC/PMSA erreicht, während in den anderen Regionen bestenfalls eine Tendenz ($p < .001$, unkorrigiert für multiple Vergleiche) ersichtlich war.

Diese Regionen überlappten beträchtlich mit den oben berichteten wiedererkennungbezogenen Aktivierungen in Reaktion auf eine steigende Anzahl zu merkender Reize. Abbildung 3b illustriert dies, überlappende Regionen sind dort türkis dargestellt.

Zusätzlich zu diesen überlappenden Regionen wurde die Aktivität des bilateralen para-/hippocampalen Cortex nur durch die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit signifikant moduliert. Post-hoc test zeigten wiederum signifikante Differenzen zwischen

übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen ($p < .05$, FDR-korrigiert), jedoch nur eine auf niedrigerem Niveau nachweisbare Differenzierung zwischen übereinstimmenden und unähnlichen Testreizen ($p < .001$, unkorrigiert für multiple Vergleiche).

Ein zweites, deutlich kleineres Set von Regionen wies stärkere Aktivierungen auf übereinstimmende und unähnliche gegenüber ähnlichen Testreizen auf und unterschied sich somit klar vom vorgenannten schwierighkeitsbezogenen Aktivierungsmuster. Es umfasste bilateral den präzentralen Gyrus (PZG), den posterioren MTG, den anterioren SPL und das Putamen (alle post-hoc Tests signifikant auf $p < .05$, FDR-korrigiert).

Abbildung 4 zeigt beispielhaft das Aktivierungsmuster im linken PZG (zweite Zeile, rechte Abbildung).

Interaktionseffekte zwischen Anzahl Merkreize und Merk-Zielreiz-Ähnlichkeit

Die Analyse der Interaktion zwischen der Anzahl Merkreize und Merk-Testreiz-Ähnlichkeit ergab keinerlei signifikante Effekte.

Zusammenfassung der fMRT-Ergebnisse

Die Ergebnisse lassen sich in vier unterscheidbare Aktivierungsmuster einteilen, die mit der Wiedererkennung in Verbindung zu stehen scheinen:

1. Teile des IPS und der FEF waren an der Wiedererkennung beteiligt, zeigten jedenfalls höhere Aktivität, wenn eine Wiedererkennung erforderlich war als wenn nicht. Jedoch erwiesen sich diese Regionen als nicht sensitiv gegenüber den genauen Wiedererkennungsanforderungen, die mittels der Variation der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit ausgelöst wurden.

2. Die AINS, der ACC, Teile des DLPFC und des IFG wurden sowohl durch die Anzahl Merkreize als auch die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit beeinflusst und wiesen eine höhere positive BOLD-Antwort auf, je schwieriger die Aufgabe war.

3. Ein ähnliches, schwierigkeitsbezogenes Antwortmuster wurde in PCC, TPJ, MFC und SFC gefunden, jedoch im Bereich negativer BOLD-Antworten und ohne einen begleitenden Effekt der Anzahl Merkreize in Durchgängen, die keine Wiedererkennung erforderten. Diese Aktivierungen schienen also auf Erfordernisse der Wiedererkennung begrenzt.

4. Der PZG, der posteriore MTG, der anteriore SPL und das Putamen reagierten mit stärker positiven BOLD-Antworten auf zu einem Merkreiz übereinstimmende und zu allen Merkreizen unähnliche Testreize als auf zu einem Merkreiz ähnliche Testreize.

2.4 Diskussion

Das Arbeitsgedächtnis ermöglicht die Enkodierung, Aufrechterhaltung und Nutzung mentaler Repräsentationen. Vorige Bildgebungsstudien waren primär auf die Enkodierung und Aufrechterhaltung ausgerichtet und haben die herausragende Rolle aufmerksamkeitsassoziierten Regionen in frontalen und parietalen Arealen herausgearbeitet. Eine vorige Studie hatte bereits Nachweise präsentiert, dass die Wiedererkennung verbaler Arbeitsgedächtnisinhalte global betrachtet durch andere Hirnregionen bewerkstelligt wird als Enkodierung und Aufrechterhaltung (Zarahn et al., 2006). Die vorliegende Studie war jedoch die erste, die eine detailliertere Charakterisierung der neuronalen Korrelate der Wiedererkennung aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis versuchte. In Übereinstimmung mit der Auffassung, dass die aktive Aufrechterhaltung sich attentionalen Mechanismen bedient, während die Wiedererkennung

sich stark auf Gedächtnismechanismen stützt (McElree, 2006; Oberauer, 2002), wurden klar unterscheidbare Aktivierungsprofile zwischen unterschiedlichen Regionen identifiziert, die unterschiedliche Rollen in der Wiedererkennung nahe legen.

Bildgebende Studien haben konsistent verstärkte Aktivierung eines frontoparietalen Arbeitsgedächtnisnetzwerks (Linden, 2007) berichtet, das den DLPFC, den ACC, die FEF und den IPS umfasst. Einige Untersuchungen zur Kapazitätsgrenze des Arbeitsgedächtnisses haben dem dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerk (Corbetta und Shulman, 2002) eine dominante Rolle zugeschrieben, insbesondere dem IPS, da dessen Aktivität die individuelle Gedächtniskapazität widerspiegelt (Mitchell und Cusack, 2008; Todd und Marois, 2004; Xu und Chun, 2006). Diese Ergebnisse stützten die Annahme, dass die Anzahl der Inhalte, die im Arbeitsgedächtnis aktiv gehalten werden können, durch attentionale Prozesse begrenzt ist (Awh, Vogel und Oh, 2006; Gazzaley und Nobre, 2012; Ikkai und Curtis, 2011; Linden, 2007; Postle, 2006; Todd und Marois, 2004).

Das in der vorliegenden Studie gefundene, mit der Anzahl Merkreize assoziierte Aktivierungsmuster in frontoparietalen Regionen überlappte weitestgehend mit vorhergehenden Beobachtungen. Interessanterweise schienen diese Aktivierungen jedoch in weiten Bereichen unabhängig davon, ob eine Wiedererkennung erforderlich war oder nicht. Insbesondere der posteriore Anteil des IPS und die FEF differenzierten nicht wahrnehmbar zwischen Durchgängen, in denen ein Testreiz präsentiert wurde und solchen ohne Wiedererkennung. Nur im anterioren IPS und einem Teil der FEF wurde eine erhöhte Aktivität bei erforderlicher Wiedererkennung beobachtet. Da Durchgänge mit und ohne Wiedererkennung bis zum Ende der Behaltensphase identisch waren und sich ausschließlich in den Wiedererkennungserfordernissen unterschieden, können diese Ergebnisse eindeutig der Wiedererkennungsphase zugeschrieben werden. Sie zeigen folglich, dass zumindest Teile von IPS und FEF an der Wiedererkennung beteiligt waren.

Die in der aktuellen Studie beobachteten Koordinaten der Aktivierungsmaxima im *posterioren* IPS lagen nahe an den in einigen prominenten Studien zu den Kapazitätsgrenzen gefundenen Aktivierungsfoki (aktuelle Studie, in den Talairachraum transformierte Koordinaten: $x = -22/+18$, $y = -58/-60$, $z = 57/54$; frühere Studien: Todd und Marois, 2004; $x = -22/+23$, $y = -65/-59$, $z = +42/+45$; Xu und Chun, 2006; $x = -21/+23$, $y = -66/-52$, $z = +42/+45$). Die Koordinaten anderer Studien wiederum lagen näher am *anterioren*, mutmaßlich an der Wiedererkennung beteiligten Fokus im IPS (aktuelle Studie, in den Talairachraum transformierte Koordinaten: $x = -39/36$, $y = -40/-48$, $z = 39/37$; frühere Studien: Linden et al., 2003; $x = -36/33$, $y = -47/-46$, $z = 41/42$; Mitchell und Cusack, 2008; $x = -40$, $y = -37$, $z = 46$). Die enge Korrespondenz zwischen den Koordinaten unterstützt klar die Annahme, dass die hier gefundenen Ergebnisse sich auf die gleichen Regionen beziehen wie frühere Studien. Die Beobachtung, dass ausschließlich der anteriore IPS zur Wiedererkennung beiträgt, impliziert eine neue funktionelle Fraktionierung.

Bemerkenswert scheint, dass weder der posteriore noch der anteriore IPS oder die FEF zwischen mit einem Merkreiz übereinstimmenden, zu einem Merkreiz ähnlichen und zu allen Merkreizen unähnlichen Testreizen differenzierte. Dieser Befund ist mit der Vorstellung vereinbar, dass IPS und FEF primär attentionale Beiträge zum Arbeitsgedächtnis liefern (Awh et al., 2006; Bledowski et al., 2009; Gazzaley und Nobre, 2012; Ikkai und Curtis, 2011; Linden, 2007; Mayer et al., 2007; Mitchell und Cusack, 2008; Postle, 2006), jedoch die Informationen, die aktiv gehalten werden, nicht selbst kodieren (Emrich et al., 2013; Lewis-Peacock et al., 2012). Folglich könnten wiedererkennungsbezogene Aktivierungen von IPS und FEF eher die Fortsetzung behaltensbezogener Aktivität abbilden und auf diesem Wege zur Wiedererkennung beitragen, als dass sie tatsächlich den für die Wiedererkennung zentralen Abgleich zwischen sensorischen und gedächtnismäßigen Repräsentationen bewerkstelligen.

Alternativ könnte im Sinne von Cowans Vorstellung, dass der Abruf eine Repräsentation in den Fokus der Aufmerksamkeit befördert, die stärkere Aktivierung bei notwendiger Wiedererkennung auf dem Prozess der attentionalen Fokussierung basieren. Dies wäre auch vereinbar mit der Beobachtung, dass in diesen Regionen kein Effekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit zu verzeichnen war: Zwar müssten zum Abgleich zwischen Merk- und Testreizen diese in den Fokus der Aufmerksamkeit gerückt werden, jedoch unabhängig davon, wie präzise der Abgleich erfolgen muss.

Der Abgleichsprozess, der die Grundlage für die Wiedererkennung bilden soll, wird konzeptuell als Prozess der Akkumulation von Evidenz betrachtet, der zur Ermittlung der kategorischen Entscheidung führt, dass der Testreiz mit einem der gemerkten Reize übereinstimmt oder nicht (Ratcliff, 1978). Interessanterweise wird die gleiche Modellklasse, die Diffusionsmodelle, auch von vielen Untersuchungen der perzeptuellen Entscheidungsfindung verwendet (z.B. Philiastides, Ratcliff und Sajda, 2006; Ratcliff, Philiastides und Sajda, 2009). In diesem Bereich gründen sich die Entscheidungen nicht auf einem Vergleich zwischen Merk- und Testreiz, sondern dem Grad der Übereinstimmung zwischen einem sensorischen Reiz und einer mentalen Mustervorstellung der Zielreizkategorie wie z.B. Gesichtern. Sehr ähnlich der Evidenzakkumulation und der Nutzung dieser für die Berechnung der korrekten Entscheidung geht eine weitere Modellgruppe, die „summed similarity“-Modelle (Nosofsky, 1986), davon aus, dass der Abgleich sich als Prozess der Summation der Ähnlichkeitswerte aller Merkreize zum Testreiz vollzieht und dann eine Entscheidung gefunden wird, indem die summierten Ähnlichkeitswerte mit einem Kriteriumsniveau verglichen werden, das mindestens erreicht werden muss, um zum Schluss zu gelangen, dass der Testreiz mit einem der Merkreize übereinstimmt. In einer magnetoenzephalographischen (MEG) Studie (Studie 2, Kapitel 3) wurde das gleiche Paradigma wie in der vorliegenden Studie verwendet, jedoch ohne Durchgänge, in denen

keine Wiedererkennung stattfand (Bledowski, Kaiser, Wibrat, Yildiz-Erzberger und Rahm, 2012). Mittels der hohen zeitlichen Auflösung des MEG-Signals konnte nachgewiesen werden, dass ereigniskorrelierte Antworten an linksseitigen frontalen Sensoren eine graduelle Repräsentation der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit abbildeten (übereinstimmende > ähnliche > unähnliche Testreize), während zu späteren Zeitpunkten an rechts frontalen Sensoren die kategorielle Entscheidung (übereinstimmende > [ähnliche = unähnliche] Testreize) erkennbar war. Für die Untersuchung mit fMRT könnte man ebenfalls eine graduelle Variation der Antwortstärke in Abhängigkeit von der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit vermuten. Im Gegensatz zur vorliegenden Studie wurden stärkere BOLD-Antworten für übereinstimmende im Vergleich zu eher unähnlichen Testreizen tatsächlich auch in einer früheren Studie von Rahm et al. (2006) in der anterioren Insula und dem lateralen Präfrontalcortex beobachtet. Jedoch kann in Einklang mit behavioralen Untersuchungen erwartet werden, dass der Abgleichsprozess für ähnliche Testreize langsamer verläuft als für übereinstimmende; gleiches gilt für den Vergleich von drei versus einer zu merkenden Farbe. Da die BOLD-Antwort neuronale Aktivität über die Zeit integriert und zusätzlich sowohl die präparatorische als auch die (Re-)Allokation von Verarbeitungsressourcen widerspiegeln mag, könnte jedoch alternativ vermutet werden, dass diejenigen Bedingungen die höchsten BOLD-Antworten zeigen, welche die meiste Zeit und Ressourcen benötigen. Im Fall der vorliegenden Studie wären dies zu einem Merkreiz ähnliche Testreize. In Übereinstimmung mit dieser Alternativerklärung reagierten ACC/pSMA, AINS und IFG, TPJ, PCC/PCN und SFC stark auf die Wiedererkennungsanforderungen, die durch die Variation der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit hervorgerufen wurden. Hierbei ergab sich eine Reihung der Aktivierungsstärken entsprechend der Schwierigkeit (ähnliche > übereinstimmende > unähnliche Testreize). Diese Regionen überlappten weitgehend mit denjenigen, die Heekeren et al. (2004, 2006) im Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung berichtet haben, was als deskriptive

Unterstützung für die konzeptuelle Ähnlichkeit der Abgleichs- und Entscheidungsprozesse im perzeptuellen und im Arbeitsgedächtnisbereich gesehen werden kann.

ACC/pSMA, AINS und IFG zeigten positive BOLD-Antworten und wiesen Effekte der Anzahl Merkreize sowohl in Durchgängen, die eine Wiedererkennung erforderten, als auch, wenn dies nicht der Fall war, auf, wobei stärkere Aktivierungen bei notwendiger Wiedererkennung gefunden wurden. Einige fMRT-Studien zur perzeptuellen Entscheidungsfindung haben ein schwierigkeitsbezogenes Aktivitätsprofil in diesen Regionen aufgezeigt (Grinband, Hirsch und Ferrera, 2006; Philiastides et al., 2006). Entsprechend wird im Übersichtsartikel von Heekeren et al. (2008) davon ausgegangen, dass ACC/pSMA, AINS und IFG in der Auseinandersetzung mit uneindeutigen Reizen das Vorliegen von Unsicherheit signalisieren, um zusätzliche Ressourcen zu aktivieren. Jedoch legten andere Studien eine direkte Beziehung dieser Regionen zum Abgleichsprozess nahe: Beispielsweise die AINS wurde ebenfalls als Region betrachtet, die in der Wahrnehmung Evidenz akkumuliert (Ho, Brown und Serences, 2009), und wurde als Region benannt, die (neben anderen) den Moment der Erkennung (Ploran et al., 2007) anzeigt. Auch wurde die Aktivierung der Insula in einer vorigen Arbeitsgedächtnisstudie (Rahm et al., 2006) im Sinne der Zielreizdetektion interpretiert. Da ACC/pSMA und AINS in den meisten kognitiv-neurowissenschaftlichen Paradigmen involviert scheinen (Poldrack, 2011), wird deren genaue Funktion höchstwahrscheinlich ein kontrovers diskutiertes Thema bleiben.

Es bleibt jedoch festzuhalten, dass ACC/pSMA und AINS sowohl während der Behaltensphase (angezeigt durch das Vorliegen eines Effekts der Anzahl Merkreize in Durchgängen ohne Wiedererkennung) als auch in der Wiedererkennungsphase (höhere Aktivierung bei Durchgängen mit versus ohne Wiedererkennung) aktiviert waren. Ihre Aktivierung war folglich nicht spezifisch für die Wiedererkennung.

Die vielleicht vielversprechendsten Kandidaten für Regionen, die möglicherweise selektiv den vermuteten Abgleichsprozess repräsentieren, umfasste eine zweite Gruppe von Regionen (TPJ, PCC/PCN, ITG/MTG und SFS). In diesen waren Effekte für beide Manipulationen der Wiedererkennungsschwierigkeit beobachtbar. Eine veränderte BOLD-Antwort auf eine steigende Anzahl zu merkender Farben wurde zudem nur dann gefunden, wenn auch eine Wiedererkennung gefordert war. Statistisch wurde dies angezeigt durch das Vorliegen einer signifikanten Interaktion zwischen der Anzahl Merkreize und der Notwendigkeit der Wiedererkennung (Durchgängen mit versus ohne Wiedererkennung) bei gleichzeitiger Nichtnachweisbarkeit von Effekten der Anzahl Merkreize in Durchgängen ohne Wiedererkennung selbst auf einer extrem liberalen Schwelle von $p < .1$ ohne Korrektur für multiple Vergleiche. In Bezug auf die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit zeigten diese Regionen die stärksten Deaktivierungen bei zu einem Merkreiz ähnlichen Testreizen (gefolgt von übereinstimmenden Testreizen und geringsten Deaktivierungen bei unähnlichen Testreizen). Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit einer weiteren Studie (Studie 3, Kapitel 4), in der Deaktivierungen von TPJ, PCC/PCN und SFS im Kontext der Selektion eines Inhalts des Arbeitsgedächtnisses gefunden wurden, was den Abruf dessen Gedächtnisrepräsentation und den Vergleich mit einem indirekten Hinweisreiz einschließen sollte (Bledowski, Rahm und Rowe, 2009). Eine weitgehend übereinstimmende Menge von Regionen wurde wiederum ebenfalls in einigen Studien zur perzeptuellen Entscheidungsfindung berichtet (Heekeren et al., 2004, 2006); auch in Untersuchungen zur Wiedererkennung von Langzeitgedächtnisinhalten wurden diese wiederholt beobachtet (Wagner et al., 2005).

Jedoch wird die Annahme einer aktiven Rolle dieser Regionen bei der Entscheidungsfindung durch ihre allgegenwärtige Beteiligung am „default mode“ (Raichle et al., 2001) in Frage gestellt - ihre Deaktivierung könnte ein Epiphänomen globaler kognitiver Aufgabenanforderungen sein (Ho et al., 2009; Tosoni, Galati, Romani und

Corbetta, 2008). Unlängst veröffentlichte Ergebnisse von Philiastides, Auksztulewicz, Heekeren und Blankenburg (2011) widersprechen diesem Einwand. In dieser Studie führte die Störung der Aktivität im SFS mittels transkranieller Magnetstimulation (TMS) zu einer Verlangsamung und Verschlechterung der perzeptuellen Entscheidungsfindung. Dies kann als direkter Nachweis einer essentiellen Rolle des SFS für die Entscheidungsfindung betrachtet werden, obwohl in dieser Region mittels fMRT in der Regel Deaktivierungen beobachtet wurden. Weiterhin können auch die Ergebnisse der vorliegenden Studie nur unvollständig durch globale kognitive Anforderungen erklärt werden. Zumindest ein Teil der Deaktivierungen schien recht spezifisch durch die Wiedererkennungsanforderungen bedingt zu sein. Genauer gesagt zeigten Teile von TPJ und PCC/PCN kein Anzeichen eines Effekts der Anzahl Merkreize in Durchgängen, die keine Wiedererkennung erforderten. Diese Deaktivierungen waren folglich nicht durch globale Aufgabenanforderungen, wie sie auch die Anzahl Merkreize mit sich brachte (und in anderen Regionen zeigte), bedingt, sondern selektiv durch die Anforderungen der Wiedererkennung. In Übereinstimmung mit dieser Beobachtung demonstrierten Mayer, Roebroek, Maurer und Linden (2010) eine Fraktionierung des default mode-Netzwerks durch die Variation von attentionalen und Arbeitsgedächtnisanforderungen. Die Liste der Areale, die selektiv in die arbeitsgedächtnismäßige Verarbeitung involviert schienen, umfasste unter anderem auch den rechten SFS, mediale frontale Areale und den TPJ. Auch diese Ergebnisse stützen die Annahme, dass typischerweise im default mode aktive Regionen im Kontext von Arbeitsgedächtnisleistungen nicht funktionell einheitlich agieren, was mit der Argumentation, dass ihre Deaktivierung lediglich die globale Aufgabenschwierigkeit abbildet, nicht vereinbar ist.

Aber weshalb sind die Hirnantworten negativ und was könnte dies für ihre Funktion bedeuten? Unlängst publizierte Studien konnten nachweisen, dass dem negativen BOLD-Signal tatsächlich reduzierte neuronale Aktivität zugrunde liegt (intrakranielle

Ableitungen bei Makaken: Hayden, Smith und Platt, 2009; Tiefenelektroden bei Menschen: Ossandón et al., 2011), und entsprechend auch ein reduzierter lokaler Sauerstoffumsatz (Lin, Hasson, Jovicich und Robinson, 2011). Die Deaktivierung von default mode-Regionen soll auf inhibitorischen Projektionen beruhen, die von aufgabenrelevanten, aktivierten Regionen ausgehen (Anticevic et al., 2012; Mayer et al., 2010). Dies würde auch erklären, weshalb sie in aufgabenspezifischer Weise deaktiviert werden können. Meist wird davon ausgegangen, dass default mode-Regionen mit selbstreferentiellen Verarbeitungsprozessen assoziiert sind (Buckner, Andrews-Hanna und Schacter, 2008). Die Unterdrückung nach innen gerichteter Aktivität könnte dabei helfen, die kognitive Verarbeitung externer Reize zu optimieren. Die Effizienz zielgerichteten Verhaltens würde dann auf dem Zusammenspiel zwischen Aktivierung und Deaktivierung in aufgabenrelevanten versus default mode-Regionen beruhen. Dies scheint mit der Annahme vereinbar, dass auch Regionen, die Aktivierungsabnahmen aufweisen, spezifische Funktionen ausüben können. Zum Beispiel interpretierten Shulman, Astafiev, McAvoy, d'Avossa und Corbetta (2007) gefundene Minderaktivierungen des TPJ als Ausfiltern irrelevanter Informationen. Ein solcher Filtermechanismus könnte ebenfalls zur perzeptuellen, langzeit- und arbeitsgedächtnisbasierten Wiederkennung beitragen. Negativere neuronale bzw. BOLD-Antworten könnten dann für nicht übereinstimmende im Vergleich zu mit einem Zielreiz übereinstimmende Informationen beobachtbar sein. In der vorliegenden Studie unterschieden sich Antwortgenauigkeit und Reaktionszeiten zwischen übereinstimmenden und nicht-übereinstimmenden Testreizen, weshalb diese Hypothese hier nicht direkt untersucht werden kann. Jedoch haben Studien zum Langzeitgedächtnis höhere Aktivierungen für alte (das heißt übereinstimmende) im Vergleich zu neuen (das heißt, nicht übereinstimmenden) Testreizen z.B. im posterioren cingulären Cortex und im Präcuneus berichtet (siehe Meta-Analyse von Kim, 2013).

Zusätzlich zu Regionen mit negativen BOLD-Antworten, die möglicherweise am Abgleichsprozess im Rahmen der Wiedererkennung beteiligt sind, wurden hier einige wenige weitere Regionen beobachtet, die ebenfalls von der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit beeinflusst wurden. Diese waren der PZG und anteriore Regionen im lateralen parietalen Cortex, deren Aktivitätsprofil für die unterschiedlichen Testreiztypen von den vorgenannten klar unterscheidbar war, und die zudem keinen nachweisbaren Effekt der Anzahl Merkreize aufwiesen. Stattdessen waren vergleichbare positive Aktivierungen bei übereinstimmenden und unähnlichen Testreizen zu verzeichnen, die stärker ausgeprägt waren als bei ähnlichen Testreizen. Die Aktivierungen im PZG erschienen bilateral, obwohl die motorische Antwort immer mit der rechten Hand gegeben wurde, und lagen auch dann vor, wenn keine Wiedererkennung erforderlich war. Folglich beruhen sie nicht auf der Ausführung von Bewegungen. Stattdessen könnten sie eine antwortmodalitätsspezifische Komponente der Entscheidungsfindung darstellen, wie sie in elektrophysiologischen Studien mit Affen (Gold und Shadlen, 2000; Hernandez, Zaino und Romo, 2002; Romo, Hernandez, Zainos, Lemus und Brody, 2002) und auch einer Bildgebungsstudie mit Menschen berichtet wurden (Tosoni et al., 2008). Diese Studien lieferten Nachweise für die Existenz sensomotorischer Mechanismen, die Evidenz für ein effektorspezifisches Entscheidungsergebnis integrieren. Beispielsweise mussten die Versuchspersonen in der Studie von Tosoni et al. (2008) entscheiden, ob ein verrauschter, uneindeutiger Reiz ein Gesicht oder ein Haus darstellt und ihre Entscheidung mittels Augen- versus Handzeigebewegungen signalisieren. Die Ergebnisse zeigten in überzeugender Weise, dass die Aktivierung in sakkaden- versus zeige-selektiven Regionen graduell das Ausmaß der vorliegenden Evidenz für die aktuell mit der Antwortmodalität verknüpften Stimulus-kategorie (Gesicht versus Haus) abbildete. Versucht man diese Ergebnisse auf die aktuelle Studie zu beziehen, wird offensichtlich, dass in der aktuellen Studie beiden Antwortalternativen („ja, Reiz stimmt mit einem Merkreiz überein“ versus

„nein, Reiz stimmt mit keinem der Merkreize überein“) der gleiche Effektor, die rechte Hand, zugeordnet war. Die stärkste Evidenz für eine „ja“- oder eine „nein“-Antwort konnte aus übereinstimmenden und klar unähnlichen Testreizen extrahiert werden. Diese Bedingungen erzeugten die stärksten Aktivierungen, während ähnliche, aber nicht übereinstimmende Testreize am meisten Unsicherheit und nur eine geringere Aktivierung mit sich brachten. Diese Ergebnisse scheinen also vereinbar mit Tosonis Vorstellungen. Wenn die Aktivierungen jedoch die Evidenz per se abbilden würden, hätte man eine geringere Antwort in der schwierigeren Bedingung mit höherer Anzahl zu merkender Reize erwartet. Während kein signifikanter Effekt der Anzahl Merkreize beobachtet werden konnte, zeigten sich zumindest deskriptiv im linken PZG höhere Aktivierungen, wenn nur eine Farbe gemerkt werden musste. Dies kann als schwacher Hinweis gesehen werden, dass die Interpretation der Ergebnisse im Sinne der Mechanismen perzeptueller Entscheidungsfindung möglich sein könnte.

Trotz weitgehender Korrespondenz zwischen den vorliegenden Ergebnissen und solchen aus dem Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung in zahlreichen Regionen traten auch Unterschiede zu Tage. Insbesondere wurde in früheren Studien von Heekeren et al. (2004, 2006) erhöhte Aktivierung des dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerks (vor allem FEF und IPS) bei steigender Reizambiguität berichtet. Im Gegensatz hierzu zeigten diese in den vorliegenden Ergebnissen eine erhöhte Aktivierung mit erhöhter Anzahl Merkreize und in Teilen eine erhöhte Aktivierung, wenn eine Wiedererkennung notwendig war, jedoch keinerlei Beziehung zur Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. Diese auffällige Diskrepanz könnte ihren Ursprung in den unterschiedlichen experimentellen Paradigmen haben: Perzeptuelle Entscheidungsfindung wird üblicherweise mit degradierten, verrauschten Reizen untersucht. In diesem Fall könnte eine gesteigerte Aufmerksamkeitszuwendung auf die Reize zum Zwecke einer detaillierten visuellen Betrachtung dabei helfen, trotz des ambivalenten Bildinhalts zu einer möglichst

eindeutigen Entscheidung zu gelangen. Im Gegensatz dazu bestanden die Reize in der vorliegenden Studie aus gleichförmig ausgefüllten farbigen Quadraten. Ihr Informationsinhalt lag also unverrauscht vor. Da alle Farben rein perzeptuell (d.h. bei simultaner Präsentation) problemlos unterscheidbar waren, war der Abgleichsprozess zwischen der perzeptuellen und der Gedächtnisrepräsentationen und vor allem seine Schwierigkeit zudem höchstwahrscheinlich durch die Qualität der Gedächtnisrepräsentationen limitiert. Eine stärkere Aufmerksamkeitszuwendung auf den Zielreiz scheint entsprechend wenig aussichtsreich. Somit scheint es nicht verwunderlich, dass die im Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung berichteten attentionalen Mehraktivierungen in der vorliegenden Studie nicht beobachtet wurden.

2.5 Schlussfolgerungen

Arbeitsgedächtnisleistungen entstehen gängigen Vorstellungen zufolge aus der Interaktion von Aufmerksamkeits- und Gedächtnisprozessen. Da sich bisherige Bildgebungsstudien jedoch primär auf die Enkodierungs- und Behaltensfunktionen des Arbeitsgedächtnisses konzentriert haben, blieb unklar, ob diese Vorstellung auch für die Wiedererkennung von Inhalten des Arbeitsgedächtnisses Bestand hat. In dieser Studie wurde eine detaillierte Charakterisierung der Wiedererkennung aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis angestrebt. In der Wiedererkennung wurden in starkem Maße Regionen rekrutiert, die mit Gedächtnisprozessen in Verbindung gebracht werden, weniger typische attentionale Regionen. Die vorliegenden Ergebnisse decken sich deskriptiv weitgehend mit Evidenz aus dem Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung, ganz entsprechend der konzeptuellen Ähnlichkeit der in beiden Bereichen angenommenen Abgleichsmechanismen.

Die Konzeption des visuellen Arbeitsgedächtnisses als Ergebnis von Aufmerksamkeits- und Gedächtnisprozessen kann den Ergebnissen zufolge auch für die Wiedererkennung Bestand haben. Jedoch sollten die Vorstellungen des Zustandekommens von Arbeitsgedächtnisleistungen erweitert werden, sodass sie explizit auch Mechanismen der Entscheidungsfindung berücksichtigen.

Kapitel 3

Studie 2. Komponenten des Abgleichsprozesses im Zeitverlauf

3.1 Einleitung

In Studie 2 wurde das gleiche Paradigma wie in Studie 1 eingesetzt, wenngleich ohne Durchgänge, die keine Wiedererkennung erforderten. Zentraler Untersuchungsgegenstand war wiederum der zur Wiedererkennung notwendige Abgleichsprozess zwischen den gemerkten Reizrepräsentationen und dem Testreiz. Im Gegensatz zu Studie 1 zielte die vorliegende Studie jedoch darauf, den genauen Zeitverlauf der Wiedererkennung mittels MEG zu erheben, um die neuronalen Korrelate der Teilprozesse der Wiedererkennung nach Nosofsky (1986; Nosofsky und Palmeri, 1997) zu identifizieren. Zunächst soll kurz der theoretische Hintergrund rekapituliert werden.

Zentral für den Abgleichsprozess zwischen Merk- und Testreizen ist die Feststellung des Grades deren Übereinstimmung. Aber wie wird dieser berechnet? Eine einflussreiche Klasse von Modellen, die primär auf Verhaltensexperimenten basieren, nimmt an, dass der Grad der Übereinstimmung in einem Prozess der Ähnlichkeitssummation als die Summe der Einzelähnlichkeiten jedes Arbeitsgedächtnisinhalts zum Testreiz errechnet wird („summed similarity models“; z.B. Kahana und Sekuler, 2002; Nosofsky, 1986; Nosofsky und Palmeri, 1997; Sekuler und Kahana, 2007). Eine höhere summierte Ähnlichkeit zwischen einem der Arbeitsgedächtnisinhalte und dem Testreiz würde folglich eine höhere Anzahl an positiven Wiedererkennungensantworten („ja, der Testreiz entspricht einem Merkreiz“) hervorrufen. Der Anwendungsbereich dieser Modelle umfasst nicht nur visuelle, sondern auch auditorische

Informationen (Visscher et al., 2007). Auch ist dieser angenommene ähnlichkeitsbasierte Mechanismus wahrscheinlich nicht spezifisch für das Arbeitsgedächtnis. Zum Beispiel wurde auf Basis von behavioralen Befunden vermutet, dass der gleiche Abrufmechanismus, der dem Eindruck der Bekanntheit von Langzeitgedächtnisinhalten zugrunde liegt, auch bei kurzzeitigen Gedächtnisleistungen Anwendung findet (McElree, 2006). In beiden Fällen kann der Testreiz als Hinweisreiz aufgefasst werden, der passende Gedächtnisrepräsentationen aktiviert, unabhängig davon, ob diese im Arbeitsgedächtnis aktiv gehalten werden oder im Langzeitgedächtnis repräsentiert sind. In Übereinstimmung mit der Annahme eines einzigen bekanntheits- bzw. ähnlichkeitsbasierten Mechanismus haben einige Studien mittels fMRT ähnliche neuronale Korrelate für die Wiedererkennung aus dem Arbeitsgedächtnis und dem Langzeitgedächtnis festgestellt (Nee und Jonides, 2008; Öztekin et al., 2009).

Selbst wenn ein Reiz bekannt erscheint oder zu einem hohen summierten Ähnlichkeitswert führt, folgt daraus jedoch nicht deterministisch, dass eine Person mit „ja, ich erkenne den Reiz wieder“ antwortet. Vielmehr nehmen summed-similarity-Modelle einen weiteren Prozess an, der das Entscheidungsverhalten mitbestimmt. Ob die summierte Ähnlichkeit ausreichend stark ist, eine positive Wiedererkennungsantwort auszulösen, hängt von diesem zweiten Prozess ab, dem Kriteriumstest („criterion testing“). Der Kriteriumstest beinhaltet den Vergleich des summierten Ähnlichkeitswerts mit einem Kriteriumswert, der als Schwelle für die Entscheidung dient. Eine positive Entscheidung wird folglich nur dann getroffen, wenn die summierte Ähnlichkeit das kritische Niveau übersteigt. Es existieren interindividuelle Unterschiede (als auch Unterschiede zwischen verschiedenen Paradigmen) dahingehend, wie konservativ oder liberal eine Person das Kriteriumsniveau wählt; diese können durch Maße der Verzerrung („Bias“) des Antwortverhaltens abgebildet werden.

Eine zentrale Annahme der summed-similarity-Modelle besteht darin, dass Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstest als unabhängige Prozesse aufgefasst werden. Folglich können Personen unabhängig davon, wie gut sie Informationen im Arbeitsgedächtnis behalten und deren Ähnlichkeit zum Testreiz beurteilen können, unterschiedliche Kriteriumsniveaus zur Entscheidung verwenden.

Trotz des großen allgemeinen Interesses an visuellen Arbeitsgedächtnisleistungen und obwohl Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstest eine theoretische Basis für Wiedererkennungsleistungen bieten, wurden die neuronalen Korrelate dieser Prozesse bislang nicht identifiziert. Beispielsweise haben Agam und Kollegen (2009) zwar die Ähnlichkeit zwischen Merkreiz und Testreiz variiert, jedoch die Durchgänge, bei denen Merk- und Testreiz übereinstimmten, nicht in ihre Analyse aufgenommen, weil sie lediglich am relativen Timing der Antworten posteriorer im Gegensatz zu anterioren Hirnregionen interessiert waren und nicht an der unterschiedlichen Verarbeitung übereinstimmender versus nicht übereinstimmender Testreize. Potentielle neurale Korrelate von Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstestung wurden folglich nicht untersucht.

In der vorliegenden Studie wurden Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstest in der klassischen delayed match-to-sample-Aufgabe erhoben, während der Zeitverlauf der Wiedererkennung mittels MEG erfasst wurde. Die Versuchspersonen enkodierten Farbreize, behielten diese im Arbeitsgedächtnis und sollten sie schließlich wiedererkennen. Die Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz wurde variiert, indem der Testreiz entweder allen Merkreizen unähnlich war, genau einem der Merkreize ähnlich sah, oder mit einem der Merkreize übereinstimmte und zu allen anderen unähnlich war. Um potentielle Einflüsse der Ähnlichkeit zwischen den Merkreizen (Kahana und Sekuler, 2002; Nosofsky und Kantner, 2006) auf die Wiedererkennung zu minimieren, waren in jedem Durchgang

alle zu merkenden Farben unähnlich zueinander (für Details, siehe Methoden und Materialien).

Als neurale Basis von Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstest wurden zwei unterschiedliche neuronale Signale erwartet: Ähnlichkeitssummation sollte als eine graduelle Variation der neuronalen Aktivierung in Abhängigkeit von der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit erkennbar werden. Die stärksten neuronalen Antwortamplituden wurden daher für mit einem Merkreiz übereinstimmende Testreize erwartet, gefolgt von ähnlichen Testreizen; die geringsten Aktivierungen sollten bei Testreizen zu verzeichnen sein, die allen Merkreizen unähnlich waren. Im Gegensatz hierzu sollte das Ergebnis des Kriteriumstests, die Klassifikation eines Testreizes als übereinstimmend (positive Antwort) oder nicht übereinstimmend (negative Antwort), sich auch neuronal als Signal wiederfinden lassen, das diese Klassifikation widerspiegelt, ohne weiter zwischen ähnlichen und unähnlichen Testreizen zu differenzieren. In Bezug auf den Zeitverlauf der Wiedererkennung wurde erwartet, dass ein potentiell neuronales Korrelat des Kriteriumstests zumindest *nicht vor* einem potentiellen Korrelat der Ähnlichkeitssummation auftreten sollte.

Zusätzlich zur Merk-Testreiz-Ähnlichkeit wurde in einem vollständigen zweifaktoriellen Modell die Anzahl der Merkreize variiert. Diese beeinflusst – wie auch die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit – die Aufgabenschwierigkeit, resultiert zuverlässig in verlängerten Reaktionszeiten und geringerer durchschnittlicher Antwortrichtigkeit bei erhöhter Anzahl zu merkender Reize. Durch Aufnahme des Faktors Anzahl Merkreize könnten potentiell MEG-Signale, die mit der allgemeinen Aufgabenschwierigkeit zusammenhängen, identifiziert und von Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstest unterschieden werden. Zudem werden hierdurch potentiell unterschiedliche neuronale

Korrelate des Abgleichs einer höheren Anzahl Merkinhalte im Gegensatz zu einer höheren Präzision des Abgleichs (Merk-Testreiz-Ähnlichkeit) ermittelbar.

3.2 Methoden und Materialien

3.2.1 Versuchspersonen

Insgesamt 21 rechtshändige Personen erklärten schriftlich ihre informierte Einwilligung zur freiwilligen Versuchsteilnahme. Alle Personen wiesen normale oder annähernd auf Normalniveau korrigierte Sehtüchtigkeit auf. Ein Screening auf Defizite in der Farbwahrnehmung mittels der im Hauptexperiment verwendeten Farben, präsentiert in der gleichen Größe und unter gleichen Umgebungslichtbedingungen, ergab, dass keine der Personen Schwierigkeit damit hatte, diese Farben perzeptuell zu unterscheiden. Ebenso berichtete keine Person von neurologischen oder psychiatrischen Störungen. Die Daten von vier Personen wurden aus der Analyse ausgeschlossen, in einem Fall aufgrund von starken Messartefakten, bei drei Personen aufgrund ihrer Gedächtnisleistung (Performanz in mindestens einer der Bedingungen auf Zufallsniveau). Die berichteten Ergebnisse basieren folglich auf den Daten von 17 Personen (11 Frauen, 6 Männer; Alter: 26.6 ± 3.9 Jahre, Mittelwert \pm Standardabweichung). Die Studie wurde vom lokalen Ethikausschuss positiv begutachtet.

3.2.2 Studiendesign

Zur Erhebung wurde eine delayed match-to-sample-Aufgabe, bestehend aus der Enkodierung, dem Behalten und der Wiedererkennung von Farben, verwendet (Abb. 5). Es wurden insgesamt 15 Farben benutzt, die einen weiten Farbwertebereich abdeckten, ohne

große Unterschiede in der Luminanz zwischen Stimuli mit ähnlichen Farbwerten aufzuweisen. Genauer gesagt wurde ein Farbkreis ausgewählt, so dass jede Farbe, die als Reiz verwendet wurde, genau zwei benachbarte Farben hatte. In Pilotuntersuchungen wurden Ratings der Farbähnlichkeit abgefragt, um sicher zu stellen, dass direkt benachbarte Farben perzeptuell ähnlich, aber bei simultaner Präsentation problemlos unterscheidbar waren. Nicht direkt benachbarte Farben, die also auf dem Kreis durch mindestens eine dazwischen liegende Farbe getrennt waren, erschienen dagegen perzeptuell unähnlich. Die Farbkoordinaten der präsentierten Farben im CIE Yxy Farbraum wurden mittels eines Konica Minolta CS 100A Chromameters gemessen und sind in Anhang B, Tabelle B-1 aufgelistet. Jede einzelne der 15 verwendeten Farben konnte ohne weiteres zu einer globalen Farbkategorie wie z.B. rot, gelb oder grün zugeordnet werden, jedoch enthielt die Reizmenge für globale Kategorien mehrere Farben. Da zudem viele Durchgänge die Diskrimination zwischen genau übereinstimmenden und ähnlichen, aber nicht übereinstimmenden, Farben erforderten, die auf verbalem Wege schwer zu treffen wäre, ist anzunehmen, dass die genauen Farben höchstwahrscheinlich nicht durch verbale Kodierung gemerkt wurden. In Übereinstimmung hiermit berichteten einige Versuchspersonen nach der Übungsphase vor dem Hauptexperiment (informelle Befragung), dass sie zunächst versucht hatten, die Farben zu benennen und sie sich auf diesem Wege zu merken, diese Strategie jedoch schnell aufgegeben hatten, da sie nicht funktionierte. Ein starkes Argument gegen eine verbale Kodierung stellt die Beobachtung dar, dass ein starker Effekt der Anzahl zu merkender Reize auf die Abrufgenauigkeit gefunden wurde, obwohl maximal lediglich drei Reize gemerkt werden mussten, was klar unterhalb der Kapazitätsgrenze des verbalen Arbeitsgedächtnisses liegt.

In der Enkodierungsphase wurden vier graue Quadrate (Seitenlänge: 1.5° visueller Winkel) mit dickem weißen Rand in einer quadratischen Anordnung von 4.2° Seitenlänge um einen Fixationspunkt vor grauem Hintergrund präsentiert (siehe Abb. 5). In jedem

Versuchsdurchgang war entweder eines (Anzahl Merkreize: 1) oder drei (Anzahl Merkreize: 3) der Quadrate mit Farbe(n) aus der Menge der verwendeten 15 Farben ausgefüllt. Die Auswahl der Farbe(n) erfolgte pseudorandomisiert, so dass Farben aus dem vorigen Durchgang im aktuellen nicht verwendet wurden. Zusätzlich waren Farben bei drei zu merkenden Farben auf dem Farbkreis voneinander durch mindestens drei dazwischen liegende Farben separiert, sodass a) jede zu merkende Farbe zu jeder anderen, ebenfalls zu merkenden Farbe, unähnlich war und b) ein Testreiz aus den zwischen zwei beliebigen gemerkten Farben liegenden Farben zufällig ausgewählt werden konnte, der dann zu allen gemerkten Farben unähnlich war. Dies bedeutet auch, dass nicht aufgrund der gemerkten Farben erschlossen werden konnte, aus welchen Abschnitten des Farbraums ein Testreiz ausgewählt werden würde.

Nach der Behaltensphase wurde ein Testreiz präsentiert, der aus einem einzelnen weiß-randigen Quadrat bestand (wiederum 1.5° Seitenlänge) und in der Mitte des Bildschirms dargeboten wurde. Während der Behaltensphase und dem Intertrialintervall (ITI) wurde ein weißes Fixationsquadrat angezeigt.

Jeder Durchgang bestand aus der Enkodierung der Merkreize (700 ms), dem Behaltensintervall (1700 ms), der Wiedererkennung durch Darbietung eines Testreizes (700 ms) und einem variablen Intertrialintervall (ITI) von 2500, 3000 oder 3500 ms Dauer.

Zusammenfassend mussten die Versuchspersonen also eine oder drei Farben enkodieren und diese über ein kurzes Intervall von 1700 ms behalten. In der Wiedererkennungsphase wurde ein Testreiz präsentiert, der entweder mit einer der gemerkten Farben übereinstimmte, genau einer der gemerkten Farben ähnlich sah oder allen enkodierten Farben unähnlich war. Die Versuchsperson beurteilte, ob der Testreiz

einem der behaltene(n) Merkreize entsprach und gab ihre Klassifikation an, indem sie den rechten Zeige- oder Mittelfinger anhob, um eine Lichtschranke auszulösen.

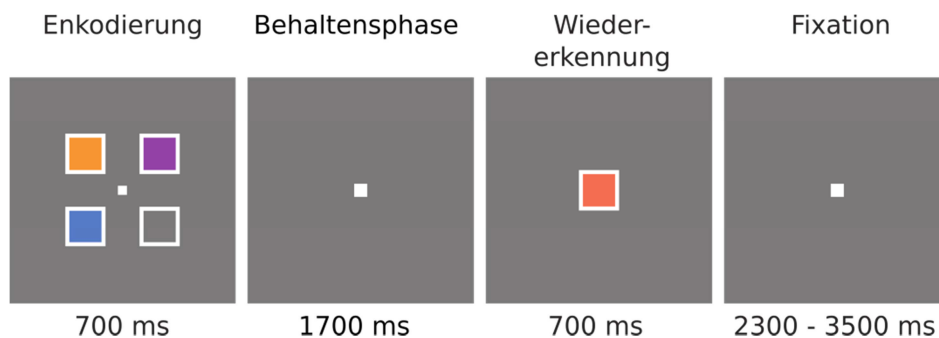


Abbildung 5. Experimentelles Design. Die Versuchspersonen enkodierten und behielten eine oder drei Farben über ein kurzes Behaltensintervall von 1700 ms im Arbeitsgedächtnis. In der Wiedererkennungsphase (700 ms) wurde eine einzelne Testfarbe präsentiert, die entweder genau mit einer der gemerkten Farben übereinstimmte, einer der Farben ähnlich sah oder allen gemerkten Farben unähnlich war.

Dies entsprach einem 2×3 faktoriellen Design mit den unabhängigen Messwiederholungsfaktoren Anzahl Merkreize (1 oder 3) und Merk-Testreiz-Ähnlichkeit (übereinstimmend [Ü], ähnlich [Ä] oder unähnlich [U]). Das Experiment bestand aus fünf Messblöcken, die jeweils in etwa 11:30 min dauerten und 117 oder 118 Durchgänge umfassten (Gesamtzahl: 588 Durchgänge). Da sowohl für ähnliche als auch für unähnliche Testreize eine negative Antwort gefordert war („nein, Testreiz entspricht keinem der Merkreize“), hätte eine Gleichverteilung der Wahrscheinlichkeit jeder Bedingung doppelt so viele negative wie positive Antworten erfordert, was nicht unwahrscheinlich zu einem negativen Bias im Antwortverhalten geführt hätte. Auch wäre die Anzahl der auswertbaren Durchgänge mit einer korrekten Antwort stark unterschiedlich gewesen. Daher wurden auf der Basis von behavioralen Vorversuchen mit sechs Versuchspersonen die Durchgangshäufigkeiten für die Einzelbedingungen angepasst, um etwas besser

vergleichbare Anzahlen korrekter positiver und negativer Durchgänge zu erreichen. Es wurden 108 Durchgänge mit übereinstimmenden Testreizen, 78 mit ähnlichen und 66 mit unähnlichen durchgeführt, bei denen je ein Reiz zu merken war, sowie 162, 96 und 78 Durchgänge, in denen drei Farben gemerkt werden sollten.

3.2.3 MEG-Datenaufzeichnung

Magnetoenzephalographische Daten wurden mittels eines Omega 2005 (CTF-MEG, VSM MedTech Inc., Coquitlam, Canada) erfasst, das mit 275 Magnetometern bestückt war (durchschnittlicher Sensorabstand ca. 2.2 cm). Die Signale wurden mit einer Abtastrate von 600 Hz erfasst, wobei sie online mit einem Tiefpassfilter bei 150 Hz gefiltert und in eine synthetische axiale Gradiometer-Konfiguration umgerechnet wurden. Die Daten von sieben defekten Kanälen wurden entfernt (MLO21, MLP12, MLT41, MRC14, MRC25, MRP56 und MRT21). Die Kopfposition der Versuchsperson wurde zu Beginn und am Ende jedes Messdurchlaufs mit Hilfe von Lokalisierungsspulen, die am Nasion und an den präaurikulären Punkten der Versuchsperson positioniert waren, aufgezeichnet, um zumindest grob zu kontrollieren, dass das Ausmaß an Kopfbewegungen einen Grenzwert von 5 mm nicht überschritt. Die Versuchspersonen wurden so im Sensorhelm platziert, dass Inion und Vertex ihres Schädels diesen berührten. Zur Feinpositionierung wurde die Kopflokalisationssoftware Acquisition 5.4 des MEG-Herstellers benutzt, um vergleichbare Kopforientierungen zwischen den Versuchspersonen zu gewährleisten. Die finale Kopfposition wurde mit Hilfe von Schaumstoffkissen fixiert. Im Ergebnis dieses Vorgehens lagen alle Kopfpositionen in einem Bereich von -0.91 und 0.92 , -1.06 und 0.59 und zwischen -1.59 und 0.72 cm um die mittlere Position in x-, y-, und z-Richtung. Selbst die maximalen Positionierungsunterschiede zwischen Versuchspersonen lagen also noch in einem Bereich, der kleiner war als der Abstand

zwischen zwei benachbarten Sensoren auf der Sensorhelmoberfläche (ca. 2.2 cm). Alle Kopforientierungen befanden sich in einem Bereich von 8.1° um die mittlere Orientierung.

3.2.4 MEG-Datenanalyse

Die Vorverarbeitung beinhaltete das Hochpassfiltern der Daten (Grenzfrequenz 0.1 Hz) zur Elimination langsamer Signaldrifts, das Ausschneiden von Epochen von 5400 ms Dauer (500 ms vor Enkodierungsbeginn bis 2500 ms nach Beginn der Präsentation des Testreizes). Anschließend an eine manuelle Entfernung von Epochen, die nicht-stereotype Artefakte beinhalteten (z.B. Muskelaktivität, Schlucken, temporärer Sensornoise), wurden die Einzeldurchgänge aneinandergereiht und in EEGLAB 5.03 (www.sccn.ucsd.edu/eeglab/) einer „independent component analysis“ (ICA) mit dem „extended infomax“-Algorithmus (Bell und Sejnowski, 1995) unterzogen. In dieser wurden 80 unabhängige Komponenten pro Messdurchlauf ermittelt, um für Blinzelartefakte zu korrigieren. Hierzu wurden auf Basis ihres Zeitverlaufs und ihrer Topographie die blinzel-assoziierten unabhängigen Komponenten identifiziert und hiernach entfernt, indem alle anderen außer diesen Komponenten zurück in den Datenraum projiziert wurden.

3.2.4.1 Analyse ereigniskorrelierter Felder

Anhand korrekt beantworteter Durchgänge wurden separat für jede Versuchsperson und jede der sechs experimentellen Bedingungen (Anzahl zu merkender Reize $[1, 3] \times$ Merk-Testreiz-Ähnlichkeit [übereinstimmend, ähnlich, unähnlich]) ereigniskorrelierte Felder (EKF) – das magnetoenzephalographische Äquivalent zu elektroenzephalographischen ereigniskorrelierten Potentialen – errechnet. Für die Analyse

der Wiedererkennungsphase wurden die MEG-Daten jedes Einzeldurchgangs in Epochen geschnitten, die den Zeitbereich von 100 ms vor bis 1000 ms nach dem Beginn der Testreizpräsentation umfassten, baseline-korrigiert mit den 100 ms vor Präsentation des Testreizes als Baseline und schließlich über die einzelnen Durchgänge gemittelt.

Die statistischen Analysen wurden mit eigenen sowie mit frei verfügbaren Skripten in Matlab (The Mathworks Inc., Natick, USA) realisiert. Zur Analyse wurde für jeden Sensor und jeden Zeitpunkt eine Varianzanalyse mit Messwiederholung gerechnet, mit den Faktoren Anzahl Merkreize und Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. Eine Korrektur für multiple Vergleiche sowohl über Sensoren als auch über Zeitpunkte hinweg wurde mittels der false discovery rate (FDR) vorgenommen ($p < .05$). Von den resultierenden Effekten wurden nur diejenigen Effekte beibehalten, die zusätzlich eine minimale Dauer von 25 ms in einem kontinuierlichen Zeitfenster von 30 ms aufwiesen. Das Kriterium von 25 ms innerhalb eines 30 ms Zeitfensters wurde a priori gewählt, um zu vermeiden, dass ein eigentlich hinreichend lange andauernder Effekt abgelehnt wird, weil sein Verlauf durch einen oder wenige nicht signifikante Messwerte unterbrochen war.

3.2.4.2 Komponentenbezogene Analysen

Um die zeitliche und räumliche Trennbarkeit der identifizierten Komponenten zu evaluieren, die Reihung der Signalamplituden zwischen den Experimentalbedingungen zu ermitteln und das Verhältnis von Verhaltensperformanz zu komponentenbezogener Aktivierung in Beziehung setzen zu können, wurden follow-up Analysen durchgeführt, die sich auf einzelne Sensorgruppen und Zeitfenster bezogen. Auf Basis der Ergebnisse der oben beschriebenen ANOVAs wurden hierzu für jede Komponente relevante Sensoren und Zeitpunkte definiert und die Daten über diese gemittelt, um ein aggregiertes Maß für die

Aktivität der Komponente zu erhalten. Die Komponenten bzw. ihre definierenden Sensorgruppen und Zeitpunkte werden im Ergebnisteil beschrieben.

Alle Datenvisualisierungen wurden mittels der Matlab-Toolbox Fieldtrip (Donders Institute, Nijmegen, NL; <http://www.fieldtriptoolbox.org/>; Oostenveld, Fries, Maris und Schoffelen, 2011) erstellt.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Verhaltensdaten

Wiedererkennungsgenauigkeit und Reaktionszeiten (RZ) sind in Abbildung 6 dargestellt. Zur statistischen Inferenz wurden separate 2 (Anzahl Merkreize) \times 3 (Merk-Testreiz-Ähnlichkeit) Varianzanalysen (ANOVA) mit Messwiederholung berechnet, mit Wiedererkennungsgenauigkeit (Prozent korrekter Antworten) bzw. Reaktionszeit als abhängige Variable.

Für den Faktor Anzahl Merkreize war ein signifikanter Abfall in der Genauigkeit zu verzeichnen ($F_{(1,16)} = 129.1, p < .001$) sowie ein Anstieg der Reaktionszeiten ($F_{(1,16)} = 78.4, p < .001$), wenn drei (Genauigkeit $79.6\% \pm 1.0$; RZ $994.4 \text{ ms} \pm 88.8$) statt einer Farbe (Genauigkeit $88.6\% \pm 1.1$; RZ $869.6 \text{ ms} \pm 89.9$; Mittelwerte \pm Standardfehler des Mittelwerts) gemerkt werden musste.

Ebenfalls wurde ein signifikanter Haupteffekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit sowohl für die Antwortgenauigkeit ($F_{(2,32)} = 56.2, p < .001$) als auch für die Reaktionszeiten ($F_{(2,32)} = 24.7, p < .001$) beobachtet. Paarweise Vergleiche zeigten ein signifikantes Absinken der Genauigkeit von unähnlichen ($97.6\% \pm 0.8$) zu übereinstimmenden ($86.7\% \pm 2.0$) und ähnlichen Testreizen ($68.0\% \pm 2.5$) (alle $t > 5.0, p <$

.001). Reaktionen auf unähnliche ($883.3 \text{ ms} \pm 93.4$) und übereinstimmende Testreize ($888.9 \text{ ms} \pm 84.6$) erfolgten schneller als auf ähnliche Testreize ($1023.8 \text{ ms} \pm 91.8$) (alle $t > 5.4, p < .001$).

Zusätzlich wurde eine signifikante Interaktion zwischen der Anzahl Merkreize und der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit beobachtet, wiederum in beiden Maßen (Genauigkeit $F_{(2,32)} = 7.4, p = .015$; RZ $F_{(2,32)} = 17.5, p = .001$). Post hoc Kontraste ($p < .05$, Bonferroni-korrigiert) zeigten, dass die Antwortgenauigkeit für übereinstimmende Testreize stärker abfiel als für unähnliche Testreize, insbesondere wenn drei statt nur eine Farbe im Gedächtnis behalten werden mussten (übereinstimmender Testreiz $94.9\% \pm 1.0$ und $78.5\% \pm 3.3$ versus unähnlicher Testreiz $98.2\% \pm 0.9$ und $96.9\% \pm 1.0$ für eine und drei zu merkende Farben). Bei Antworten auf mit einem Merkreiz übereinstimmende Testreize zeigte sich mit ansteigender Anzahl Merkreize ebenfalls ein stärkerer Anstieg der Reaktionszeiten als bei ähnlichen und unähnlichen Testreizen (übereinstimmender Testreiz $794.0 \text{ ms} \pm 82.9$ und $983.7 \text{ ms} \pm 87.4$ versus ähnlicher Testreiz $975.7 \text{ ms} \pm 93.2$ und $1071.9 \text{ ms} \pm 91.7$ und unähnlicher Testreiz $839.0 \text{ ms} \pm 95.7$ und $927.5 \text{ ms} \pm 91.4$ für eine und drei zu merkende Farben) (alle $p < .05$, Bonferroni-korrigiert).

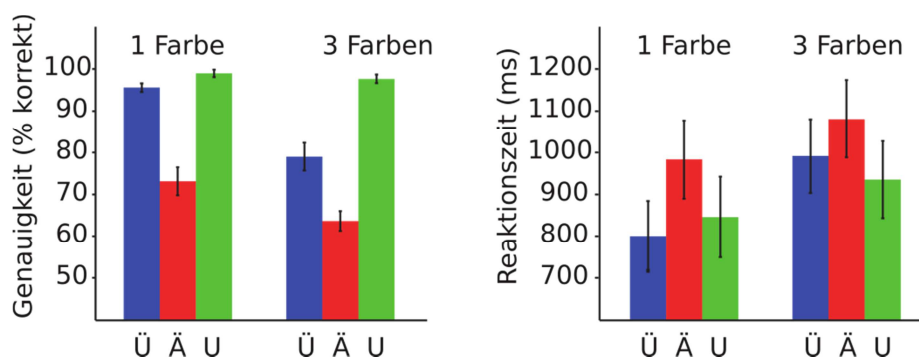


Abbildung 6. Verhaltensdaten in Abhängigkeit von der experimentellen Bedingung. Der Prozentsatz der korrekten Antworten und die mittleren Reaktionszeiten sind getrennt nach der Anzahl Merkreize und dem Testreiztypus (übereinstimmend, Ü; ähnlich, Ä; unähnlich, U) abgebildet. Fehlerbalken entsprechen ± 1 Standardfehler des Mittelwerts.

Zusammenfassend lässt sich aussagen, dass die Verhaltensergebnisse wie frühere Studien zur Anzahl Merkreize und Merk-Testreiz-Ähnlichkeit (für Übersichtsartikel siehe z.B. Sekuler & Kahana, 2007; Fukuda, Awh und Vogel, 2010) bestätigten, dass beide Faktoren zu verlängerten Reaktionszeiten und erhöhten Fehlerraten führten. Zudem fand sich eine Interaktion beider Manipulationen: Während unähnliche Testreize unabhängig von der Anzahl Merkreize nahezu perfekt bearbeitet wurden, reduzierte eine erhöhte Anzahl Merkreize die Wiedererkennungslleistung insbesondere bei mit einem Merkreiz übereinstimmenden Testreizen deutlich.

3.3.2 MEG-Daten

3.3.2.1 Wiedererkennungsbezogene ereigniskorrelierte Felder (EKFs)

Um zu ermitteln, an welchen Sensoren und zu welchen Zeitpunkten die experimentellen Manipulationen der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und der Anzahl Merkreize die neuronale Aktivität beeinflussten, wurden die MEG-Daten der ersten Sekunde nach dem Einsetzen der Testreiz-Präsentation analysiert. Abbildung 7a-d zeigt die topographische Aktivitätsverteilung in konsekutiven 100 ms-Zeitfenstern für das globale Mittel (grand average) über alle Versuchspersonen und -bedingungen hinweg sowie für die signifikanten ($p < .05$, FDR-korrigiert) Haupteffekte und die Interaktion der Faktoren Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und Anzahl Merkreize. In den Aktivitätsverteilungen unter (a) bedeuten rote Areale, dass der magnetische Flux den Kopf verlässt (Efflux), während blaue Areale ein Eindringen des magnetischen Flux anzeigen (Influx). Im Gegensatz zu elektroenzephalographischen Abbildungen zeigen MEG-Karten invertierte Polaritäten über der linken und rechten Hemisphäre. Dies resultiert aus der Physik des magnetischen Signals, nicht aus inhaltlichen Unterschieden.

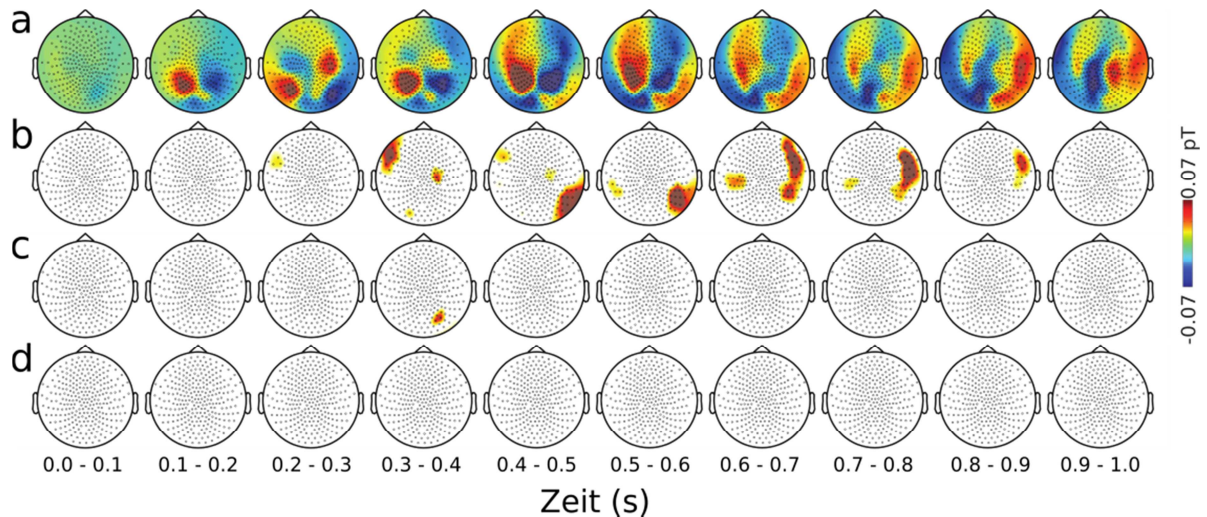


Abbildung 7. Wiedererkennungsbezogene EKFs. (a) Grand-average MEG-Aktivität während der Wiedererkennung. Die MEG-Aktivität ist als Serie spline-interpolierter Aktivitätskarten, die jeweils den Mittelwert eines Zeitfensters von 100 ms abbilden, dargestellt. (b-d) Haupteffekte von (b) Merk-Testreiz-Ähnlichkeit, (c) Anzahl Merkreize und (d) ihre Interaktion während der Wiedererkennungsphase. Die statistischen Karten wurden wiederum über 100 ms-Zeitfenster gemittelt; es sind nur Aktivitäten abgebildet, welche die statistische Schwelle von $p < .05$ (FDR-korrigiert) überschritten. Weiße Flächen zeigen folglich nicht-signifikante Ergebnisse, während signifikante Effekte in gelben bis roten Areale beobachtet wurden.

3.3.2.1.1 Merk-Testreiz-Ähnlichkeit

Signifikante Haupteffekte der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit waren zwischen 278 und 875 ms nach Beginn der Testreizpräsentation vorhanden. Auf Basis der Reihung der beobachteten Effekte über die Stufen der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und ihrer zeitlichen wie räumlichen Verteilungsmuster waren drei Komponenten unterscheidbar. Diese werden im Folgenden entsprechend der zeitlichen Reihenfolge ihres Auftretens mit K1, K2 und K3 bezeichnet.

K1 war an links frontotemporalen Sensoren beobachtbar, im Zeitraum von ca. 280 ms bis 440 ms nach Testreizpräsentation. Deskriptiv zeigte sich dort zunächst die stärkste Aktivität für Testreize, die allen Merkreizen unähnlich waren (Abb. 8, erste Zeile). Die neuronalen Antworten auf einen mit einem Merkreiz übereinstimmenden bzw. zu einem Merkreiz ähnlichen Testreiz wiesen bis in etwa 350 ms sehr ähnliche Verläufe auf, begannen dann zu divergieren, sodass letztlich stärkere Aktivität für übereinstimmende als für ähnliche und stärkere Aktivität für ähnliche als für unähnliche Testreize beobachtbar war. Ein vergleichbares Muster war auch an rechtseitig zentralen Sensoren zwischen 320 und 420 ms nach Testreizpräsentation erkennbar.

Ab 420 ms zeigte sich eine temporoparietale Komponente K2, die für ca. 200 ms bis 640 ms nach Präsentationsbeginn des Testreizes anhielt (Abb. 8, zweite Zeile). Diese Komponente war primär rechtsseitig evident, jedoch zeigte sich auch an links temporoparietalen Sensoren ein signifikanter Aktivitätsfokus, der jedoch die Signifikanzschwelle nur kurzzeitig im Bereich von ca. 500 bis 530 ms überschritt. Bei K2 zeigten sich an parietotemporalen Sensoren die stärksten magnetoenzephalographischen Antwortamplituden für einem Merkreiz ähnliche Testreize. An weiter inferioren Sensoren invertierte die Feldpolarität, sodass dort die höchste Amplitude für unähnliche Testreize beobachtet wurde. Schließlich fand sich zwischen etwa 600 und 880 ms nach Einsetzen der Wiedererkennungsphase die Komponente K3 an rechts frontotemporalen Sensoren. Deskriptiv zeigte sich hier erhöhte magnetische Aktivität für mit einem Merkreiz übereinstimmende Testreize im Vergleich zu beiden nicht übereinstimmenden Testreiztypen (ähnlich und unähnlich) (Abb. 8, dritte Zeile).

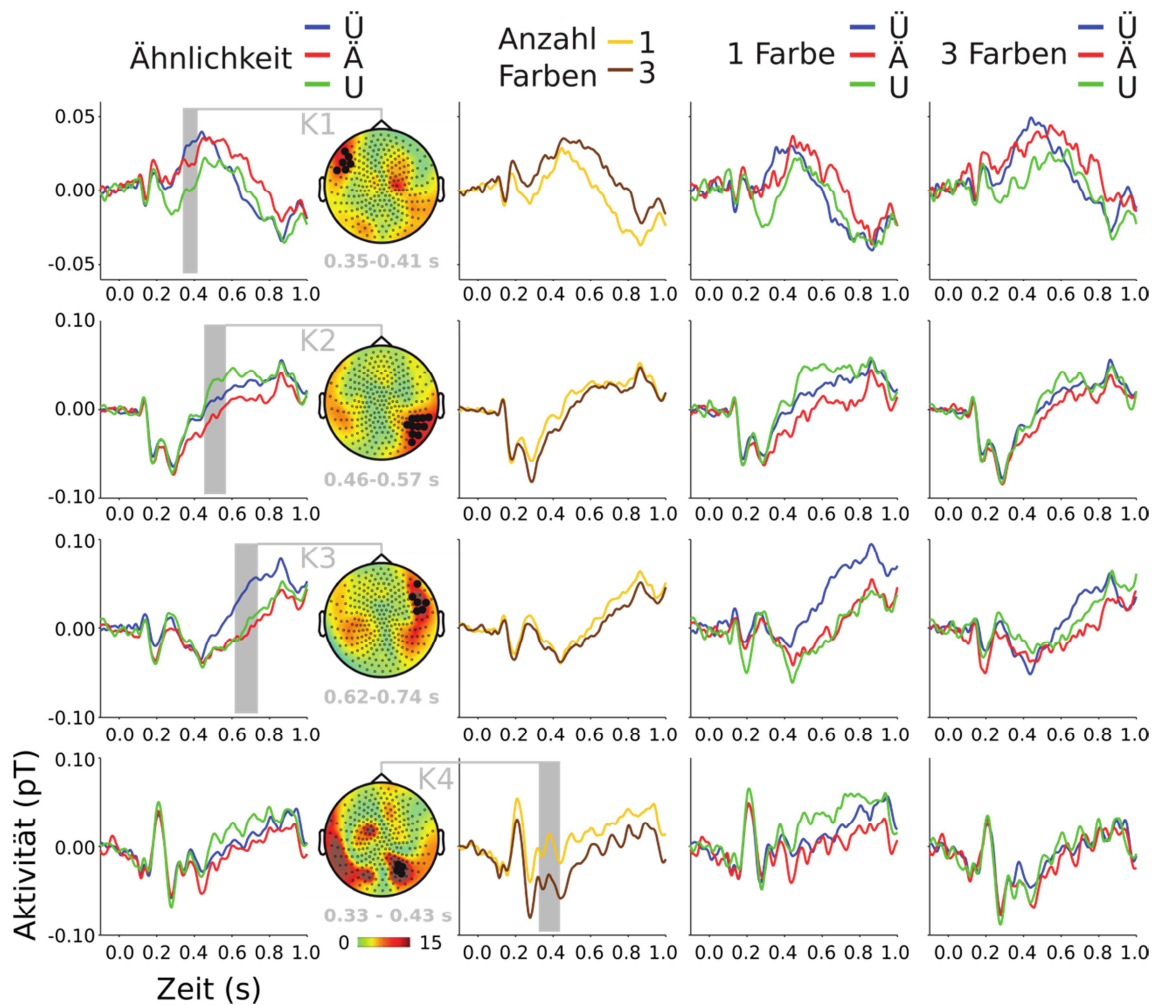


Abbildung 8. Zeitverläufe während der Wiedererkennung. Jede Zeile zeigt den Zeitverlauf des Mittelwertes einer definierten Sensorgruppe, die als schwarze Punkte in der topographischen Aktivitätsverteilung markiert ist. Die grau hinterlegte Fläche in der linken Spalte repräsentiert das der Komponente zugehörige Zeitfenster. Spline-interpolierte topographische F-Wert-Karten für den Haupteffekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit (erste bis dritte Zeile) und für die Anzahl Merkreize (vierte Zeile) wurden durch Mittelung über diese Zeitfenster errechnet. Erste Spalte: EKFs für übereinstimmende (Ü), ähnliche (Ä) und unähnliche (U) Testreize, gemittelt über Durchgänge mit einer versus drei zu merkenden Farben. Zweite Spalte: EKFs für Durchgänge, in denen eine versus drei Farben gemerkt werden mussten, gemittelt über die drei Merk-Testreiz-Ähnlichkeiten. Spalte drei und vier: EKFs für übereinstimmende, ähnliche und unähnliche Testreize, separat für Durchgänge, in denen eine versus drei Farben gemerkt werden mussten. Bitte beachten: Die y-Achse der ersten Zeile ist anders skaliert als die der Zeilen zwei bis vier.

Auf Grundlage der Haupteffekte der Ähnlichkeit wurden Sensorgruppen und Zeitfenster definiert, um ein aggregiertes Maß der Komponentenaktivität für jede Komponente extrahieren zu können. Dieser Durchschnittswert über Sensoren und Zeitpunkte wurde dann verwendet, um das spezifische Ergebnismuster zwischen den Einzelbedingungen in follow-up-Analysen statistisch zu evaluieren. Konkret wurden zunächst die Sensoren ausgewählt, die einen ANOVA-Haupteffekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit ($p < .001$, unkorrigiert) und eine Mindestdauer von 30 Samples (entspricht 50 ms) im Bereich um 400 ms (für K1), und eine Mindestdauer von 60 Samples (100 ms) im Bereich um 500 ms bzw. 700 ms für K2 und K3 aufwiesen. Die längere Mindestdauer für die Komponenten K2 und K3 zielte darauf ab, Aktivität zu extrahieren, die deren längere zeitliche Ausdehnung reflektierte. Im Vergleich zu den oben beschriebenen ANOVA-Ergebnissen wurden die zeitlichen Kriterien also etwas erhöht, um nur die stärksten Signale in das aggregierte Komponentenmaß einzubeziehen. Die resultierenden Sensorgruppen umfassten sechs, elf und sechs jeweils benachbarte Sensoren für die Komponenten K1, K2 und K3 (siehe Abb. 8, die verwendeten Sensoren sind dort schwarz markiert). In einem nächsten Schritt wurden drei Zeitfenster genauer eingegrenzt, indem die konsekutiven Datenpunkte ausgewählt wurden, die signifikante Merk-Testreiz-Ähnlichkeitseffekte ($p < .001$) an jedem Sensor der jeweiligen Sensorgruppe aufwiesen. Die resultierenden Sensorgruppen und Zeitfenster umfassten folglich ausschließlich Datenpunkte, die ANOVA-Ergebnisse mit $p < .001$ aufwiesen. Die resultierenden Zeitfenster lagen bei 345 - 411 ms, 455 - 565 ms und 618 - 735 ms für die Komponenten K1, K2 und K3. Schließlich wurde für jede auf diesem Wege über ihre Sensorgruppe und ihr Zeitfenster definierte Komponente das mittlere magnetoenzephalographische Signal der Einzelbedingungen berechnet.

Die Follow-up-Analysen wurden dann als eine Serie von t-Tests durchgeführt, die Unterschiede zwischen den Einzelbedingungen (übereinstimmend versus ähnlich;

übereinstimmend versus unähnlich; ähnlich versus unähnlich) auf Signifikanz testeten. Um zusätzlich zu erhärten, dass die Reihung der Bedingungen auf der Gruppenebene in der untersuchten Stichprobe tatsächlich relativ konsistent zu finden war, wurden die Versuchspersonen kategoriell nach Maßgabe ihres nominellen Musters der Reihung der Aktivitäten aufgeteilt. Das heißt beispielsweise für den Vergleich von mit einem Merkreiz übereinstimmenden Testreizen zu ähnlichen Testreizen, dass die Versuchspersonen entsprechend ihrer neuronalen Aktivität entweder dem Muster übereinstimmend > ähnlich oder ähnlich > übereinstimmend zugeordnet wurden. Die beobachteten Häufigkeiten wurden dann mittels χ^2 -Tests auf Verschiedenheit von einer Gleichverteilung getestet.

Für Komponente K1 bestätigten follow-up Tests das graduell variierende Aktivitätsmuster, das bereits deskriptiv in den EKF Zeitverläufen beobachtet worden war: Übereinstimmende Testreize lösten stärkere Aktivität aus als ähnliche ($t_{16} = 2.927, p = .009$) und unähnliche Testreize ($t_{16} = 4.853, p < .001$). Zusätzlich zeigten ähnliche Testreize stärkere Aktivität als unähnliche Testreize ($t_{16} = 3.156, p = .006$). Das Muster stärkerer Aktivierung für übereinstimmende im Vergleich zu unähnlichen Testreizen war in 15 von 17 Versuchspersonen nominell vorhanden ($\chi^2_{(1)} = 9.941, p = .002$), und ähnliche verglichen mit unähnlichen Testreizen fanden sich in 13 von 17 Versuchspersonen ($\chi^2_{(1)} = 4.765, p = .029$). Diese Effekte waren also in der untersuchten Stichprobe recht konsistent zu finden. Des Weiteren wurde in 12 von 17 Versuchspersonen das passende Muster beobachtet, dass die Aktivität bei übereinstimmenden Testreizen die durch ähnliche Testreize ausgelöste Aktivität nominell überstieg ($\chi^2_{(1)} = 2.882, p = .089$), was als Trend betrachtet werden kann.

Insgesamt fand sich also ein graduell variierendes Aktivitätsmuster in Abhängigkeit von der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit, kurz gefasst: Übereinstimmend > ähnlich > unähnlich.

Der Zeitverlauf von K1 schien visuell betrachtet eine biphasische Antwort zu zeigen, in dem übereinstimmende und ähnliche Testreize sich an späteren Zeitpunkten unterschieden, nicht jedoch zu frühen Zeitpunkten. Um dies ergänzend zu explorieren, wurde die Gesamtkomponentendauer in zwei Hälften gleicher Dauer unterteilt und für jede von diesen die Differenz zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen berechnet. Der Vergleich dieser Differenzen (t-Test für abhängige Werte) ergab, dass sich übereinstimmende und ähnliche Testreize tatsächlich in der späten Phase von K1 stärker unterschieden ($t_{16} = -3.56, p = .002$). Dieses Muster wurde in 15 von 17 Versuchspersonen beobachtet ($\chi^2_{(1)} = 9.941, p = .002$). Im Gegensatz dazu fand sich keine signifikante Differenzierung über die Zeit für übereinstimmende im Vergleich zu unähnlichen Testreizen ($t_{16} = -1.219, p = .240$), und 11 von 17 Versuchspersonen zeigten eine nominell größere Differenz in der späten Hälfte von K1 ($\chi^2_{(1)} = 1.471, p = .225$). Während unähnliche Testreize sich von übereinstimmenden über den gesamten Verlauf von K1 in vergleichbarem Maß unterschieden, entwickelte sich die Differenzierung zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen also im Verlauf der Zeit.

Rein deskriptiv betrachtet waren die Aktivierungen von Komponente K2 invers zur Schwierigkeit der Aufgabenbedingungen geordnet (unähnlich > übereinstimmend > ähnlich). Post hoc t-Tests ergaben, dass sich alle Bedingungen signifikant voneinander unterschieden (übereinstimmender versus ähnlicher Testreiz $t_{16} = 2.950, p = .009$; übereinstimmender versus unähnlicher Testreiz $t_{16} = -3.867, p = .001$; ähnlicher versus unähnlicher Testreiz $t_{16} = -5.213, p < .001$). Auch wurden diese Effekte auf nominellem Niveau hochgradig konsistent in der Stichprobe beobachtet: Unähnliche Testreize zeigten eine stärkere Aktivierung als ähnliche in allen 17 Versuchspersonen ($\chi^2_{(1)} = 17, p < .001$) und übertrafen auch die Aktivierung bei übereinstimmenden Testreizen in 14 von 17 Versuchspersonen ($\chi^2_{(1)} = 7.118, p = .008$). Ebenfalls war die K2-Aktivierung für

übereinstimmende Testreize im Vergleich zu ähnlichen bei 14 von 17 Versuchspersonen nominell erhöht ($\chi^2_{(1)} = 7.118, p = .008$).

In Komponente K3 unterschieden sich rein visuell betrachtet übereinstimmende von beiden nicht mit einem Merkreiz übereinstimmenden Testreizen, ohne weiter zwischen ähnlichen und unähnlichen Testreizen zu diskriminieren. Post hoc t-Tests ergaben, dass dies auch auf statistischer Ebene zutrifft: Übereinstimmende Testreize brachten stärkere Aktivierungen mit sich als sowohl ähnliche ($t_{16} = 4.947, p < .001$) wie auch unähnliche ($t_{16} = 4.638, p < .001$) Testreize. Entsprechend der Erwartungen an eine Komponente, welche die Klassifizierung in positive und negative Wiedererkennungsantworten abbildet (Kriteriumstestung in den „summed similarity“-Modellen), unterschieden sich ähnliche und unähnliche Testreize hingegen nicht annähernd signifikant ($t_{16} = -0.721, p = .481$). Diese Ergebnisse waren wiederum recht konsistent in der untersuchten Stichprobe zu finden: 15 bzw. 16 von 17 Versuchspersonen zeigten stärkere Aktivierungen auf übereinstimmende verglichen mit ähnlichen ($\chi^2_{(1)} = 13.235, p < .001$) und unähnlichen Testreizen ($\chi^2_{(1)} = 9.941, p = .002$). Ob jedoch ähnliche oder unähnliche Testreize nominell höhere Aktivierungen zeigten, war vollständig inkonsistent: In etwa der Hälfte der Versuchspersonen (8 von 17) fand sich das erstgenannte Muster ($\chi^2_{(1)} = 0.059, p = .808$).

Die Merk-Testreiz-Ähnlichkeits-bezogene Analyse der MEG-Daten lieferte somit eine empirische neurowissenschaftliche Grundlage für die Annahme unterschiedlicher neuronaler Korrelate für die angenommenen, unterschiedlichen Teilprozesse der Wiedererkennung im Arbeitsgedächtnis. Zusammenfassend zeigte K1 einen monotonen Anstieg der Aktivierung mit zunehmender perzeptueller Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz, was genau der grundlegenden Erwartung an einen Prozess der Summation der Ähnlichkeitswerte entspricht. Im Gegensatz hierzu fand sich in K3 ein potentielles Korrelat

des angenommenen Kriteriumstests, der die Klassifikation übereinstimmender versus nicht übereinstimmender Reize und damit die Wiedererkennungsentscheidung bewerkstelligen soll. Zusätzlich fand sich mit K2 eine Komponente, die zeitlich zwischen K1 und K3 angeordnet war und sich entsprechend der Wiedererkennungsschwierigkeit verhielt.

3.3.2.1.2 Anzahl Merkreize

Für den Faktor Anzahl Merkreize wurde ein signifikanter Anstieg ($p < .05$ FDR-korrigiert) der EKF-Aktivität zwischen etwa 350 und 450 ms an rechts parieto-occipitalen Sensoren beobachtet (K4) (Abb. 8, vierte Zeile), wenn drei anstelle von nur einer Farbe gemerkt werden musste.

In Bezug auf die beschriebenen Ähnlichkeitseffekte hatte die FDR-korrigierte Signifikanzschwelle einem unkorrigierten Wert von $p < .0016$ entsprochen, wohingegen dieser Wert bezüglich der Anzahl Merkreize mit $p < .000067$ deutlich niedriger lag. Entsprechend der adaptiven Anpassung der Signifikanzschwelle im Rahmen der Adjustierung der false discovery rate kann vermutet werden, dass die Effekte der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit räumlich und / oder zeitlich stärker ausgedehnt waren bzw. im Durchschnitt betrachtet stärker, sodass eine Rate von 5% falsch positiven Befunden erst bei deutlich höheren unkorrigierten Wahrscheinlichkeitswerten zu erwarten war. Eine Reanalyse des Effekts der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit mittels eines permutationsstatistischen Verfahrens, das im Gegensatz zur FDR starke Kontrolle über den Anteil falsch-positiver Ergebnisse erlaubt, ergab weitgehend mit den Ergebnissen der FDR-Analyse übereinstimmende Ergebnisse. Es kann also davon ausgegangen werden, dass der hier hauptsächlich interessierende Effekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit durch die FDR adäquat für multiple Vergleiche korrigiert wurde und diese nicht übermäßig liberal

ausfiel. Die Gesamtanalyse wurde nicht mittels Permutationsstatistik durchgeführt, da kein allgemein akzeptierter Ansatz zur permutationsstatischen Analyse mehrfaktorieller Designs existiert.

Um angesichts der Diskrepanz der FDR-basierten p-Wertschwellen dennoch auch die Effekte der Anzahl Merkreize anhand einer vergleichbaren Schwelle zu explorieren, wurden diese zusätzlich mit einer liberalen Schwelle von $p < .001$ analysiert. Dies erbrachte, dass o.g. parieto-occipitale Aktivität nach etwa 210 ms begann und etwa 500 ms nach Beginn der Wiedererkennungsphase endete. Zusätzliche Aktivierungen bei drei Merkreizen (verglichen mit einem Merkreiz) wurden zudem an links temporalen (290 - 370 ms), zentralen (370 - 470 ms), links frontalen (440 - 500 ms) und wiederum links temporalen Sensoren (740 – 870 ms) beobachtet.

Anhand einer für jeden Sensor und Zeitpunkt vergleichbaren Signifikanzschwelle waren Effekte von Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und Anzahl Merkreize somit in weitaus ähnlicherem Ausmaß beobachtbar. Die mittels FDR erzielten Ergebnisse erlauben daher nicht ohne weiteres die Aussage, dass die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit im Vergleich zur Anzahl Merkreize eine dominante Rolle in der Wiedererkennung spielt.

3.3.2.1.3 Interaktion Anzahl Merkreize \times Merk-Testreiz-Ähnlichkeit

Es wurde zu keinem Zeitpunkt und an keinem Sensor eine signifikante Interaktion der Anzahl Merkreize mit der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit beobachtet.

3.3.2.1.4 Räumliche und zeitliche Trennbarkeit der Komponenten

Die bisherigen Ergebnisse haben gezeigt, dass deskriptiv unterschiedliche Merk-Testreiz-Ähnlichkeits-bezogene Effekte (K1, K2 und K3) zu unterschiedlichen Zeitpunkten und an unterschiedlichen Sensoren gefunden werden konnten. Um die vermutete zeitliche wie räumliche Spezifität auch statistisch zu testen, wurde eine „leave-one-out“-Prozedur verwendet, mittels der sichergestellt wurde, dass die statistische Testung unabhängig von der Selektion von Sensorgruppen und Zeitfenstern war. Im Rahmen dieser Prozedur wurden Sensorgruppen und Zeitfenster für jede Versuchsperson auf Basis der Daten aller anderen Versuchspersonen definiert. Das heißt, die Daten aller außer einer Versuchsperson wurden mittels ANOVAs über alle Sensoren und Zeitpunkte analysiert, um signifikante Effekte zu identifizieren und damit Sensorgruppen und Zeitfenster zu definieren. Schließlich wurden die Daten der ausgelassenen Versuchsperson mittels dieser Sensorgruppen und Zeitfenster extrahiert und gemittelt. Dieses Vorgehen wurde reihum wiederholt, bis die Komponentendaten aller Versuchspersonen extrahiert waren. Um sicherzustellen, dass über die 17 Analysen hinweg die individuellen Daten aus grob vergleichbaren räumlichen wie zeitlichen Positionen extrahiert wurden, wurden drei grobe Sensorgruppen vorsezifiziert (alle links anterioren Sensoren, Sensorgruppe 1 (SG1); alle rechts posterioren Sensoren, SG2; alle rechts anterioren Sensoren, SG3), innerhalb derer die signifikanten Sensoren selektiert und deren mittlere Aktivität extrahiert wurde. Die Extraktion fand für drei grob vorsezifizierte Zeitfenster statt (300 - 450 ms, Zeitfenster 1, ZF1; 450 – 600 ms, ZF2; 600 – 750 ms, ZF3).

Die resultierenden Daten der unabhängig definierten Sensorgruppen und Zeitfenster wurden dann in einer $3 \text{ (SG)} \times 3 \text{ (ZF)} \times 2 \text{ (Anzahl Merkreize)} \times 3 \text{ (Merk-Testreiz-Ähnlichkeit)}$ -ANOVA mit Messwiederholung auf allen Faktoren analysiert. Die angenommene räumliche und zeitliche Selektivität der Komponentenaktivität sollte sich in

einer signifikanten Interaktion zwischen Sensorgruppe, Zeitfenster und Merk-Testreiz-Ähnlichkeit niederschlagen. Genau dies zeigten die Ergebnisse ($F_{(3,54,56,69)} = 10.82, p < .001$): Das ähnlichkeitsbezogene Aktivierungsmuster änderte sich in Abhängigkeit von der Sensorgruppe und dem Zeitfenster und zeigt somit zeitliche wie räumliche Selektivität der Komponenten K1, K2 und K3. Eine vollständige Liste aller Effekte sowie eine Abbildung der Aktivitäten der drei Sensorgruppen in den drei Zeitfenstern findet sich in Anhang B (Tabelle B-2; Abbildung B-1).

3.3.2.1.5 Korrelationen zum Verhalten

Korrelationen von Hirnaktivität und Verhalten können Aktivierungen mit potentiell direkter behavioraler Relevanz entdecken. Um zu explorieren, welche Komponentenaktivitäten mit der behavioralen Performanz zusammenhängen, wurde der nicht-parametrische Diskriminationsindex A' (Grier, 1971) als Maß für die individuelle Fähigkeit, zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen zu unterscheiden, verwendet. Unähnliche Testreize wurden hingegen nicht einbezogen, da diese von einem großen Teil der Versuchspersonen perfekt bearbeitet wurden. Griers A' ist ein Sensitivitätsindex, der aus den beobachteten Wahrscheinlichkeiten von korrekt positiven („hits“) und falsch positiven Antworten („false alarms“) errechnet wird, und Werte zwischen 0.5 (Diskriminationsperformanz auf Zufallsniveau) und 1 (perfekte Diskrimination) annehmen kann. Der A' -Index wurde für jede Komponente mit der Differenz der EKF-Amplituden von übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen korreliert („Spearman's ρ “).

Als Ergebnis fanden sich signifikante Assoziationen zwischen Hirnaktivität und Verhalten ausschließlich für Komponente K3 ($\rho = .527, p = .032$); alle anderen

Korrelationen erwiesen sich als nicht signifikant (K1: $\rho = - .245$, $p = .342$; K2: $\rho = .127$, $p = .625$). Eine starke Signaldifferenz zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen an rechts frontalen Sensoren war also mit einer guten Diskriminationsleistung assoziiert.

Neben der Diskrimination als solcher nutzen Versuchspersonen liberale versus konservative Kriteriumsniveaus der summierten Ähnlichkeit, was in einer höheren versus niedrigeren Anzahl von positiven Antworten („ja, der Testreiz entspricht einem der Merkreize“) resultiert. Diese interindividuellen Unterschiede können durch Indizes des Bias in Richtung positiver oder negativer Antworten abgebildet werden. Hier wurde der nicht-parametrische Index B'' verwendet (Grier, 1971), der Werte von -1 bis 1 annehmen kann. Niedrigere Werte repräsentieren hier eine Tendenz zu „ja, Übereinstimmung“-Antworten. Die Korrelationen zwischen Hirnaktivierung und Bias ergab einen Zusammenhang zwischen K3 und B'' ($\rho = - .706$, $p = .002$). Dies bedeutet, dass Versuchspersonen, die öfter mit „ja, Übereinstimmung“ antworteten, eine stärkere Signaldifferenzierung zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen aufwiesen. Wiederum wurden für die anderen Komponenten keine signifikanten Zusammenhänge beobachtet (K1: $\rho = - .017$, $p = .951$; K2: $\rho = - .311$, $p = .223$).

Schließlich wurden Korrelationen zwischen der Komponentenaktivität und der beobachteten Reaktionszeit berechnet. Um auch individuelle Unterschiede in der allgemeinen Reaktionsgeschwindigkeit zu berücksichtigen, wurden die Reaktionszeitunterschiede zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen an ihrem individuellen Mittelwert normalisiert. In Übereinstimmung mit der Wiedererkennungsgenauigkeit fand sich auch bezüglich der Reaktionszeiten ein Zusammenhang zwischen der Aktivität von Komponente K3 und dem Verhalten ($\rho = - .777$, $p < .001$). Dieser Zusammenhang war negativ, da die Antwortlatenzen bei ähnlichen

Testreizen verlängert waren. Je größer die Signaldifferenz zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen in K3, desto schneller wurde auf übereinstimmende im Vergleich zu ähnlichen Testreizen geantwortet. Während der Zusammenhang zu K2 ebenfalls knapp signifikant wurde ($\rho = - .490, p = .048$), ergab sich wiederum keinerlei Zusammenhang zu K1 ($\rho = .032, p = .910$).

3.3.2.1.6 Interkorrelationen der Komponenten

K2 zeigte eine Reihung der Antwortamplitude entsprechend der Einfachheit der Wiedererkennung, d.h. die Amplitude bei unähnlichen Testreizen war die größte, gefolgt von übereinstimmenden Testreizen; ähnliche Testreize hingegen erzielten die geringsten Aktivierungen. Diese Aktivität schien jedoch weder direkt zur Summation der Ähnlichkeitswerte noch zur Kriteriumstestung in Beziehung zu stehen. Um zu explorieren, ob K2 dennoch eine identifizierbare Rolle im Prozess des Abgleichs zwischen Gedächtnisinhalten und dem Testreiz spielte, oder aber eher anderen Aufgabenanforderungen diene, wurden Korrelationen zwischen K2 und den anderen Komponenten berechnet. Während sich keine signifikante Assoziation zu K1 ergab ($r = - .348, p = .170$), fand sich ein starker Zusammenhang zur zeitlich nachfolgenden K3 ($r = .627, p = .007$).

Auf Modellebene sind die Summation der Ähnlichkeitswerte und das Testen der resultierenden „summed similarity“ gegen ein Kriterium unabhängige Prozesse. Folglich sollten auch deren neuronale Repräsentationen unkorreliert sein. Explorative Korrelationen zwischen K1 und K3 ergaben niedrige, nicht signifikante Werte ($r = -.297, p = .246$) und entsprachen folglich dieser Annahme. Diese Analyse, die inhaltlich auf die Abwesenheit von Effekten abzielt, erlaubt jedoch keine starke Aussage.

3.3.2.2 Enkodierungs- und behaltensbezogene EKF's

Die meisten Arbeitsgedächtnisstudien betrachten die Aktivität während der Enkodierung und der Behaltensphase. Zur Überprüfung der Vergleichbarkeit der hier erzielten Ergebnisse wurden EKF's in Bezug auf diese Aufgabenphasen berechnet. Da diese nicht von inhaltlichem Interesse für diese Studie waren, werden sie in dem folgenden Abschnitt nur in Kurzform dargestellt. Während der Dauer des Behaltensintervalls war persistierende Aktivität an frontozentralen Sensoren erkennbar, die stärker ausgeprägt war, wenn drei Farben gemerkt werden mussten (siehe Abbildung 9). Derartige andauernde Aktivität während des Behaltens wurde in zahlreichen Studien über unterschiedliche physiologische Maße, Reizmaterialien und experimentelle Protokolle beobachtet (siehe Überblicksartikel von Postle, 2006; Linden, 2007) und als Kennzeichen der Aufrechterhaltung aktiver Repräsentationen bzw. des Einsatzes attentionaler Ressourcen im Dienste der Aufrechterhaltung von Arbeitsgedächtnisinhalten interpretiert. In der vorliegenden Studie waren sie bilateral an frontozentralen Sensoren lokalisiert und entsprachen daher eher dem frontalen als dem parietalen Aspekt des meist ko-aktivierten frontoparietalen Netzwerks.

Da die Manipulation der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit ausschließlich die Wiedererkennungsphase betraf, konnten diesbezüglich in der Enkodierungs- und der Behaltensphase keinerlei signifikante Effekte nachgewiesen werden. Gleiches galt für die Interaktion der Anzahl Merkreize mit der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. Dies könnte als Validierung der Pseudorandomisierungsprozedur gesehen werden, die zur trialweisen Auswahl der Merk- und Testreize verwendet wurde.

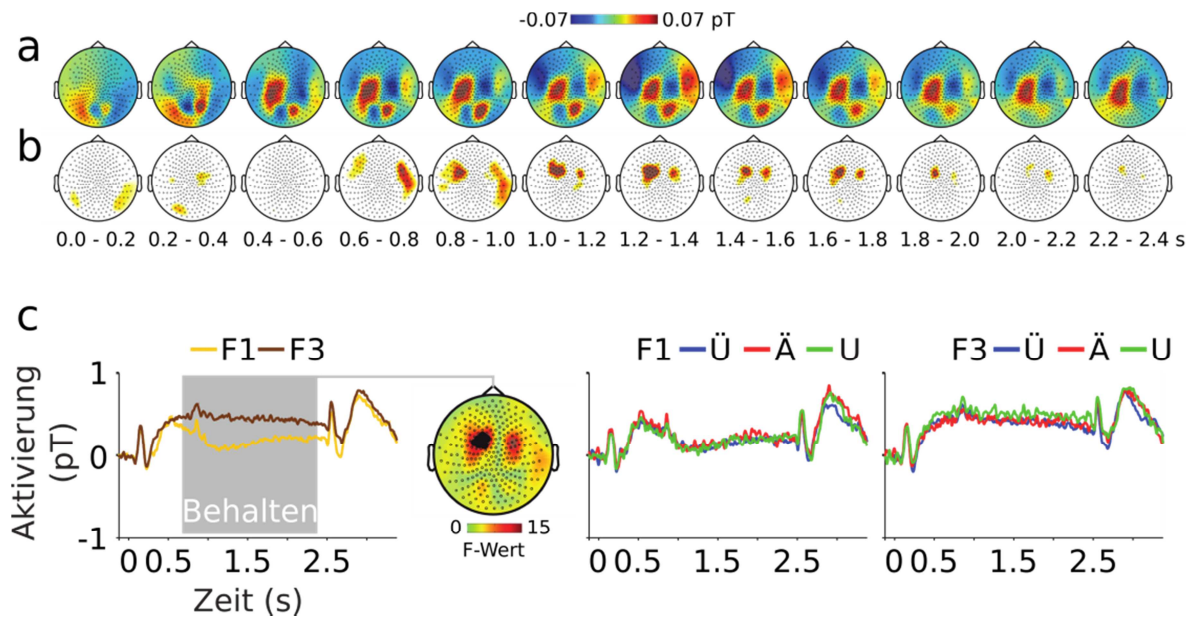


Abbildung 9. Enkodierungs- und behaltensbezogene EKF. (a) MEG-Aktivität während der Enkodierungs- und der Behaltensphase, gemittelt über alle Bedingungen und Versuchspersonen. Die Aktivität ist als Serie spline-interpolierter topographischer Karten (jeweils gemittelt über Zeitfenster von 0.2 s Dauer) dargestellt. (b) Haupteffekt der Anzahl Merkreize während der Enkodierungs- und der Behaltensphase. Die Effekte wurden anhand von Varianzanalysen mit Messwiederholung für jeden Zeitpunkt und Sensor bestimmt. Zur Korrektur für multiple Vergleiche wurde die false discovery rate ($p < .05$) verwendet. (c) Zeitverlauf der Aktivität über die Enkodierungs-, Behaltens- und Abrufphase. Der Zeitverlauf zeigt das Mittel der Aktivität von sieben links zentralen Sensoren, die als schwarze Punkte in der topographischen F-Wert-Karte eingezeichnet sind. Linke Teilabbildung: Zeitverläufe der Aktivität bei einer Anzahl zu merkender Reize von eins (F1) und drei (F3), gemittelt über die unterschiedlichen Testreizarten. Der grau hinterlegte Bereich kennzeichnet die Behaltensphase. Linke mittlere Teilabbildung: Spline-interpolierte F-Wert-Karte des Haupteffekts der Anzahl Merkreize, gemittelt über die Dauer der Behaltensphase (1.7 s). Rechte mittlere / rechte Teilabbildung: Aktivitätsverläufe für übereinstimmende (Ü), ähnliche (Ä) und unähnliche (U) Testreize, separat für Durchgänge mit einer versus drei zu merkenden Reizen.

3.4 Diskussion

Das Arbeitsgedächtnis stellt einen mentalen Arbeitsraum für kognitive Operationen und die zielgerichtete Interaktion mit der Umgebung bereit. Während seine Kapazitätsbegrenzungen und die Mechanismen der aktiven Aufrechterhaltung von Informationen ausgiebig mittels bildgebenden Methoden untersucht worden sind, haben die neuronalen Grundlagen der Wiedererkennung aus dem Arbeitsgedächtnis nur wenig Aufmerksamkeit erfahren. Aus einer kognitiven Perspektive wurde vorgeschlagen, dass zwei unterschiedliche Prozesse essentiell für die Wiedererkennung sind. Dies sind die Bestimmung des Grades der Übereinstimmung zwischen den Merkreizen und dem Testreiz (Ähnlichkeitssummation) und die Evaluation des resultierenden Ähnlichkeitswertes im Hinblick auf ein kritisches Niveau, das als Kriterium für die Entscheidung zwischen „ja, der Testreiz stimmt mit einem Testreiz überein“ (Wiedererkennung) und „nein, der Testreiz stimmt nicht überein“ (keine Wiedererkennung) dient (Kriteriumstest). In der vorliegenden Studie wurde die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit systematisch variiert, um neuronale Korrelate dieser Prozesse im Zeitverlauf der Wiedererkennung zu identifizieren. Als Ergebnis erbrachte dieses Vorgehen zwei anhand ihrer räumlich und zeitlich spezifischen Profile klar unterscheidbare EKF-Komponenten (K1 und K3), die mit der Ähnlichkeitssummation und dem Kriteriumstest assoziiert schienen. Zusätzlich war eine dritte, ebenfalls räumlich wie zeitlich distinkte Komponente K2 beobachtbar, welche die Schwierigkeit des Abgleichsprozesses im Rahmen der Wiedererkennung abbildete. Die simultane Variation der Anzahl Merkreize beeinflusste keine dieser drei Komponenten in signifikantem Ausmaß, erbrachte aber eine vierte Komponente, die stärkere Aktivierung bei höherer Anzahl Merkreize zeigte. Die Ergebnisse dieser Studie lieferten somit einen Nachweis unterscheidbarer neuronaler Grundlagen für die angenommenen Teilprozesse der Wiedererkennung aus dem Arbeitsgedächtnis.

Der summierte Ähnlichkeitswert und in der Folge die Wahrscheinlichkeit einer Wiedererkennung steigt mit größerer Ähnlichkeit des Testreizes zu den im Arbeitsgedächtnis behaltenen Merkreizen (Kahana und Sekuler, 2002; Zhou, Kahana und Sekuler, 2004). Wie erwartet ergab sich eine Komponente K1 (280 – 440 ms), die systematisch mit der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit zusammenhing, an links frontotemporalen Sensoren. Ab etwa 280 ms nach dem Einblenden des Testreizes differenzierte die MEG-Antwort zwischen Testreizen, die einem Merkreiz perzeptuell zumindest ähnlich sahen (ähnliche und übereinstimmende Testreize) und solche, die allen Merkreizen unähnlich waren. Erst etwas später, ab etwa 350 ms nach Testreizpräsentation, begann der Verlauf zusätzlich zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen zu divergieren und entsprach dann vollständig dem erwarteten Muster einer graduellen Variation der neuronalen Aktivität in Abhängigkeit von der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. Übereinstimmende Testreize lösten also die stärksten Aktivierungen aus, obwohl ähnliche Testreize schwieriger zu klassifizieren waren, was als starker Hinweis darauf gesehen kann, dass es tatsächlich der Grad der Übereinstimmung mit einem Merkreiz war, der diese Signale hervorbrachte und nicht die Schwierigkeit oder Dauer des Prozesses der Ähnlichkeitssummation. Angenommen, diese Komponente stellt eine neuronale Implementation der summierten Ähnlichkeit dar, würde dies nahe legen, dass diese Summation nicht gleichförmig verläuft, sondern vielmehr einem temporalen Gradienten folgt: Neuronale Signale einer klaren Abweichung zwischen Merk- und Testreiz waren als erste beobachtbar, während die Unterscheidung zwischen ähnlichen und übereinstimmenden Testreizen erst später auf neuronaler Ebene sichtbar wurde. Das für visuelle Informationsverarbeitung angenommene Fortschreiten der Erkennung von Grob- zu Feininformation (Goffaux et al., 2011; Hegde, 2008; Peyrin et al., 2010) könnte als Grundlage auch für die Ähnlichkeitssummation dienen. Da die Differenzierung zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen eine detailliertere perzeptuelle Analyse

erfordert, sollte sie entsprechend nach einer initialen Phase der Grobanalyse folgen, die wiederum eventuell bereits ausreichend Informationen für eine Unterscheidung von unähnlichen Testreizen und ähnlicheren (ähnliche und übereinstimmende Testreize) liefern könnte. Der genaue Inhalt der Verarbeitung von grob nach fein ist mit den hier verwendeten Farbreizen nicht bestimmbar. Während unähnliche Testreize immer einer groben Farbkategorie („grün“, „rot“) angehörten, in der keiner der Merkreize repräsentiert war, fielen ähnliche und übereinstimmende Testreize in die gleiche Grobkategorie (z.B. zwei bläuliche Farben). Eine Grobkategorisierung wäre folglich nicht ausreichend für ihre Unterscheidung. Ob der Inhalt der Verarbeitung von grob nach fein nun am besten als eine Verarbeitung von Grobkategorien zu Informationen innerhalb einzelner Kategorien oder aber als ein kontinuierlich fortschreitender Informationsakkumulationsprozess zu verstehen ist, bleibt daher eine offene Frage. Alternativ könnte das beobachtbare zweiphasige Muster auch die Aktivität von zwei unterschiedlichen Prozessen anzeigen, z.B. einer attentionalen und einer gedächtnisbasierten Komponente. Ausgehend von der Annahme, dass Arbeitsgedächtnisinhalte im Fokus der Aufmerksamkeit liegen, könnten sowohl übereinstimmende als auch ähnliche Testreize attentional mit hoher Priorität verarbeitet werden, die in einer relativ frühen Differenzierung dieser beiden von unähnlichen Testreizen resultieren könnte. Um ähnliche von übereinstimmenden Testreizen zu unterscheiden, könnte aufgrund des erforderlichen höheren Grades an Genauigkeit der perzeptuellen Analysen zusätzlich ein Prozess der Gedächtnissuche notwendig werden, der langsamer verläuft oder später als attentionale Prozesse angestoßen wird (siehe auch Hyun et al., 2009). Auf der Basis von Oberauers (2002) Annahme, dass der Fokus der Aufmerksamkeit jeweils nur einen Gedächtnisinhalt zur direkten Verarbeitung fassen kann, wäre dann allerdings zu vermuten, dass bei erhöhter Anzahl Merkreize die Wahrscheinlichkeit sinkt, dass genau das durch den Testreiz abgefragte Merkinhalt sich im Fokus befindet: Wenn nur ein Reiz zu merken ist, wäre der abgefragte Reiz in allen

Durchgängen im Fokus, während dies bei drei zu merkenden Reize nur in einem Drittel der Durchgänge der Fall gewesen wäre. Es wäre daher zu erwarten gewesen, dass sich eine Interaktion der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und der Anzahl Merkreize finden lässt, was in dieser Studie nicht der Fall war. Dieses Problem läge nicht vor, wenn nicht eine attentionale top-down-Priorisierung durch den gemerkten Inhalt im Fokus der Aufmerksamkeit vorläge, sondern die Grobdiskriminierung bottom-up durch die Unähnlichkeit des Testreizes vermittelt wäre. Da das bloße Fehlen einer signifikanten Interaktion mit der Anzahl Merkreize keinen Nachweis deren Abwesenheit darstellt, lässt sich hier jedoch keine empirisch fundierte Entscheidung zwischen den top-down- und bottom-up-Alternativen ableiten.

Zusammenfassend könnte das zwei-phasische Muster Ausdruck eines Verlaufs der Verarbeitung von grob nach fein sein, der entweder Ausdruck einen einzelnen kontinuierlichen Informationsakkumulationsprozesses oder auch einer differentiellen Verarbeitung von Informationen innerhalb versus zwischen Kategorien sein könnte, oder auch einer Kombination von attentionalen und gedächtnisbezogenen Prozessen.

Unabhängig von der konkreten Interpretation zeigen die Ergebnisse dieser Studie deutlich, dass auf neuronaler Ebene ein zeitlicher Gradient in der Aktivität derjenigen Komponente vorlag, welche mutmaßlich mit der Ähnlichkeitssummutation zusammenhängt.

Später im Zeitverlauf wurde eine kategorisierungsspezifische Modulation der Hirnaktivität an rechts frontotemporalen Sensoren erkennbar. Diese Komponente K3 zeigte sich sensitiv für die Unterscheidung zwischen übereinstimmenden und nicht mit einem Merkreiz übereinstimmenden Testreizen, unabhängig davon, ob die letztgenannten dem Merkreiz ähnlich oder unähnlich sahen. K3 entsprach damit den Erwartungen an neuronale Aktivität, die mit der angenommenen Kriteriumstestung in Verbindung steht. Signifikante Unterschiede zwischen übereinstimmenden und nicht übereinstimmenden Testreizen

wurden zwischen 600 und etwa 900 ms nach dem Beginn der Wiedererkennung an rechts frontalen Sensoren beobachtet. In Einklang mit der angenommenen Funktion des Kriteriumstests, die Klassifikation von Testreizen als übereinstimmend oder nicht durchzuführen und also die Entscheidung zu vermitteln, ob eine positive oder negative Antwort erfolgt, fand sich eine starke Assoziation des Ausmaßes der Differenzierung auf neuronaler Ebene und der behavioralen Diskriminationsleistung. Je besser die Signale neuronal differenzierten, desto besser war die Diskriminationsleistung der Versuchsperson. Dieser Zusammenhang fand sich exklusiv für K3, war für die vorangehenden Komponenten K1 und K2 nicht nachweisbar. Die individuelle Wahl des kritischen Niveaus für den Kriteriumstest wird im Antwortbias abgebildet, d.h. in der Verzerrung des Antwortverhaltens in Richtung positiver oder negativer Antworten, die grundsätzlich als unabhängig von der Qualität der Diskrimination gilt. Die Analyse der Korrelation zwischen dem individuellen Bias und K3 ergab eine signifikante Assoziation in der Form, dass Personen, die ein hohes Unterscheidungskriterium anlegten, eine geringer ausgeprägte Differenzierung zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen in K3 zeigten (bzw. niedrigere Kriterien mit einer großen Signaldifferenz einher gingen). Dieser Zusammenhang kann als weiterer Hinweis darauf gesehen werden, dass die neuronale Aktivität bei K3 kriteriumsbezogene Operationen widerspiegelt.

Die letzten signifikanten Zeitpunkte der Ähnlichkeitssummutationskomponente K1 bei 440 ms lagen klar vor den ersten signifikanten Anteilen der Kriteriumstestkomponente K3, die sich etwa 600 ms nach dem Beginn der Wiedererkennungsphase fanden. Obwohl die Divergenz zwischen übereinstimmenden und nicht übereinstimmenden Testreizen deutlich früher beginnen könnte als dies aufgrund der statistischen Signifikanz von über Personen und viele Versuchsdurchgänge gemittelten Daten ersichtlich war, mag diese Beobachtung die Vermutung nahe legen, dass es sich bei Ähnlichkeitssummutation und Kriteriumstestung um zeitlich weitgehend getrennte, sequentielle Prozesse handelt.

Weitere Untersuchungen, insbesondere solche mit großen Trialzahlen auf individueller Ebene, sind notwendig. Auch ohne hierzu eine gesicherte Aussage treffen zu können wird deutlich, dass die vorliegenden Ergebnisse klar die Annahme der Existenz zweier unabhängiger Prozesse der Ähnlichkeitssumation und des Kriteriumstests, mit je unterschiedlichen neuronalen Korrelaten, als Teilkomponenten der Wiedererkennung unterstützen. Diese Prozesse gelten als wahrscheinlich nicht auf den Bereich der Wiedererkennung von Reizen aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis begrenzt. So wurde ein Prozess der Ähnlichkeitssumation als Basis der Bekanntheit von Reizen im episodischen Gedächtnis angenommen (McElree, 2006). In der Langzeitgedächtnisforschung werden der Eindruck von Bekanntheit (familiarity) und die Erinnerung (recollection) als in zwei unterschiedlichen EKP-Komponenten abgebildet angenommen: Eine frontale Bekanntheits-Komponente im Zeitraum von ca. 300 - 500 ms, die FN400 genannt wird, sowie eine spätere parietale positive Komponente („late positive component“, LPC), die in etwa von 400 bis 800 ms andauern und die Erinnerung anzeigen soll (z.B. Rugg und Curran, 2007). Die vielleicht am besten mit der vorliegenden Studie vergleichbare Langzeitgedächtnisstudie führte Curran (2000) durch: Er benutzte eine Wiedererkennungsaufgabe, in der die Diskrimination zwischen vorher gelernten sinnhaften Wörtern, ähnlichen Wörtern, bei denen zwischen Lernen und Abfrage die Pluralitätsform gewechselt wurde (d.h. es wurde ein Plural „s“ angehängt bzw. entfernt) und neuen, nicht gelernten Wörter gefordert war. Er zeigte, dass die FN400 mit der Bekanntheit der Wörter zusammenhing (neue > [gelernte = ähnliche] Wörter). Trotz Unterschieden im Paradigma und dem verwendeten Stimulusmaterial fällt auf, dass in der vorliegenden Studie die Komponente K1 identifiziert werden konnte, die in einem Zeitfenster und einer groben Lokalisierung beobachtbar war, die kompatibel zu Currans frontaler Komponente bei der Wiedererkennung aus dem Langzeitgedächtnis erscheint. Eine Bestätigung, dass eine möglicherweise zur FN400 passende Aktivität auch für bekanntheitsbasierte

Wiedererkennung aus dem Arbeitsgedächtnis vorliegt, lieferten Feredoes und Postle (2010) mittels transkranieller Magnetstimulation über dem lateralen präfrontalen Cortex: Die Autoren störten die Aktivität des inferioren frontalen Cortex 200 versus 500 ms nach Beginn der Testreizdarbietung in einer typischen delayed match-to-sample-Aufgabe, wie sie auch in der vorliegenden Studie verwendet wurde. TMS hatte nur bei früher Anwendung (200 ms) einen Effekt auf die Performanz, und dieser Effekt fand sich selektiv für negative Testreize, die eine hohe Bekanntheit aufwiesen, weil sie im vorigen Versuchsdurchgang (aber nicht im aktuellen) Merkreize gewesen waren (proaktive Interferenz).

Insgesamt weisen somit unterschiedliche Evidenzen aus behavioralen, elektro- und magnetoenzephalographischen, TMS- und auch fMRT-Studien auf eine starke Rolle des linken lateralen Präfrontalkortex in der Verarbeitung von Bekanntheit sowohl im Rahmen der Wiedererkennung aus dem episodischem Gedächtnis als auch dem Arbeitsgedächtnis hin. Jedoch fehlen direkte Nachweise für diese Behauptung, d.h. Studien, die Arbeitsgedächtnis- und Langzeitgedächtniswiedererkennung gemeinsam hinsichtlich der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit untersuchen. Auch ist die Lokalisierung der in dieser Studie ermittelten MEG-Komponenten und deren Korrespondenz zu den Hirnregionen, die in fMRT-Studien beobachtet wurden (siehe unten), ohne eine formelle Quellenlokalisierung nur vorsichtig zu interpretieren.

Im Gegensatz zum annehmbaren Grad an Übereinstimmung zwischen K1 und FN400 konnte in dieser Studie keine funktionell passende parietale Komponente identifiziert werden, die in den angenommenen Zeitbereich der LPC gefallen wäre (lediglich K2 fiel immerhin in den angenommenen Zeitbereich, siehe unten). Stattdessen wurde kategorisierungsbezogene Aktivität in K3 an rechts frontalen Sensoren beobachtet, die am besten als kriteriumstestbezogen zu verstehen ist. Das bedeutet auch, dass sie als

Evaluation der Ergebnisse des Gedächtnisabrufs bzw. des Abgleichs zwischen Gedächtnisinhalten und Testreiz aufzufassen wäre und daher eine post-mnemonic Funktion erfüllt, keine direkte Funktion im Abruf als Gedächtnisoperation.

Folgt man der vielen EKP-Studien zum Langzeitgedächtnis implizit zugrunde liegenden Annahme, dass eine starke Korrespondenz zwischen dem kognitiven Prozess der Erinnerung und parietaler Aktivierung vorherrscht, könnten die Ergebnisse dieser Studie nahe legen, dass im Arbeitsgedächtnis Erinnerungsprozesse nicht notwendigerweise beteiligt sind. Vielmehr könnte deren Aktivität an spezifische Umstände gebunden sein, die es z.B. in stärkerem Maße erforderlich machen, dass Versuchspersonen den aktuellen Zielreiz unter Zuhilfenahme von episodischer oder sonstiger kontextueller Information beurteilen. Beispielsweise wurde LPC-ähnliche Aktivierung in einer Arbeitsgedächtnisstudie von Danker und Kollegen (2008) berichtet. In deren Paradigma wurden die Merkreize sequentiell enkodiert, nicht in einer simultanen Präsentation wie im vorliegenden Design. Dies könnte stärkere Interferenz zwischen den Gedächtnisrepräsentationen der einzelnen Reize hervorgerufen haben, insbesondere Maskierungseffekte und Anstrengungen, deren negativen Einflüsse zu mindern. Zudem ist jeder Merkreiz stärker einer spezifischen zeitlichen Episode zugeordnet, was zu einem stärkeren Engagement erinnerungsbezogener Prozesse geführt haben könnte.

Zeitlich zwischen K1 und K3 angesiedelt, ergab sich an rechts lateralen parietalen Sensoren die Komponente K2. Diese zeigte die größten Signalamplituden für unähnliche, gefolgt von übereinstimmenden Testreizen, und die niedrigsten Amplituden bei ähnlichen Testreizen. Dieses Muster legt eine enge Beziehung zur Schwierigkeit der Wiedererkennung nahe. Jedoch fand sich keine Korrelation zur behavioralen Diskriminationsleistung oder zum Antwortbias. Nichtsdestotrotz schien K2 nicht einfach die globale Arbeitsbelastung der Aufgabe abzubilden, sondern eher spezifisch die

Anstrengungen, die durch die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit gefordert waren. Diese Interpretation gründet sich auf zwei Beobachtungen: Erstens erhöht die Anzahl Merkreize den Aktivitätszustand in einem weit ausgedehnten Netzwerk frontoparietaler Regionen (Linden, 2007; Postle, 2006), hatte jedoch keinen signifikanten Einfluss auf die Komponente K2 (siehe auch Abb. 8, zweite Zeile). Zweitens ergab die Analyse der Interkorrelationen zwischen K1, K2 und K3, dass die Aktivität von K2 statistisch substantiell mit der Stärke der später im Zeitverlauf auftretenden Komponente K3 in Verbindung stand. Eine starke Diskrimination zwischen übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen in K2 war also mit einer starken Signaldifferenz in K3 assoziiert. Folglich scheint eher die spekulative Annahme naheliegend, dass K2 eher die Schwierigkeit der Wiedererkennung abbildet als ein prozess-unspezifisches Schwierigkeitssignal. Diese Interpretation steht in Übereinstimmung mit Studien aus dem Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung, die gezeigt haben, dass sich schwierigkeitsbezogene neuronale Aktivität in Signalen zeigen kann, die klar von diskriminationsbezogenen Aktivitäten unterscheidbar sind (Grinband et al., 2006; Philiastides et al., 2006). Philiastides und Kollegen (2006) identifizierten zwei EKP-Komponenten (eine eher frühe, eine eher späte), die beide die Genauigkeit einer perzeptuellen Diskriminationsleistung abbildeten. Ähnlich der vorliegenden Studie fanden sie eine dritte Komponente, die zeitlich zwischen den beiden angeordnet war und in enger Beziehung zur Aufgabenschwierigkeit stand.

Neben den Komponenten, die sich auf die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit bezogen, fand sich während der Wiedererkennungsphase auch eine Komponente K4, die erhöhte Aktivität aufwies, wenn ein Testreiz mit drei anstelle mit nur einem Gedächtnisinhalt verglichen werden musste. Auf einer liberalen statistischen Schwelle (siehe Methoden) waren mit der Anzahl Merkreize assoziierte Aktivierungen zwischen in etwa 200 und 600 ms nach dem Einblenden des Testreizes evident, an frontalen, temporalen und vor allem parieto-occipitalen Sensoren. Von diesen erreichte jedoch nur ein eng umschriebener

Zeitbereich an wenigen Sensoren die verwendete FDR-korrigierte Signifikanzschwelle. Die zeitliche und räumliche Ausdehnung von Komponente K4 überlappte teilweise mit der vermutlich schwierigkeitenbezogenen Komponente K2 (siehe die F-Wert-Karten in Abb. 8), die Schwerpunkte der Aktivierungen waren jedoch klar unterschiedlich. Es scheint möglich, dass K4 eher die globalen attentionalen Aufgabenanforderungen aufgrund der erhöhten Anzahl Merkreize repräsentierte, während K2 eher spezifisch auf die Schwierigkeit der Wiedererkennung reagierte. Für diese Annahme mag sprechen, dass das lokale Maximum von K4 über posterior parietalen Arealen beobachtet wurde, die bekanntermaßen in Zusammenhang mit der Anzahl der im Arbeitsgedächtnis behaltenen Repräsentationen stehen (Mitchell und Cusack, 2008; Todd und Marois, 2004; Xu und Chun, 2005). Ebenfalls in Übereinstimmung mit den vorliegenden MEG-Ergebnissen haben einige EEG-Studien wiedererkennungsbezogene Aktivitätsveränderungen mit zunehmender Anzahl Merkreize über parietalen und frontalen Arealen beobachtet, im Zeitraum von in etwa 300 - 600 ms (Bledowski et al., 2006; Morgan, Klein, Boehm, Shapiro und Linden, 2008; Strayer und Kramer, 1990; Talsma, Wijers, Klaver und Mulder, 2001; Wijers, Otten, Feenstra und Mulder, 1989). Welche kognitiven Prozesse es genau sind, die diesen wiedererkennungsbezogenen Effekt der Anzahl Merkreize hervorrufen, blieb jedoch unklar. Es sind diverse potentielle Ursprünge denkbar, z.B. Unterschiede in der neuronalen Gedächtnisenkodierung und -repräsentation, wenn eine größere Anzahl Reize zu merken sind, oder auch Prozesse innerhalb der Wiedererkennungsphase, wie die reduzierte Aufmerksamkeitszuwendung auf den Testreiz (aufgrund eines Mangels freier Ressourcen), reduzierte oder verlangsamte Enkodierung des Testreizes, oder die Notwendigkeit zur Interferenzverhinderung zwischen dem Testreiz und den Merkreizen. Diese können in der vorliegenden Studie nicht unterschieden werden. Nichtsdestotrotz kann aufgrund der unabhängigen Variation der Anzahl Merkreize und der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit immerhin ausgeschlossen werden, dass diese parietalen Aktivierungen auf

einem unkontrollierten Einfluss der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit beruhen: Je mehr Merkreize aus einer kleiner Reizmenge, die nur hinsichtlich einer begrenzten Anzahl Dimensionen variiert, wie z.B. Gesichter oder Farben, zufällig ausgewählt werden, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, dass ein zufällig gezogener Testreiz einem dieser Merkreize ähnlich sein wird. Bei einer reinen, unkontrollierten Zufallsauswahl sind Effekte der Anzahl Merkreize in der Wiedererkennungsphase daher oftmals durch die Merk-Zielreiz-Ähnlichkeit konfundiert. In der vorliegenden Studie wurde dieser Effekte eliminiert, indem alle Merkreize zueinander unähnlich waren und der Testreiz maximal einem der Merkreize ähnlich sah, unabhängig von der Anzahl Merkreize.

3.5 Schlussfolgerungen

Die vorliegende Studie erbrachte neurophysiologische Evidenz für die Annahme, dass Ähnlichkeitssummation und Kriteriumstest auf neuronaler Ebene abgebildet sind, und lokalisierte diese in klar unterscheidbaren neuronalen Korrelaten. In Zusammenhang mit anderen Studien legen die Ergebnisse nahe, dass es sich um gemeinsame Prozesse von Arbeits- und dem Langzeitgedächtnis handeln könnte, die zudem zumindest teilweise mit den Korrelaten der perzeptuellen Entscheidungsfindung überlappen, und daher in zahlreichen Verhaltensbereichen involviert sind.

Kapitel 4

Studie 3. Gedächtnismäßige Selektion und Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit

4.1 Einleitung

Studie 1 und 2 haben den Abruf im Kontext der Wiedererkennungsphase der klassischen delayed-match-to-sample-Aufgabe untersucht. Studie 3 setzte einen anderen Fokus: Im Verlauf zahlreicher alltäglicher wie auch höherer kognitiver Leistungen kommt es vor, dass eine oder wenige im Arbeitsgedächtnis behaltene Informationen zeitweilig oder kontextabhängig relevanter werden. Beispielsweise erfordert bereits eine einfache Zugreise Kenntnis von Abfahrtszeit und Gleisnummer, sowie Wagen- und Platznummer des reservierten Sitzplatzes. Während alle Informationen behalten werden sollten, sind diese nicht gleichzeitig abzurufen, sondern ihre Relevanz ist vom momentanen Kontext abhängig. Zunächst muss nur die Ankunft zu einer passenden Uhrzeit sichergestellt werden, am Bahnhof selbst wird dann erst einmal nur das Abfahrtsgleis relevant; erst am Gleis sind dann Wagen- und Platznummer wichtig.

Diese zeitweilige Priorisierung von Gedächtnisinhalten stellt einen wesentlichen Bestandteil der flexiblen Nutzung des Arbeitsgedächtnisses dar. Hier wird angenommen, dass, um dies zu erreichen, die transient besonders wichtigen Informationen abgerufen und in den Fokus der Aufmerksamkeit gerückt werden müssen. Dies entspricht Oberauers (2002) Vorstellung, dass ausschließlich der Inhalt des attentionalen Fokus direkt für kognitive Operationen verwendbar ist, während die anderen Inhalte zunächst abgerufen

werden müssen, um möglicherweise in den Fokus der Aufmerksamkeit zu gelangen. In Situationen, die es erforderlich machen, auf Grundlage ihrer momentanen Relevanz zwischen Arbeitsgedächtnisinhalten hin- und her zu wechseln, wären daher mindestens zwei Operationen notwendig: Ein Selektionsmechanismus, der den relevanten Inhalt aus dem Arbeitsgedächtnis abrufen und ein Aktualisierungsmechanismus, der den Fokus der Aufmerksamkeit auf diesen Inhalt ausrichtet. Folgt man der Konzeption, dass Arbeitsgedächtnis als Produkt der funktionellen Interaktion von Aufmerksamkeits- und Gedächtnissystemen (z.B. Postle, 2006) aufzufassen ist, könnten für diese Bestandteile der Priorisierung, d.h. die gedächtnismäßige Selektion und die Aktualisierung des attentionalen Fokus, unterscheidbare neuronale Korrelate nachweisbar sein. Die vorliegende Studie zielte darauf ab, diese potentiell unterscheidbaren neuronalen Korrelate mittels einer neuartigen räumlichen Arbeitsgedächtnisaufgabe zu identifizieren, die eine unabhängige Manipulation von Selektion und Aktualisierung ermöglichte.

4.2 Methoden und Materialien

4.2.1 Versuchspersonen

19 rechtshändige Versuchspersonen mit normalem Sehvermögen wurden für fMRT- und Verhaltensmessungen rekrutiert und gaben ihre informierte schriftliche Einwilligung zur freiwilligen Studienteilnahme. Die Studie wurde mit Zustimmung des lokalen Ethikkomitees durchgeführt. MRT-Daten zweier Versuchspersonen gingen aufgrund starker Kopfbewegungen (> 10 mm) bzw. aufgrund von Auffälligkeiten in der strukturellen Aufnahme nicht in die Auswertung ein. Die folgenden Analysen basierten folglich auf den übrigen 17 Versuchspersonen (neun Frauen, Alter 18 – 35 Jahre). Die Verhaltensdaten des fMRT-Experiments stammten von diesen 17 Versuchspersonen,

jedoch waren die Daten einer Versuchsperson aufgrund technischer Probleme unvollständig (die Verhaltensdaten eines Messdurchlaufs gingen verloren). Zehn weitere Versuchspersonen (vier Frauen, Alter 19 – 27 Jahre) nahmen an einer Augenbewegungskontrollstudie teil.

4.2.2 Studiendesign

Die Studie nutzte eine modifizierte delayed-match-to-sample-Aufgabe, bestehend aus Enkodierung, Behalten und Wiedererkennung, wobei jedoch im Unterschied zur klassischen Version die Operationalisierungen von Selektion und Aktualisierung in die Behaltensphase eingebettet waren (Abb. 10). Zu Beginn jedes Durchgangs sahen die Versuchspersonen vier kleine schwarze Quadrate, die simultan für 3.6 s innerhalb eines größeren grauen Hintergrundquadrats ($3.9^\circ \times 3.9^\circ$ visueller Winkel) eingeblendet wurden. In jedem Quadranten wurde ein Punkt präsentiert, an pseudorandomisierten Koordinaten. Es folgte eine Behaltensphase, während der die Versuchspersonen die exakte Position der Punkte aufrechterhalten sollten (in Abbildung 10 sind diese zu Illustrationszwecken als weiße Quadrate eingezeichnet; die Versuchspersonen sahen diese nicht, sondern nur den grauen Hintergrund). Während der Behaltensphase wurde für 2 s eine schwarze Linie, die durch das graue Quadrat in der Nähe der Position(en) von einem oder zwei der gemerkten Punkte verlief, präsentiert. Diese Linie diente als Hinweisreiz; die Aufgabe der Versuchspersonen bestand darin, die Aufmerksamkeit mental auf die Position desjenigen Punktes zu richten, der dieser Linie am nächsten lag, und diesen als Zielreiz für einen sich später anschließenden Test der Arbeitsgedächtnisrepräsentation zu behalten. Dieser Test folgte nicht vorhersagbar nach einer Sequenz von zwei bis zu fünf solcher Hinweislinien. Die Präsentationen der Hinweislinien waren durch ein Intervall von zwei-, drei- oder vierfacher Dauer der für die Aufzeichnung eines Volumens benötigten Zeit (repetition

time, TR, hier 1.2 s) getrennt. Der Fall, dass die Hinweislinie in der Nähe von zwei gemerkten Punkten verlief, stellte hohe Anforderungen an den angenommenen Selektionsprozess, da zur Bestimmung, welcher Punkt der Linie am nächsten lag, die genauen Positionen beider Punkte abgerufen und mit dem Verlauf der Linie abgeglichen werden mussten. Verlief der Hinweisreiz in der Nähe von nur einer gemerkten Position, musste hingegen entsprechend nur eine Position abgerufen werden; dieser Fall stellte folglich geringere Selektionsanforderungen. Der gleiche Punkt konnte hintereinander durch zwei unterschiedlich verlaufende Hinweisreize indirekt angezeigt werden. Da in diesem Fall der Fokus auf dem gleichen Punkt verbleiben konnte, wurde keine Aktualisierung des Zielpunktes und des Fokus der Aufmerksamkeit notwendig. Alternativ konnte auf eine andere Position als Ziel hingewiesen werden, sodass der Fokus der Aufmerksamkeit auf diese verschoben werden musste. Die unabhängige Manipulation der Anforderungen an Selektion und Aktualisierung während der Behaltensphase ermöglichte somit ein 2×2 faktorielles Design mit folgenden Einzelbedingungen: Hohe Selektionsanforderungen und Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit (+S+A), hohe Selektion und keine Aktualisierung (+S-A), niedrige Selektion und Aktualisierung (-S+A) sowie niedrige Selektionserfordernisse und keine Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit (-S-A).

In der anschließenden Wiedererkennungsphase wurde für 0.9 s ein einzelner Punkt präsentiert, der in 50% der Fälle genau an der Position des letzten Fokus der Aufmerksamkeit erschien, welche die Versuchsperson aufgrund der letzten Hinweislinie als Zielreiz hatte behalten sollen. In den anderen 50% der Fälle wurde der Testreiz an der Position eines der anderen gemerkten Punkte dargeboten. Die Versuchspersonen sollten beurteilen, ob der Testreiz der zuletzt durch eine Hinweislinie angedeuteten Position entsprach und so schnell wie möglich per Tastendruck mit ihrem rechten Zeige- bzw. Ringfinger „ja“ bzw. „nein“ antworten. Durch eine Antwortfrist von 0.9 s wurden schnelle

Reaktionen induziert. Nach ihrer Antwortgabe bzw. dem Ende der Wiedererkennungphase erhielten die Versuchspersonen für 0.6 s eine Rückmeldung, ob sie korrekt geantwortet hatten (grünes Quadrat) oder nicht (rotes Quadrat). Sowohl zu späte als auch falsche Antworten wurden als Fehler rückgemeldet. Die nicht vorhersehbare Anzahl von Hinweisreizen und die Forderung schneller Antworten dienten dazu sicherzustellen, dass jede einzelne Präsentation eines Hinweisreizes tatsächlich beachtet und die intendierten Abrufe und Verschiebungen der Aufmerksamkeit durchgeführt wurden. Jeder Durchgang endete mit einer Ruheperiode von 2.1, 3.3 oder 4.5 s. Die Versuchspersonen wurden instruiert, während des gesamten Verlaufs jedes Durchgangs die Mitte des grauen Hintergrundquadrats fixiert zu halten. Da die Notwendigkeit einer Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit durch den vorhergehenden Hinweisreiz (bzw. die durch diesen indizierte Position der Aufmerksamkeit) bestimmt wurde, war die jeweils erste Hinweisreizpräsentation eines Durchgangs nicht von Interesse. Folglich bestand ein Durchgang aus ein bis vier im Sinne des Paradigmas auswertbaren Hinweisreizen. Insgesamt wurden 96 Durchgänge präsentiert, was im Mittel 60 Wiederholungen jeder der vier experimentellen Bedingungen ergab. Die Reihenfolge der Hinweislinien war pseudorandomisiert, sodass jede Bedingung mit gleicher Wahrscheinlichkeit von jeder der vier Bedingungen gefolgt wurde.

Zur Präsentation der Reize, Aufzeichnung der Antworten sowie zur Synchronisation der Darbietung mit dem MR-Scanner und dem Eyetracker wurde das Programm Presentation (Version 11.3, Neurobehavioral Systems, Albany, USA) verwendet. Im Magnetresonanztomographen wurden die visuellen Reize mit einem Beamer (Modell LX35, Christie, Cypress, USA) in der Auflösung von 1024×768 Punkten auf eine Leinwand präsentiert und konnten über einen auf der Kopfspule montierten Spiegel betrachtet werden.

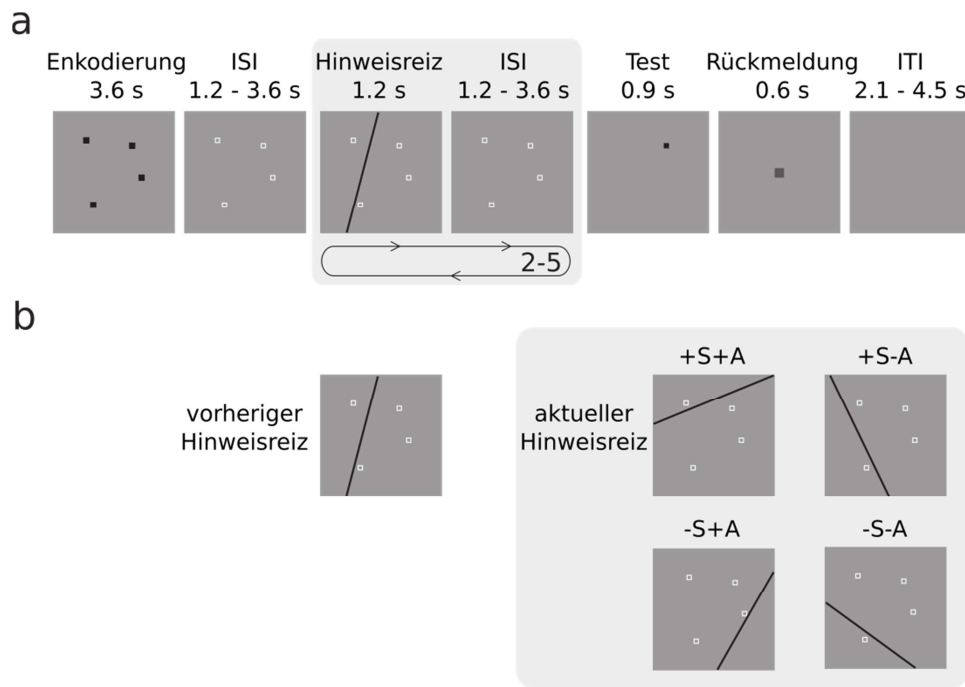


Abbildung 10. Experimentelles Design. (a) Die Versuchspersonen sahen vier schwarze Punkte und behielten deren Position im Arbeitsgedächtnis (zu Illustrationszwecken hier als weiße Quadrate eingezeichnet). Nach einem variablen Zeitintervall erschien eine Hinweislinie, die in der Nähe von einem oder zwei der Punkte verlief. Die Versuchsperson sollte die genaue Position des zur Hinweislinie am nächsten gelegenen gemerkten Punktes attentional fokussieren und als Zielposition für eine spätere Abfrage behalten. Die Anzahl der sukzessive eingeblendeten Hinweislinien reichte von zwei bis fünf. In der Testphase wurde ein Punkt angezeigt und die Versuchsperson musste angeben, ob dieser der aktuelle Zielpunkt war und erhielt Rückmeldung über die Korrektheit ihrer Antwort. (b) Die Sequenz der Hinweislinien bestimmte die Erfordernisse an die Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit: In der Bedingung mit hohen Selektionsanforderungen und einer notwendigen Aktualisierung (+S+A) verlief die Hinweislinie in der Nähe von zwei der gemerkten Punkte, sodass ein Abruf beider Punktpositionen und die Selektion des näheren erforderlich waren. In dieser Bedingung war der hierdurch indirekt angezeigte Zielpunkt zusätzlich ein anderer als in der vorigen Hinweispräsentation und machte somit die Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit notwendig. In der Bedingung mit hoher Selektion ohne Aktualisierung (+S-A) war der Hinweisreiz ebenfalls uneindeutig, verwies aber auf denselben Zielpunkt wie die unmittelbar

vorangegangene Hinweislinie, sodass keine Aktualisierung erforderlich war. In der Bedingung mit niedriger Selektion und Aktualisierung (-S+A) verlief die Hinweislinie in der Nähe von nur einem Punkt und war also eindeutig, und dieser Punkt war ein anderer als durch den vorigen Hinweisreiz angezeigt. In der letzten Bedingung, mit niedriger Selektion und ohne Aktualisierung (-S-A), verwies der Hinweisreiz eindeutig auf den gleichen Punkt wie die vorige Präsentation (jedoch verlief die Hinweislinie anders). ISI = Interstimulusintervall; ITI = Intertrialintervall.

4.2.3 MRT-Datenaufzeichnung

Funktionelle und anatomische Aufnahmen wurden mit einem Siemens (München, Deutschland) 3 T TIM Trio Scanner erfasst. Die funktionellen Daten wurden in zwei Durchläufen mit je 1070 Aufnahmen aufgezeichnet. Hierbei wurde eine „blood oxygen level-dependent“ (BOLD)-sensitive T2*-gewichtete echo-planare Sequenz [time echo (TE) = 25 ms; flip angle (FA) = 78°; Matrix 64 × 64] verwendet, die in einer TR von 1.2 s 21 je 5 mm dicke Schichten (3 × 3 mm Auflösung in der x-y-Ebene) erfasste. Nach dem ersten funktionellen Durchlauf wurde eine hochauflösende anatomische Aufnahme („magnetization-prepared rapid-acquisition gradient echo“, MPRAGE-Sequenz, TR = 2250 ms, TE = 2.99 ms, FA = 9°, inversion time 900 ms, 256 × 256 × 192 isotrope 1 mm Voxel) durchgeführt.

4.2.4 MRT-Datenanalyse

Die fMRT-Daten wurden mittels SPM5 (Wellcome Department, <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm>) ausgewertet. Die Vorverarbeitung umfasste eine Korrektur für die unterschiedlichen Zeitpunkte der Aufzeichnung der einzelnen Schichten jedes Volumens, eine Korrektur für Kopfbewegungen der Versuchsperson, die

Koregistrierung der funktionellen zur anatomischen Aufnahme, eine nicht-lineare Normalisierung auf das Montreal Neurological Institute-(MNI)-Template, eine Neuabtastung der Bilder auf isotrope Voxel von 3 mm Kantenlänge sowie eine räumliche Glättung mit einem 8 mm-FWHM („full-width at half-maximum“) Gauss'schen Kernel.

Auf individueller Analyseebene wurden für die Designmatrix die Zeitpunkte definiert, welche die unterschiedlichen Aufgabenphasen jedes einzelnen Durchgangs repräsentierten (Enkodierung, erste Hinweislinienpräsentation, zweite bis zur fünften Hinweisreizpräsentation, Testreiz). Diese unterschiedlichen Aufgabenphasen wurden mittels eines „finite impulse response“-Ansatzes (FIR) modelliert. Hierzu wurden für jeden Onset 12 Zeitpunkte mit einem Intervall von 1.2 s verwendet; da dieses Intervall der TR entsprach, wurden somit die 12 auf den Onset einer Reizpräsentation folgenden Scans modelliert. Der erste Hinweisreiz erforderte immer eine Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit, da erst dieser die Aufmerksamkeit ausrichtete. Um Konfundierungen zu vermeiden, wurden die Präsentationen der jeweils ersten Hinweislinie daher separat von den folgenden Hinweisreizpräsentationen auf einem eigenen Prädiktor abgebildet. Alle weiteren Hinweispräsentationen wurden entsprechend der unabhängigen Kombination der Selektions- und Aktualisierungserfordernisse von je 12 Prädiktoren abgebildet, unabhängig davon, ob es sich um den zweiten, dritten, vierten oder fünften Hinweisreiz handelte. Die pseudorandomisierte Zuordnung der Bedingungen auf die einzelnen Hinweisreize stellte sicher, dass der zweite, dritte, vierte und fünfte Hinweisreiz gleich häufig von jedem Hinweisreiztyp, d.h. jeder experimentellen Bedingung, besetzt war. Die Präsentation des Testreizes wurde separat für mit dem letzten Hinweisreiz übereinstimmende versus nicht-übereinstimmende Positionen vorgenommen. Zusätzlich wurde ein Block variabler Dauer verwendet, um die Enkodierungs- und Behaltensphase zu modellieren, der die gesamte Dauer von Beginn der Enkodierung bis vor der Präsentation des Testreizes umfasste. Da je nach Durchgang zwei bis fünf Hinweislinien präsentiert wurden, unterschied sich die

Dauer dieser Blöcke von Durchgang zu Durchgang. Auch dieser Gesamtblock war in 12 Prädiktoren unterteilt.

Nach der Schätzung dieses Gesamtmodells wurden Kontraste der Einzelbedingungen gegen die implizite Baseline berechnet, jeweils für die Scans vier, fünf und sechs nach der Präsentation der Hinweislinie. Dies entspricht einem Zeitfenster von 3.6 bis 7.2 s (berechnet vom Beginn der Aufzeichnung der ersten Schicht des vierten Scans bis zum Ende der Aufzeichnung der letzten Schicht des sechsten Scans) nach dem Hinweisreiz, das selbst bei Vorhandensein interregionaler und individueller Unterschiede den Gipfel der hämodynamischen Antwort umfassen sollte.

Auf Gruppenebene wurden die resultierenden Aktivierungskarten aller Versuchspersonen in ein vollständiges faktorielles Varianzanalyse-Modell (ANOVA) eingegeben, das Versuchsperson als Zufallseffekt, sowie Scan (drei Stufen; Scan vier, fünf, sechs), Selektion (zwei Stufen; niedrig, hoch) und Aktualisierung (zwei Stufen; keine Aktualisierung, Aktualisierung) als feste Effekte umfasste. Mittels mehrzeiligen F-Kontrasten wurden dann die Voxel ermittelt, deren Aktivierung im vierten, fünften oder sechsten Scan einen Haupteffekt hinsichtlich Selektion oder Aktualisierung oder eine Interaktion beider Faktoren aufwies. Hierbei wurde eine Signifikanzschwelle von $p < .05$ (korrigiert für multiple Vergleiche mittels der false discovery rate, FDR; Mindestausdehnung 10 Voxel) verwendet. Die Ergebnisse wurden auf einer Oberflächenrekonstruktion des single-subject template von SPM mittels BrainVoyager QX (Brain Innovation, Maastricht, NL) visualisiert.

Weiterhin wurden die statistischen Karten „ausschließend“ maskiert („exclusive mask“), um Regionen zu identifizieren, die einen signifikanten Effekt der Selektion ($p < .05$, FDR-korrigiert), für Aktualisierung jedoch maximal einen Effekt auf sehr niedriger unkorrigierter Schwelle von $p \geq .1$ aufwiesen.

4.2.5 Kontrollstudien

Vor der MRT-Messung wurde jede Versuchsperson behavioral mit der gleichen Aufgabe wie im MRT getestet, jedoch mit folgenden Unterschieden: Zusätzlich zu den Antworten auf den Testreiz am Ende jedes Durchgangs mussten die Versuchspersonen bei jedem Hinweisreiz per Tastendruck anzeigen, wenn sie die instruierte Aufgabe, den der Hinweislinie am nächsten liegenden Punkt im Arbeitsgedächtnis gedanklich zu fokussieren, abgeschlossen hatten. Die Dauer von Beginn der Hinweisreizpräsentation bis zum Tastendruck wurde als behavioraler Index für die Zeit, die für die Bearbeitung der geforderten Operationen benötigt wurde, verwendet. Diese wurde im Rahmen einer 2 (niedrige, hohe Selektion) \times 2 (keine Aktualisierung, Aktualisierung) ANOVA mit Messwiederholung analysiert. Das Intertrialintervall lag in dieser behavioralen Testung bei 4.5 s. Es wurden insgesamt 36 Durchgänge präsentiert, was im Mittelwert 22.5 Wiederholungen jeder Bedingung entsprach.

Eine Gruppe von zehn unterschiedlichen Versuchspersonen nahm an einer Kontrollstudie zur Untersuchung der Augenbewegungen teil. Diese bestand aus einem Arbeitsgedächtnis- und einem Fixationsdurchlauf. Im Arbeitsgedächtnisdurchlauf führten die Versuchspersonen genau die gleiche Aufgabe aus wie im MRT-Scanner, jedoch nur 48 statt 96 Durchgänge, sodass im Mittel 30 Wiederholungen jeder der vier experimentellen Bedingungen erfasst wurden. Wie in der MRT-Studie wurden die Versuchspersonen instruiert, ihren Blick auf der Mitte der grauen Hintergrundfläche zu fixieren. Der Fixationsdurchlauf bestand aus der passiven Betrachtung von 12 Durchgängen der Arbeitsgedächtnisaufgabe, die wiederum mit identischen Reizen und zeitlichen Verhältnissen präsentiert wurde. Auch hier wurden die Versuchspersonen instruiert, die Mitte des grauen Hintergrundquadrats zu fixieren. Dies ermöglichte die Feststellung der spontanen Sakkadenrate wie sie beim Betrachten der visuellen Stimulation ohne jegliche

Arbeitsgedächtnis- und Aufmerksamkeitserfordernisse auftrat. Aufgrund von technischen Problemen wurden die Fixationsdaten einer Versuchsperson nicht aufgezeichnet.

Die Aufzeichnung der Augenbewegungen erfolgte binokular mit einer Abtastrate von 1000 Hz, mittels eines video-basierten Infrarotsystems (EyeLink 1000/2K Desktop; SR Research, CAN). Zu Beginn jedes Durchlaufs wurde die Aufzeichnung mittels der üblichen gezielten Fixation von neun Punkten kalibriert („nine-point calibration“). Die Kopfposition wurde durch die Verwendung einer Kinnstütze stabilisiert. Während der Präsentation der Hinweisreize (1.2 s) wurden von der EyeLink-Software Sakkaden automatisch detektiert (Schwellen: Geschwindigkeit $22^\circ/\text{s}$; Beschleunigung: $4000^\circ/\text{s}^2$). Zur statistischen Analyse wurde für jede Versuchsperson und experimentelle Bedingung die mittlere Sakkadenrate pro Präsentation eines Hinweisreizes ermittelt und dann eine zweifaktorielle ANOVA mit Selektion und Aktualisierung als Messwiederholungsfaktoren berechnet. Für den Vergleich der Augenbewegungen zwischen dem Arbeitsgedächtnis- und dem Fixationsdurchlauf wurde ein t-Test für abhängige Daten verwendet, in den über alle experimentellen Bedingungen gemittelte Daten eingingen.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Verhaltensdaten

Um ein direktes behaviorales Maß für die Bearbeitung der Hinweisreize zu erhalten, führten die Versuchspersonen die gleiche Aufgabe wie im Hauptexperiment zunächst außerhalb des Scanners aus (s.o.). Aufgabe und Reize waren die gleichen wie während der folgenden Messung, außer dass auch auf jede Präsentation einer Hinweislinie hin ein Tastendruck erfolgen sollte, sobald die geforderten Selektions- und Aktualisierungsoperationen abgeschlossen waren. Die Dauer von der Präsentation des

Hinweisreizes bis zum Tastendruck wurde als abhängige Variable in einer 2 (niedrige, hohe Selektion) \times 2 (keine Aktualisierung, Aktualisierung) ANOVA mit Messwiederholung ausgewertet. Die Ergebnisse sind in Abbildung 11 dargestellt. Wie erwartet zeigten die Versuchspersonen langsamere Reaktionen bei hohen Selektionsanforderungen (+S+A 844.2 ± 42.9 ms (Mittelwert \pm SEM), +S-A 787.8 ± 46.0 ms versus -S+A 770.1 ± 39.9 ms und -S-A 702.7 ± 35.2 ms; Haupteffekt Selektion: $F_{(1,16)} = 25.3, p < .001$). Auch waren sie langsamer, wenn eine Aktualisierung der attentional fokussierten Position notwendig wurde ($F_{(1,16)} = 13.9, p = .002$). Es wurde keine Interaktion zwischen Selektion und Aktualisierung beobachtet ($F_{(1,16)} = 0.3, p = .602$). Die Versuchspersonen reagierten also langsamer, wenn sie den Fokus der Aufmerksamkeit aktualisieren mussten, unabhängig davon ob hohe oder niedrige Selektionsanforderungen vorlagen, und umgekehrt. Diese Ergebnisse zeigen somit klar, dass die Anforderungen an Selektion und Aktualisierung erfolgreich und unabhängig voneinander manipuliert wurden.

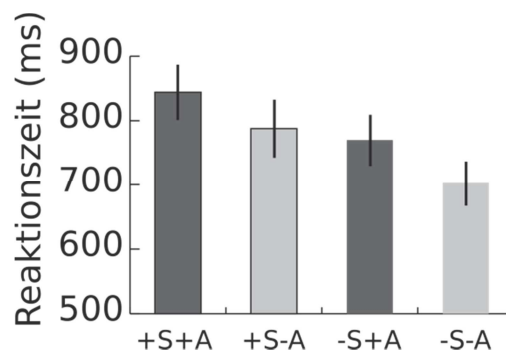


Abbildung 11. Reaktionszeiten in Abhängigkeit von Selektion und Aktualisierung. Die Reaktionszeiten (Mittelwert \pm SEM) während der behavioralen Kontrollstudie zeigten, dass die Versuchspersonen mehr Zeit benötigten, um Hinweisreize zu verarbeiten, die eine Selektion zwischen Arbeitsgedächtnisinhalten erforderten bzw. die eine Aktualisierung der mental fokussierten Position notwendig machten. Jedoch wurde keine Interaktion zwischen Selektion und Aktualisierung beobachtet, was darauf hinweist, dass die beiden Manipulationen tatsächlich unabhängig voneinander waren.

Während der Aufzeichnung der funktionellen MRT-Daten sollten ausgedehnte motorische Aktivierungen, die sich aufgrund der langsamen zeitlichen Dynamik der BOLD-Antwort potentiell mit der kognitiven Bearbeitung der Hinweisreize vermischt hätten, vermieden werden. Daher waren motorische Antworten nur auf den Testreiz hin erforderlich. Die Verhaltensdaten der fMRT-Durchläufe zeigten eine hohe Genauigkeit der Wiedererkennung der Zielposition ($85.6 \pm 1.6\%$), und Reaktionszeiten, die im Mittel klar unterhalb des verwendeten Zeitlimits von 900 ms lagen (618.2 ± 13.1 ms). Die Reaktionszeiten auf Testreize, die mit dem aktuellen Fokus der Aufmerksamkeit übereinstimmten (596.8 ± 14.6 ms) waren schneller ($t_{(16)} = -2.9, p = .010$) als auf Testreize, die nicht übereinstimmten (639.6 ± 15.4 ms). Wie üblicherweise in Paradigmen zum „attentional cueing“ beobachtet (Posner, 1980), beschleunigte die Ausrichtung der räumlichen Aufmerksamkeit auf eine Position also die Reizdetektion und -klassifikation an diesem Ort. Folglich können diese Ergebnisse auch als starker Hinweis darauf dienen, dass die Versuchspersonen die geforderten Selektions- und Aktualisierungsoperationen bei jeder bzw. einer hinreichenden Anzahl von Hinweislinien ausgeführt haben.

4.3.2 fMRT-Daten

Um die neuronalen Korrelate von Selektion und Aktualisierung im Arbeitsgedächtnis zu charakterisieren, wurden die BOLD-Antworten auf die vier experimentellen Bedingungen (+S+A, +S-A, -S+A und -S-A) analysiert. In einem ersten Schritt wurden die Haupteffekte von Selektion und Aktualisierung berechnet (SPM-F-Kontrast, $p < .05$, FDR-korrigiert, Mindestausdehnung 10 Voxel), um Aktivierungsunterschiede zu identifizieren, die in Scan vier, fünf oder sechs vorlagen. Erwartungsgemäß zeigten sich, zunächst deskriptiv betrachtet, unterschiedliche Effekte für die Selektion von Positionen im Arbeitsgedächtnis und die Aktualisierung des Fokus der

Aufmerksamkeit. Sensitiv auf Selektionsanforderungen reagierten der linke und rechte caudale superiore frontale Sulcus (cSFS), posterior parietale Cortexareale (PPC) inklusive superiorer Regionen und dem intraparietalen Sulcus (IPS), der linke rostrale superiore frontale Sulcus (rSFS), der posteriore cinguläre Cortex (PCC), der Präcuneus (PCN), der ventromediale Präfrontalcortex (vmPFC) und der linke inferiore Parietallappen (IPL) (siehe Abb. 12 und 13). Für die Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit ergaben sich differentielle Aktivierungen bilateral im cSFS und im PPC. Die vollständige Liste der signifikanten Aktivierungen findet sich in Tabelle 3.

Weder unter Nutzung der beschriebenen FDR-korrigierten Signifikanzschwelle, noch bei explorativ auf $p < .001$, ohne Korrektur für multiple Vergleiche, abgesenkter Schwelle konnte eine signifikante Interaktion zwischen Selektion und Aktualisierung entdeckt werden.

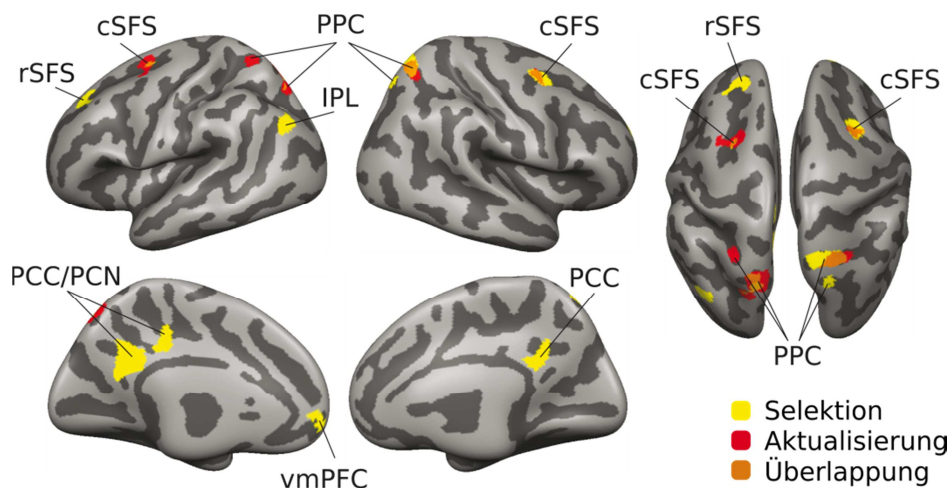


Abbildung 12. Dissoziierbare neuronale Korrelate von Selektion und Aktualisierung. Selektions- (gelb) und aktualisierungsbezogene Effekte (rot), projiziert auf eine Cortexrekonstruktion. Überlappende Aktivierungen beider Manipulationen sind orange eingefärbt. Es wurde keine signifikante Interaktion zwischen Selektion und Aktualisierung beobachtet.

Insgesamt ergaben sich somit gemeinsame Aktivierungen für Selektion und Aktualisierung im caudalen SFS und dem PPC, sowie selektionsgetriebene Aktivierungen im rostralen SFS, dem PCC/PCN und dem vmPFC. Um zu explorieren, inwieweit die letztgenannten Aktivierungen eventuell ausschließlich für die Selektion vorlagen, wurde ein Maskierungsansatz gewählt. Mittels „ausschließender“ Maskierung wurde ermittelt, wo signifikante selektionsbezogene Aktivierungen zu finden waren, während dort gleichzeitig für die Aktualisierung nicht einmal auf einer sehr liberalen Schwelle von $p < .1$, ohne Korrektur für multiple Vergleiche, signifikante Voxel zu ermitteln waren. Unverändert zeigten sich selektionsbezogene Aktivierungsfoki im linken rSFS und PCC/PCN. Diese Areale scheinen somit - unter dem Vorbehalt, dass die Abwesenheit eines signifikanten Effekts selbst auf niedriger Schwelle keinen strengen Nachweis der Abwesenheit einer Aktivierung darstellt - ausschließlich durch die Selektionsanforderungen aktiviert.

Tabelle 3. Effekte von Selektion und Aktualisierung

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
<i>Selektion</i>			
Caudaler superiorer frontaler Sulcus (cSFS)	L	-21,-6,51	3.80
	R	24,-3,51	4.28
Posteriorer parietaler Cortex (PPC)	L	-18,-66,57	4.48
	R	18,-60,57	5.21
	R	42,-36,42	3.57
Rostraler superiorer frontaler Sulcus (rSFS)	L	-24,30,36	4.02
Posteriorer cingulärer Cortex (PCC)	L	-21,-30,39	4.46
Präcuneus (PCN)	L	-9,-48,36	4.58
	R	6,-45,33	4.13
Ventromedialer präfrontaler Cortex (vmPFC)	L	-3,54,-6	3.82
	R	18,57,24	3.69
	R	18,51,-3	4.12

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
Inferiorer Parietallappen (IPL)	L	-51,-66,36	4.15
Parahippocampaler Gyrus (PHG)	L	-27,0,-21	4.65
<i>Aktualisierung</i>			
Caudaler superiorer frontaler Sulcus (cSFS)	L	-24,-3,57	5.12
	R	27,-3,54	3.88
Posteriorer parietaler Cortex (PPC)	L	-18,-66,54	5.26
	R	18,-60,57	5.45
	L	-33,-39,42	4.00
	R	42,-39,54	3.74
Ventromedialer präfrontaler Cortex (vmPFC)	R	27,63,12	3.84
Putamen	L	-21,12,-6	4.07

Selektion × Aktualisierung

keine signifikanten Ergebnisse

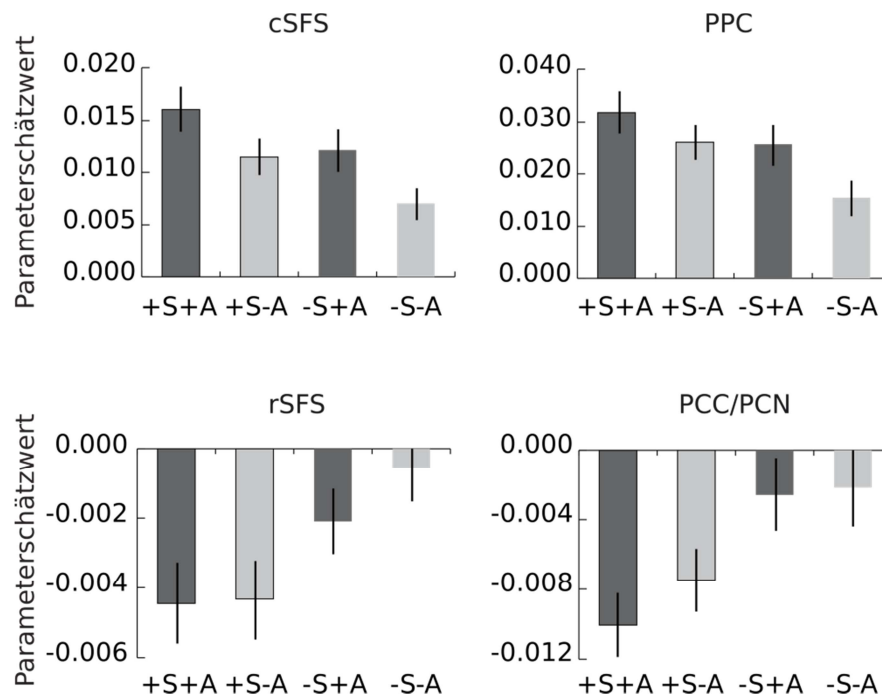


Abbildung 13. Aktivierungsstärken für Selektion und Aktualisierung. Abgebildet sind die Parameterschätzwerte (Mittelwert \pm SEM) für Regionen, die Haupteffekte für sowohl Selektion und Aktualisierung aufwiesen (cSFS und PPC), sowie für Regionen, die ausschließlich auf die Anforderungen der Selektion reagierten (rSFS und PCC/PCN). Für diese Abbildungen wurden sphärische „regions-of-interest“ (6 mm Radius) um die jeweiligen lokalen Maxima definiert, mittels der MarsBar-Toolbox (<http://marsbar.sourceforge.net>) die erste Eigenvariante des MR-Signals jeder ROI extrahiert und das Modell für diese neu geschätzt. Die Balken bilden Mittelwerte der geschätzten Parameter der Scans vier, fünf und sechs nach Onset des Hinweisreizes ab.

Zusammenfassend wurden zwei unterschiedliche Aktivierungsmuster beobachtet, die mit Selektions- und Aktualisierungsprozessen in Verbindung standen. Der linksseitige rSFS und der PCC/PCN erwiesen sich als selektiv sensitiv für die gedächtnisbasierte Selektion von Arbeitsgedächtnisinhalten. Demgegenüber zeigten der cSFS und der PPC bilateral Antworten auf beide Manipulationen, jedoch keinerlei Interaktion zwischen beiden.

4.3.3 Augenbewegungskontrollstudie

Der caudale SFS und der posteriore parietale Cortex wurden durch Selektion wie Aktualisierung aktiviert, vermutlich aufgrund der geforderten Verschiebungen der Aufmerksamkeit. Jedoch wurde eine verstärkte Aktivierung dieser Regionen ebenfalls im Kontext von Augenbewegungen berichtet (Corbetta et al., 1998; Konen und Kastner, 2008). Wenngleich die Versuchspersonen instruiert worden waren, nur ihre Aufmerksamkeit zu verschieben, nicht aber ihre Blickrichtung, könnten Unterschiede zwischen den Aufgabenbedingungen dennoch auch auf einem unterschiedlichen Ausmaß an Augenbewegungen beruhen. Um diese Alternativerklärung der Ergebnisse zu evaluieren, wurden bei zehn Versuchspersonen im gleichen Paradigma Augenbewegungen mit einer hohen zeitlichen Auflösung und hoher räumlicher Genauigkeit aufgezeichnet (für Details, siehe Methoden und Materialien) und die Anzahl der Sakkaden, die während der Präsentation der Hinweislinien gemacht wurden, analysiert. Die Verhaltensdaten fielen ähnlich der im fMRT erzielten Ergebnisse aus: die Genauigkeit der Testreizerkennung lag bei $87.9\% \pm 2.9\%$; Reaktionszeiten auf mit dem letzten Fokus übereinstimmende Testreize (635.6 ± 33.6 ms) waren wiederum schneller als auf nicht-übereinstimmende Testreize (686.2 ± 43.1 ms; $t_{(9)} = -3.5, p = .006$). Die Performanz erwies sich somit als zwischen Gruppen und experimentellen Settings vergleichbar. Die Analyse der Augenbewegungen ergab (siehe Abb. 14; auch Anhang C, Abb. C-1), dass die mittlere Anzahl Sakkaden pro Hinweisreizpräsentation sich nicht zwischen den experimentellen Bedingungen unterschied (Anzahl der Sakkaden pro Hinweisreiz: +S+A 1.08 ± 0.60 , +S-A 1.07 ± 0.70 , -S+A 1.16 ± 0.56 , -S-A 1.21 ± 0.57), weder für die Selektion (ANOVA mit Messwiederholung $F_{(1,9)} = 2.3, p = .170$) noch für die Aktualisierung ($F_{(1,9)} = 0.5, p = .509$). Auch gab es keinen signifikanten Interaktionseffekt ($F_{(1,9)} = 0.4, p = .534$). Zudem zeigte sich, dass die durchschnittliche Sakkadenzahl pro Hinweisreiz ähnlich hoch war wie bei der passiven Betrachtung der Aufgabenstimuli ohne Arbeitsgedächtnisoperationen ($t_{(9)}$

= 0.9, $p = .377$). Folglich kann es als unwahrscheinlich gelten, dass die beobachteten Aktivierungen in cSFS und PPC aus einer differierenden Anzahl sakkadischer Augenbewegungen resultierten.

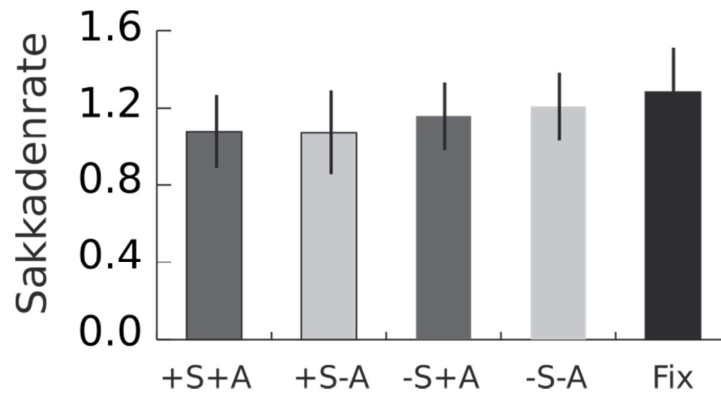


Abbildung 14. Augenbewegungen in Abhängigkeit von der experimentellen Bedingung. Die Sakkadenrate nach Präsentation einer Hinweislinie unterschied sich nicht zwischen den vier experimentellen Bedingungen. Auch machten die Versuchspersonen in einem separaten Durchlauf (Fixation, „Fix“), in dem die Reize nur betrachtet, aber keinerlei Gedächtnisoperationen ausgeführt werden mussten, eine ähnliche Anzahl Augenbewegungen pro Hinweislinienpräsentation wie in der Arbeitsgedächtnisaufgabe.

4.4 Diskussion

Das Arbeitsgedächtnis trägt zu höheren kognitiven Funktionen bei, indem es eine kleine Anzahl Informationen in einem Zustand aktiver neuronaler Repräsentation hält, und es ermöglicht, den momentan relevantesten Inhalt zu selektieren und verstärkt mit Aufmerksamkeit zu versehen. Diese enge Beziehung zwischen Gedächtnis und Aufmerksamkeit findet sich in zahlreichen Modellvorstellungen zum Arbeitsgedächtnis wieder (Cowan, 1988; Awh und Jonides, 2001; Curtis und D’Esposito, 2003; Courtney, 2004; McElree, 2006; Postle, 2006; Jonides et al., 2008). Die vorliegenden Ergebnisse

erweitern diese Modellvorstellungen um den Nachweis, dass Selektion und Aktualisierung behavioral unabhängig sind und ihnen teilweise dissoziierbare neuronale Mechanismen zugrunde liegen, die in unterschiedlichen frontoparietalen Regionen lokalisiert scheinen. Dies legt nahe, dass Selektion und Aktualisierung als distinkte Arbeitsgedächtnisoperationen aufzufassen sind.

Im verwendeten Paradigma führte die auf einem Hinweisreiz basierende Auswahl einer neuen Position zu einer Aktualisierung des attentionalen Fokus. Auf neuronaler Ebene konnten hierbei Aktivierungen im cSFS und dem PPC beobachtet werden. Beide Regionen wurden vielfach im Rahmen von Studien zur räumlichen Aufmerksamkeit mit Paradigmen berichtet, die keine starken Arbeitsgedächtnisanforderungen stellen, und gelten daher als aufmerksamkeitsassoziiert (Kastner und Ungerleider, 2000; Corbetta und Shulman, 2002; Yantis und Serences, 2003). Die Ergebnisse der durchgeführten Augenbewegungskontrollstudie weisen darauf hin, dass die Aktivierungsunterschiede nicht auf potentiellen Unterschieden der Aufgabenbedingungen hinsichtlich der Anzahl der ausgelösten Sakkaden beruhten. Vielmehr entsprechen diese Aktivierungen der Annahme, dass räumliche Information über attentionale Rehearsal-Mechanismen aufrechterhalten wird, d.h. durch systematische Verschiebungen der Aufmerksamkeit auf zu erinnernde Positionen (Awh und Jonides, 2001; Corbetta, Kincade und Shulman, 2002; Postle et al., 2004; Awh et al., 2006; Jonides et al., 2008). Im Lichte der vorliegenden Ergebnisse und des vorliegenden Paradigmas könnte das Rehearsal räumlicher Informationen als eine Serie gezielter Aktualisierungsoperationen verstanden werden, die durch den cSFS und den PPC bewerkstelligt werden.

Da die Aktivierung dieser Regionen ebenfalls bei der Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf nicht-räumliche Eigenschaften visueller Reize und mentaler Repräsentationen (Lepsien, Griffin, Devlin und Nobre, 2005; Lepsien und Nobre, 2007)

nachgewiesen wurde, scheint ihre Rolle nicht auf den räumlichen Bereich beschränkt. Weitere Hinweise darauf, dass PPC und cSFS an der Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit beteiligt sind, stammen aus fMRT-Studien zur Aktualisierung („updating“) von Arbeitsgedächtnisinhalten anhand von nicht-räumlichen Reizen wie Gesichtern und Häusern (Roth, Serences und Courtney, 2006; Roth und Courtney, 2007). In den Studien von Roth et al. war updating definiert als Ersetzung eines aktuellen Arbeitsgedächtnisinhalts durch einen neuen, visuell präsentierten Reiz. Im Gegensatz hierzu erforderte das vorliegende Paradigma eine Verschiebung des Fokus der Aufmerksamkeit zwischen im Arbeitsgedächtnis gehaltenen Positionen, ohne dass ein neuer Reiz enkodiert und repräsentiert werden musste. Dieser bedeutende Unterschied könnte erklären, weshalb das updating von Inhalten bei Roth et al. mit zusätzlichen Aktivierungen einherging: Es scheint gerechtfertigt anzunehmen, dass die Verschiebung des Fokus der Aufmerksamkeit beiden Aufgabentypen gemein war und in beiden zu Aktivierungen von cSFS und PPC führte, während die zusätzlichen Aktivierungen im extrastriären und ventrolateralen präfrontalen Cortex bei Roth et al. die visuelle Verarbeitung und Enkodierung des neuen Reizes in das Arbeitsgedächtnis abbildeten. Diese Interpretation wird auch von den Ergebnissen einer Studie von Montojo und Courtney (2008) unterstützt. Montojo und Courtney (2008) wiesen nach, dass die Aktualisierung von Zahlen und Regeln (mathematischen Operationen) im Arbeitsgedächtnis Regionen aktivierte, die mit der Verschiebung des attentionalen Fokus assoziiert sind. Zusätzlich fanden sie jedoch, dass bei der Aktualisierung von Zahlen ebenfalls der PPC aktiviert wurde (der ebenfalls mit der Zahlenverarbeitung in Verbindung gebracht wird), bei der Aktualisierung von Regeln hingegen der inferiore frontale Gyrus, der als sensitiv für den Wechsel zwischen Aufgabensets und Regeln gilt (Derrfuss et al., 2005). Insgesamt liegt recht konsistente Evidenz aus unterschiedlichen Studien mit unterschiedlichen Reizmaterialien und experimentellen Implementierungen von

Aktualisierung (bzw. Updating) vor, die stark darauf hindeutet, dass cSFS und PPC die neuronale Basis eines supramodalen Mechanismus zur Aktualisierung des attentionalen Fokus bilden. Als Schlussfolgerung hieraus wäre zu ziehen, dass Verschiebungen des Fokus der Aufmerksamkeit einen Schlüsselmechanismus unterschiedlicher Formen der Aktualisierung darstellen. Dies betont ebenfalls die starke Rolle der Aufmerksamkeit in der Kontrolle der Arbeitsgedächtnisinhalte.

Eine Aktivierung von cSFS und PPC war jedoch ebenfalls bei Anforderungen an die Selektion zwischen Positionen im Arbeitsgedächtnis zu verzeichnen. Dies ist vereinbar mit der Auffassung, dass eine Gedächtnisrepräsentation, um Gegenstand kognitiver Operationen zu werden (wie z.B. um ihren Abstand zu einer Hinweislinie zu bestimmen), in den Fokus der Aufmerksamkeit gerückt werden muss (Garavan, 1998; McElree, 2001; Oberauer, 2002; Oberauer und Bialkova, 2009). Folglich wäre bei einer größeren Anzahl zu evaluierender Gedächtnisinhalte auch eine verstärkte Aktivierung in Regionen erwartbar, die der Aktualisierung des attentionalen Fokus dienen. Obwohl die Daten allein betrachtet eine Beteiligung von cSFS und PPC sowohl an der Selektion als auch an der Aktualisierung nahe legen, könnten die vorhandenen Effekte der Selektion in diesen Regionen also auch auf vermehrte Aktualisierungsanforderungen bei hoher Selektion zurückzuführen sein.

Jedoch ist die Selektion nicht auf aufmerksamkeitsbezogene Aktivierungen zu reduzieren. Vielmehr wurden selektionsspezifische Aktivierungen in einer klar unterscheidbaren Menge von Arealen gefunden. Insbesondere die Aktivität des rostralen superioren frontalen Sulcus und des posterioren cingulären Cortex, die auch den Präcuneus umfasste, war nicht durch räumliche Aufmerksamkeit getrieben. Im vorliegenden Paradigma sollten Selektionsanforderungen die Notwendigkeit für den Abruf aus dem Gedächtnis manipulieren. Hierzu verlief die Hinweislinie nahe an einem oder zwei der im

Arbeitsgedächtnis behaltenden Positionen. Auf der Basis von behavioralen Untersuchungen wurde vermutet, dass der Zugang zu Repräsentationen, die sich nicht im aktuellen Fokus der Aufmerksamkeit befinden, den gleichen Mechanismus nutzt wie für den Abruf aus dem episodischen Gedächtnis (McElree, 2001, 2006). Auch konnten Nee und Jonides (2008) auf Hirnebene mittels fMRT nachweisen, dass die Selektion von verbalen Inhalten außerhalb des Fokus der Aufmerksamkeit Hirnregionen involviert, die als am Abruf aus dem Langzeitgedächtnis beteiligt gelten. (Jedoch konnte in dieser Studie nicht zwischen Gedächtnisabruf und Aktualisierung unterschieden werden.)

Neben dem Abruf erfordern die präsentierten Hinweislinien auch eine Entscheidung, welche gemerkte Position sich am nächsten an der Linie befindet. In der Interpretation der Ergebnisse muss folglich davon ausgegangen werden, dass die selektionsbezogenen Aktivierungen sowohl Regionen umfasst, die am Abruf beteiligt sind, wie auch im Entscheidungsprozess involvierte Areale. Zwischen den hier beobachteten selektionsbezogenen Regionen, den Aktivierungsergebnissen aus Studien zum Abruf aus dem Langzeitgedächtnis und den Arealen, die im Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung berichtet wurden, besteht ein hoher Grad an Überlappung. Zum Beispiel zeigen neben der vorliegenden Studie auch der Übersichtsartikel von Wagner et al. (2005) zum Abruf aus dem Langzeitgedächtnis und die Studien von Heekeren et al. zur perzeptuellen Entscheidungsfindung (2004, 2006) gemeinsame Aktivierungen von PCC/PCN und rSFS. Diese Gemeinsamkeiten könnten auf der einen Paradigmen gemeinsamen Notwendigkeit, auf eine interne Repräsentation zuzugreifen, beruhen oder auch auf Mechanismen der Evidenzakkumulation und Entscheidung, die in Studien aller drei Forschungsrichtungen angenommen werden. Es liegt bislang keine Studie vor, die diese beiden Faktoren experimentell dissoziiert hat. Deren gezielte Kombination in experimentellen fMRT-Paradigmen oder die Verwendung anderer Methoden als der fMRT könnten möglicherweise eine Klassifikation dieser Regionen als primär gedächtnis- oder

primär entscheidungsbezogen erlauben. Z.B. führen Läsionen im PCN/retrosplenialen Cortex zu einer Beeinträchtigung des Abrufs aus dem episodischen Gedächtnis (Valenstein et al., 1987), während Ableitungen aus dem präfrontalen Cortex von Affen einen Nachweis der Akkumulation der Evidenz im Rahmen der Entscheidungsfindung demonstrieren konnten (Kim und Shadlen, 1999). Es scheint denkbar, dass PCC und PCN eher dem Gedächtnisabruf dienen, während der linke rSFS Entscheidungen über abgerufene Inhalte ermöglicht. Aber solange keine experimentelle Trennung zwischen Abruf- und Entscheidungserfordernissen zur Untersuchung deren neuronaler Korrelate vorliegt, bleiben derlei Zuordnungen rein spekulativ.

4.5 Schlussfolgerungen

Die vorliegende Studie bietet erstmals behaviorale und neurophysiologische Evidenz für die funktionelle und anatomische Unterscheidbarkeit von Selektions- und Aktualisierungsoperationen im Arbeitsgedächtnis. Als angenommene Komponenten des Prozesses der Priorisierung von Arbeitsgedächtnisinhalten sollten diese im Verlauf vieler kognitiver Leistungen gefordert sein. Ihre neuronalen Korrelate waren klar unterscheidbar und in Regionen lokalisiert, die entsprechend der angenommenen Funktionen der abrufbasierten Selektion und der attentionalen Aktualisierung mit Gedächtnis- bzw. Aufmerksamkeitsfunktionen assoziiert sind. Die Ergebnisse liefern somit weitere empirische Unterstützung für Modellvorstellungen, welche die Interaktion zwischen verteilten aufmerksamer- und gedächtnisbezogenen Systemen als Grundlage des Arbeitsgedächtnisses betrachten.

Kapitel 5

Studienübergreifende Diskussion

Die vorliegenden Studien zielten darauf ab, das in der Bildgebungsforschung bislang wenig beachtete Thema des Abrufs aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis näher zu beleuchten. Hierzu wurde die Rolle des IPS im Abruf untersucht und die räumliche Lokalisation abrufbezogener fMRT-Aktivierungen exploriert, die angenommenen Teilprozesse des Abrufs im Zeitverlauf des MEG-Signals betrachtet und die Trennbarkeit von aufmerksamkeits- und abrufbezogenen neuronalen Korrelaten der Priorisierung einzelner Inhalte des Arbeitsgedächtnisses getestet. Nachdem die Einzelergebnisse bereits im jeweiligen Studienkapitel detailliert diskutiert wurden, soll hier deren Vereinbarkeit untereinander geprüft werden. Dabei werden auch die Limitationen der Studien und ihrer Interpretation deutlich, die zugleich Perspektiven für zukünftige Arbeiten aufzeigen.

5.1 Die Rolle posterior parietaler Aktivierungen

Auf der Grundlage von Studien, die den posterioren parietalen Cortex, insbesondere den intraparietalen Sulcus, als Lokus der aufmerksamkeitsbedingt limitierten Kapazität des visuellen Arbeitsgedächtnisses interpretiert hatten, war in Verbindung mit Cowans Konzeption (1988, 2005) davon ausgegangen worden, dass diese am Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis beteiligt sind. Tatsächlich führten in allen drei Studien als primär attentional betrachtete Manipulationen (Anzahl der Merkreize in Studie 1 und 2; Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit in Studie 3) zu erhöhter Aktivierung des

posterioren parietalen Cortex. In den beiden fMRT-Studien waren diese im intraparietalen Sulcus lokalisiert; für die MEG-Studie kann eine genaue Zuordnung ohne eine Quellenlokalisierung nicht vorgenommen werden. Im Kontext des Arbeitsgedächtnisses waren diese vielfach bei der Enkodierung und dem Behalten einer zunehmenden Anzahl Merkinhalte, aber auch bei der Verschiebung von Aufmerksamkeit auf eine Gedächtnisrepräsentation beobachtet worden. Entsprechend der Zuordnung der aktivierten Regionen zum dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerk wurden die Mehraktivierungen primär als attentionale Anteile des Arbeitsgedächtnisses betrachtet, die das Behalten durch top-down-Signale bewerkstelligen. Was könnte deren Rolle für den Abruf sein? In Cowans Konzeption ist der Abruf als Erhöhung der Aktivierungsstärke einer Gedächtnisrepräsentation zu verstehen, welche diese in den Fokus der Aufmerksamkeit rückt. Aufgrund der hinsichtlich dieses Aspekts nicht hinreichend elaborierten Darstellung des Abrufs wird nicht vollständig klar, ob die attentionale Fokussierung im Rahmen von attentionalen Mechanismen der mentalen Durchsuchung der Arbeitsgedächtnisinhalte stattfindet oder aber das Resultat eines ansonsten nicht-aufmerksamkeitsbedingten Abrufprozesses darstellt. EEG-Studien liefern Hinweise auf beide Varianten: Kuo, Rao, Lepsien und Nobre (2009) benutzten die N2pc, eine posteriore, kontralateral zur Aufmerksamkeitsrichtung verteilte ereigniskorrelierte Komponente, um Parallelen zwischen der visuellen und der mentalen Suche aufzudecken. In beiden Sucharten ergab sich eine N2pc als stärkere kontralaterale versus ipsilaterale Antwort relativ zur Position des gesuchten Reizes. Dieses Ergebnis fand sich sowohl bei Verwendung von Farben als auch von Formen und hing nicht von der Anzahl gemerkter Reize ab. Kuo et al. (2009) deuteten die N2pc im Sinne eines top-down-Signals, das die Verarbeitung der relevanten Zielreizinformation an Positionen verstärkt, an denen eine Übereinstimmung der Testreizmerkmale mit den Gedächtnisinhalten vorliegt, bzw. gegebenenfalls die Verarbeitung an nicht übereinstimmenden Positionen unterdrückt. Dies könnte den Abruf befördern, setzt jedoch gleichzeitig auch einen Abgleichsprozess voraus, um die Übereinstimmung

festzustellen. Hyun et al. (2009) betonen zusätzlich, dass sich die Latenz der N2pc im Rahmen einer change-detection-Aufgabe auch bei steigender Anzahl Merkreize nicht verändert und deuteten dies als Ausdruck eines parallelen Abgleichs der Arbeitsgedächtnisinhalte. In Konsequenz interpretierten Hyun et al. (2009) die Zuwendung von Aufmerksamkeit auf die abgerufene Gedächtnisrepräsentation, die sich in der N2pc zeigen soll, als Ergebnis des Abrufprozesses, nicht als dessen Ursprung. In Studie 1 der vorliegenden Arbeit fanden sich – neben nicht-wiedererkennungsbezogenen Aktivierungen im posterioren IPS – in anterioren Anteilen des IPS Aktivierungen, die stärker ausfielen, wenn eine Wiedererkennungsleistung gefordert war, jedoch keine Interaktion der Anzahl abzugleichender Reizrepräsentationen mit der Notwendigkeit der Wiedererkennung. Dies wäre sowohl mit Hyuns als auch mit Kuos Konzeption vereinbar. Nimmt man mit Kuo et al. (2009) an, dass eine top-down Priorisierung auf Basis der Feststellung einer Übereinstimmung zwischen Testreiz und Merkinhalten stattfindet, wäre jedoch zusätzlich zu erwarten gewesen, dass sich in diesen Regionen auch ein Effekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit findet. Dies war in keiner der vorliegenden Studien der Fall. Die vorliegenden Ergebnisse entsprechen daher eher der Vorstellung, dass aufmerksamkeitsassoziierte parietale Aktivierungen keine Rolle im Abruf als solchem spielen, sondern eher eine Aufmerksamkeitszuwendung auf die abgerufene Gedächtnisrepräsentation widerspiegeln. Diese Interpretation setzt voraus, dass die mittels fMRT und MEG gefundenen Aktivierungen den gleichen zugrunde liegenden Prozess – eine Aufmerksamkeitszuwendung und deren Folgen – abbilden wie die vorgenannten EEG-Studien. Unter dieser Annahme legt Studie 1 weiterhin nahe, dass diese Aktivierungen aus den gleichen üblicherweise für Enkodierung und Behalten gefundenen Regionen stammen. Insgesamt scheinen diese unabhängig von der geforderten Präzision der Wiedererkennung, der Anzahl abzugleichender Merkinhalte und auch den mit diesen Manipulationen zusammenhängenden Unterschieden in der Schwierigkeit und der Dauer des Abgleichsprozesses. Auch diese Ergebnisse weisen eher darauf hin, dass

der IPS nicht am Abgleichsprozess der Merkreize mit dem Testreiz beteiligt ist. Insgesamt ergibt sich eine hohe Passung der vorliegenden Ergebnisse mit früheren Hinweisen darauf, dass eine Gedächtnisrepräsentation durch den Abruf in den Fokus der Aufmerksamkeit rückt und die attentionale Fokussierung somit nicht dem mentalen Abgleich der Arbeitsgedächtnisinhalte dient.

Gleichwohl liegen zahlreiche Befunde vor, die der Allgemeinheit dieser Aussage widersprechen oder die zumindest einschränkend berücksichtigt werden müssen: Erstens wurden in Studie 3 posterior parietale Aktivierungen sowohl für die gedächtnismäßige Selektion, die den Abruf einschloss, als auch für die Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit gefunden. Dies wurde dennoch rein attentional interpretiert, mit der Begründung, dass zur Bearbeitung der Aufgabe, die der Hinweislinie am nächsten gelegene gemerkte Position zu identifizieren, bei höherer Anzahl abzurufender Reizrepräsentationen vermehrt Aufmerksamkeitsverschiebungen notwendig wurden. Es stellt sich die Frage, ob diese Aktivierungen bei Verwendung nicht-räumlicher Merkmale, die keine räumlichen Verschiebungen der Aufmerksamkeit erfordern, in ähnlicher Weise gefunden worden wären. Beispielsweise könnten wie in Studie 1 Farben als Merkreize verwendet werden und als Hinweisreiz eine Farbe dienen, die einer versus zwei gemerkten Farben ähnlich sieht. Entsprechend der Ergebnisse von Studie 1 wäre zu erwarten, dass diese Ähnlichkeitsmanipulation und die dadurch ausgelösten Abgleichsprozesse nicht zu differentiellen Aktivierungen im IPS führen. Obgleich die Interpretation der selektionsbezogenen IPS-Aktivierung in Studie 3 als Resultat vermehrter räumlicher Aufmerksamkeitsverschiebung folglich auch vor dem Hintergrund der Ergebnisse von Studie 1 plausibel scheint, fehlen hierzu empirische Belege. Ob man auch die Ergebnisse von Studie 3 als vereinbar mit der Interpretation der Befunde von Studie 1 und 2 ansieht, hängt demnach unmittelbar davon ab, inwieweit man der rein attentionalen Interpretation der IPS-Aktivierungen in Studie 3 folgt.

Zweitens darf nicht unberücksichtigt bleiben, dass die genannten EEG-Studien, wie auch Studie 1 und 2, den Abruf im Kontext der Wiedererkennung von Gedächtnisinhalten anhand eines Testreizes untersucht haben. In diesem wird der Abruf durch den präsentierten Testreiz gebahnt: Ausgehend von der Annahme, dass der Testreiz im Sinne einer assoziativen Aktivierungsausbreitung Gedächtnisrepräsentationen entsprechend ihrer Ähnlichkeit direkt aktiviert (Cowan, 1988; McElree, 2006; Nosofsky und Palmeri, 1997; Ratcliff, 1978) und auf diese Weise abgleicht, stellt dies gewissermaßen einen „bottom-up“-Modus des Abrufs dar. Dies schließt jedoch nicht aus, dass weitere Abrufmodi existieren, welche eventuell auch in stärkerem Maße top-down Mechanismen der Aufmerksamkeit erfordern, die dem Fokus der Aufmerksamkeit zugeschrieben werden könnten. Beispielsweise geht McElree (2006) primär auf Basis von Ergebnissen verbaler Arbeitsgedächtnisexperimente davon aus, dass neben der dem genannten direkten Zugriff ein weiterer Abrufmodus existiert, der stärker auf einer kontrollierten, seriellen Durchsuchung der Arbeitsgedächtnisinhalte beruht. Diese sei insbesondere dann zu beobachten, wenn relationale Informationen im Arbeitsgedächtnis abgerufen bzw. durchmustert werden müssen, etwa wenn die Versuchsperson seriell eine Reihe von Zahlen enkodiert und in der Abrufphase beantworten soll, welche von zwei Testzahlen früher in der Reihe der Merkreize aufgetreten ist. Diese Aufgabe erfordert ein höheres Maß an Kontrolle über den Ablauf und scheint eine serielle Suche zu beinhalten. Diese könnte auf einer Serie von Aufmerksamkeitsfokussierungen beruhen, die wiederum eine größere Rolle auch des PPC erwarten lassen. Jedoch stellt sich die Frage, ob der scheinbar serielle Ablauf in dieser Art von Aufgaben tatsächlich einen weiteren Abrufmodus abbildet oder aber die Anzahl notwendiger Vergleiche zwischen abgerufenen Merkinhalten, deren Evaluation und gegebenenfalls einen Flaschenhals der die Ausführung kontrollierenden Instanz. Eine ebenfalls top-down getriebene Alternative zum durch einen Testreiz gebahnten Abruf ohne Beteiligung des Fokus der Aufmerksamkeit besteht darin, dass Gedächtnisinhalte selbstinitiiert, ohne externen Testreiz abgerufen werden können. Wenngleich auch dann eine

assoziative Aktivierungsausbreitung in Antwort auf eine Art internen Hinweisreiz vorliegen könnte, wäre eine stärkere top-down-Steuerung anzunehmen, die auf attentionale Mechanismen schließen ließe. Die vielleicht einfachste experimentell zugängliche Form eines solchen intern generierten Abrufs stellt das sogenannte „refreshing“ dar, das einfache mentale Wiederauffrischen eines Arbeitsgedächtnisinhalts, indem man ihn sich im Falle von visuellen Inhalten mental nochmals vor Augen führt. Eine Reihe von Bildgebungsstudien (Johnson, Mitchell, Raye, D'Esposito und Johnson, 2007; Raye, Johnson, Mitchell, Greene und Johnson, 2007; Raye, Johnson, Mitchell, Reeder und Greene, 2002; Roth, Johnson, Raye und Constable, 2009) haben refreshing anhand von visuellen wie auch verbalen Materialien im Vergleich zu verschiedenen anderen Aufgabenbedingungen untersucht (z.B. ein gemerktes Wort durch ein neues zu ersetzen [updating], ein Wort zu lesen; ein Gesicht erneut zu sehen). Diese Untersuchungen haben recht übereinstimmend refreshing-assoziierte Aktivierungen des (meist dorso-)lateralen präfrontalen Cortex berichtet. Wichtig für die aktuelle Diskussion der Rolle des Fokus der Aufmerksamkeit für den Abruf ist, dass bei der Interpretation dieser Ergebnisse in allen genannten Studien angenommen wurde, dass die gefundenen frontalen Aktivierungen nicht eine Aktivierung der Reizrepräsentationen selbst darstellen, sondern ein attentionales top-down Signal, das Reizrepräsentationen in posterioren Arealen beeinflusst. Entsprechend führte beispielsweise das refreshing eines gemerkten Gesichts zu verstärkter Aktivierung in extrastriären visuellen Arealen (Johnson et al., 2007). Dies steht in Einklang mit anderen Befunden und der angenommenen Rolle des dorsolateralen PFC als allgemeinem supramodalen Selektionsmechanismus (Rowe et al., 2000; Rowe, Friston, Frackowiak und Passingham, 2002; Rowe, Stephan, Friston, Frackowiak und Passingham, 2005), der die Verarbeitung aufgabenbezogener Informationen über top-down-Signale fördert. Auch von EEG-Seite konnte Berti (2008, 2016) zeigen, dass die Aktivität an frontozentralen Sensoren im Zeitbereich der P3a die Selektion relevanter Informationen im Arbeitsgedächtnis widerspiegelt.

Die durch refreshing, den im Gegensatz zu den in dieser Arbeit durchgeführten Studien intern generierten Abruf, hervorgerufenen Aktivierungen im präfrontalen Cortex können folglich als attentionaler Selektionsmechanismus betrachtet werden. Dies widerspricht klar der Annahme, dass der attentionale Fokus im Abruf erst als dessen Ergebnis des Abrufs neu ausgerichtet wird bzw. macht eine Einschränkung dieser Annahme auf Wiedererkennungsparadigmen notwendig.

Ein verwandter, sehr grundsätzlicher Einwand dagegen, das Fehlen differentieller posterior parietaler Aktivität trotz passender behavioraler und EEG-Befunde als Zeichen dafür zu deuten, dass der Fokus der Aufmerksamkeit für den Abruf irrelevant ist, liegt im Verhältnis von angenommenen kognitiven Prozessen und beobachteter Hirnaktivierung: Die Aktivität des posterioren parietalen Cortex kann nicht mit dem Fokus der Aufmerksamkeit gleichgesetzt werden. Wenngleich posterior parietale Aktivierungen im Sinne des Fokus der Aufmerksamkeit interpretiert wurden und diese in einigen Artikeln insbesondere zur Kapazitätsbegrenzung des visuellen Arbeitsgedächtnisses als austauschbare Begriffe erscheinen, stellt der Fokus der Aufmerksamkeit ein psychologisches Konstrukt dar. Das Behalten von Arbeitsgedächtnisinhalten durch Zuwendung von Aufmerksamkeit stand klar im Zentrum des Forschungsinteresses und leitete sicherlich auch die Wahl der Bezeichnung als Fokus der Aufmerksamkeit; dennoch schreibt Cowan dem Fokus weitere Funktionen zu, wie das Ausfiltern von irrelevanten Informationen, das Chunking von Inhalten und auch den Vergleich sensorischer Reize mit Arbeitsgedächtnisinhalten (Cowan, 2005). Es handelt sich also mitnichten um ein homogenes Konzept. Auch wenn die vorliegenden Ergebnisse darauf hindeuten, dass der PPC am letzten Punkt, dem Abgleich sensorischer Reize mit Arbeitsgedächtnisinhalten, im Falle der Wiedererkennung nicht maßgeblich beteiligt ist, ist aufgrund der o.g. Ergebnisse zum refreshing davon auszugehen, dass der intern generierte Abruf wesentlich auf einem attentionalen Mechanismus beruht, der durch präfrontale Regionen vermittelt ist. Auch Chunking und Interferenzkontrolle im Arbeitsgedächtnis als

weitere Operationen des Fokus der Aufmerksamkeit gelten als Funktionen, die wesentlich auf der Aktivität von präfrontalen Cortearealen beruhen (z.B. Bor, Duncan, Wiseman und Owen, 2003; Sakai et al., 2002). Demnach wäre in Bezug auf den Abruf festzuhalten, dass dieser weniger von posterior parietalen Anteilen des neuronalen Systems abhängt, das den Fokus der Aufmerksamkeit repräsentiert, sehr wohl aber dessen frontale Komponenten aktiviert.

Allerdings stellt sich die allgemeine Frage, ob die scheinbar enge Bezeichnung als Fokus der Aufmerksamkeit für ein nicht homogenes Konstrukt wirklich eine glückliche Wahl war. In Bezug auf das Konstrukt selbst scheint eine genauere Spezifizierung hilfreich: Cowan stellt die Teilfunktionen (Behalten, Abgleich, Chunking, Filtern) stets im gleichen Bild der Aktivierung und des Eintritts in den Fokus der Aufmerksamkeit dar. Geht man davon aus, dass die Teilfunktionen des Fokus der Aufmerksamkeit in unterschiedlichen, verteilten Hirnregionen ablaufen und zudem in mehreren Hirnarealen Arbeitsgedächtnisrepräsentationen nachgewiesen wurden, bleibt klärungsbedürftig, wie die angenommene globale Aktivierung einer Gedächtnisrepräsentation sich auf Hirnebene niederschlägt bzw. ob nicht doch unterschiedliche Repräsentations- und Funktionsebenen angenommen werden müssen, die dann auch selektiv aktiviert werden können. Dies kann von einem rein kognitiven Modell nicht erwartet werden, wäre für die konkrete modellgeleitete Umsetzung von Forschungsfragen mittels bildgebender Methoden jedoch äußerst nützlich.

5.2 Die Rolle abrufbezogener Deaktivierungen des default mode-Netzwerks

Da die vermutete Rolle des IPS nicht bestätigt werden konnte: Welche Regionen scheinen stattdessen am Abruf beteiligt? In Studie 1 und Studie 3 zeigten sich trotz unterschiedlicher Reizmaterialien und Paradigmen übereinstimmend auf höhere Abgleichsanforderungen stärker negative BOLD-Antworten im posterioren cingulären

Cortex, dem inferioren Parietallappen bzw. dem temporoparietalen Übergang wie auch im rostralen superioren frontalen Sulcus. In Studie 3 waren diese selektiv mit den Anforderungen an die gedächtnismäßige Selektion von gemerkten Positionen assoziiert, nicht dagegen mit der Aktualisierung des Fokus der Aufmerksamkeit ($p \geq .1$, unkorrigiert für multiple Vergleiche). In Studie 1 ergaben sie sich sowohl als Folge einer höheren notwendigen Präzision des Gedächtnisabgleichs (Merk-Testreiz-Ähnlichkeit) wie auch einer erhöhten Anzahl Merkreize, letzteres jedoch ausschließlich dann, wenn eine Wiedererkennung gefordert war. In beiden Studien lagen somit klare Hinweise darauf vor, dass es sich um funktionell selektive Deaktivierungen handelte. Deren Lokalisation in rostralen superior frontalen, posterioren cingulären und auch inferior parietalen Arealen überlappten beträchtlich zwischen den hier berichteten Arbeitsgedächtnisstudien, Studien aus dem Bereich des Abrufs von Inhalten des Langzeitgedächtnisses und Studien zur perzeptuellen Entscheidungsfindung. Dies steht in Einklang damit, dass die gleichen Abgleichsprozesse für alle drei Aufgaben angenommen werden. Cowan, McElree, Nosofsky, Ratcliff und andere gehen davon aus, dass der Testreiz auf Basis seiner Ähnlichkeit zu den Gedächtnisinhalten diese aktiviert und auf Grundlage dieses Prozess der Evidenzakkumulation die Wiedererkennungsentscheidung getroffen wird. Gleichwohl bezeichnet der Ausdruck Aktivierung hierbei ein Konzept, das nicht notwendigerweise identisch mit neuronaler Aktivität sein muss. Wenngleich die Bezeichnung also unmittelbar eine positive BOLD-Antwort erwarten lässt, sind je nachdem, welcher kognitive Mechanismus für den Abgleich angenommen wird, auch die gefundenen Deaktivierungen inhaltlich kompatibel. Die spontane Ruheaktivität des default mode-Netzwerks, dem die hier gefundenen Deaktivierungen zugeordnet werden können, könnte geprägt sein durch ungesteuerte assoziative Ausbreitung von Signalen. In Verbindung mit der verbreiteten Annahme, dass der Abgleich zwischen Test- und Merkreizen durch eine gleichartige assoziative Verarbeitung stattfindet, erscheint es plausibel anzunehmen, dass sonstige, für den Abgleich irrelevante assoziative Verbreitungen unterbrochen, unterdrückt

oder ausgefiltert werden müssen, um einen zielgerichteten Abgleich zwischen den aufgabenrelevanten Reizen zu ermöglichen. Eine Reduktion der im ruhigen „default mode“ stark verzweigten assoziativen Ausbreitung könnte wiederum mit einer Netto-Reduktion der neuronalen Aktivität verbunden sein, sodass letztlich ein negatives BOLD-Signal resultiert. Dies entspräche einem Filterungsprozess (siehe auch Shulman et al., 2007), der das Signal-zu-Rauschen-Verhältnis zwischen Hintergrundaktivität und reizbezogener Aktivität optimiert, indem die im default mode dominierende Hintergrundaktivität reduziert wird. Eine ähnliche Annahme trafen Nosofsky und Kollegen (z.B. Nosofsky und Palmeri, 2015) in ihren Modellierungen des Abgleichsprozesses. Bei diesen aktiviert ein Testreiz entsprechend der Vorstellung einer assoziativen Aktivierungsausbreitung nicht selektiv die Arbeitsgedächtnisinhalte, sondern prinzipiell alle mit dem Testreiz in irgendeiner Form assoziierten Gedächtnisinhalte, wobei die Aktivierungsstärke von der Stärke der Assoziation (d.h. deren Ähnlichkeit zum Testreiz) abhängt. Die Evidenz, dass der Testreiz einem der gemerkten Reize entspricht, hängt folglich nicht nur von der testreizgetriebenen Aktivierung der Gedächtnisrepräsentationen, sondern auch von der Aktivierung anderer Reize ab, die hier Hintergrundaktivität genannt wurde. Je schlechter das Verhältnis zwischen Signalen (Aktivierungen der Arbeitsgedächtnisrepräsentationen) und Rauschen (Hintergrundaktivität), desto größer sollte der Filterungsbedarf sein, desto länger sollten der Abgleich / die Filterung und die Entscheidungsfindung dauern, und desto negativer sollten die resultierenden BOLD-Antworten ausfallen. Dies entspricht weitgehend den hier berichteten empirischen Ergebnissen. Ein derartiger Filterungsprozess könnte sich im Ergebnis auf neuronaler Ebene somit von der zumeist angenommenen Evidenzakkumulation unterscheiden. Denn in der Evidenzakkumulation soll kontinuierlich neue Information aufgenommen werden, sodass Testreize mit der höchsten Ähnlichkeit zum Zielreiz (im Falle des Arbeitsgedächtnisses einer der gemerkten Reizrepräsentationen) die stärksten Signale produzieren. Deren Ergebnis wäre im Gegensatz zu einem Filterungsmechanismus somit eine zunehmende neuronale

Aktivierung von unähnlichen über ähnliche bis hin zu vollständig mit einem Gedächtnisinhalt übereinstimmenden Testreizen.

Aufgrund der zeitlichen Integration von neuronalen Signalen in der BOLD-Antwort kann aus den vorliegenden fMRT-Ergebnissen wegen der gleichzeitig verlängerten Reaktionszeiten für ähnliche Testreize keine gesicherte Aussage getroffen werden, ob die den beobachteten BOLD-Antworten zugrunde liegende neuronale Aktivität graduell die Ähnlichkeit zwischen Merk- und Testreiz, also eine Evidenzakkumulation, abbildet oder eher einen Filterungsprozess, der sich entsprechend der Abgleichsschwierigkeit verhält.

Aufschlussreich könnten die Daten von Studie 2 sein, die den Abgleichsprozess zeitlich genauer, aber mit verringerter räumlicher Präzision, mittels MEG erfasste. Der posteriore cinguläre Cortex sowie der Präcuneus, deren Aktivität sich in Studie 1 und 3 als abrufbezogen gezeigt hat, liegen tief im Interhemisphärenspalt, was es erschwert, ihre Aktivität durch außerhalb des Schädels positionierte Sensoren zu erfassen bzw. Aktivität ohne dezidierte Quellenanalyse diesen Regionen zuzuordnen. Entsprechend überrascht es nicht, dass in Studie 2 keine eindeutig diesen Regionen zuzuschreibenden Aktivitäten zu verzeichnen waren. Doch ähnliche Aktivierungsmuster wie PCC und PCN wiesen im fMRT auch die inferioren parietalen Lobule auf, deren Beitrag im MEG deutlicher sichtbar sein sollte. Tatsächlich scheint die Aktivität von Komponente K2 mit diesen fMRT-Aktivierungen vereinbar. K2 war im Zeitbereich von ca. 400 bis 600 ms an rechtsseitigen temporoparietalen Sensoren nachweisbar und gekennzeichnet durch eine Reihung der Signalamplituden umgekehrt zur Abrufschwierigkeit (unähnliche > übereinstimmende > ähnliche Testreize). Sie überlappte mit von der Anzahl Merkreize abhängigen Aktivitäten (K4), der Kernbereich von K2 wies jedoch keine signifikanten Effekte der Anzahl Merkreize auf. Dies scheint im Gegensatz zu Deaktivierungen am temporoparietalen Übergang in Studie 1 zu stehen, welche klar von der Anzahl gemerkter Reize beeinflusst wurden. Da das fMRT-Signal eine Mischung der Aktivitäten zu unterschiedlichen Zeitpunkten des Abrufs darstellt, und im MEG auf

niedrigerer Schwelle ($p < .001$) zeitlich ausgedehnte Effekte der Anzahl Merkreize auch über temporoparietalen Sensoren beobachtet wurden, beeinträchtigt dies jedoch nicht notwendigerweise deren Vereinbarkeit. K2 zeigte wie die fMRT-Ergebnisse eine schwierigkeitsabhängige Reihung der Aktivität. Sofern K2 und die fMRT von Studie 1 tatsächlich die gleichen neuronalen Vorgänge abbilden, hieße dies, dass die fMRT-Aktivierungen nicht aus der zeitlichen Integration im BOLD-Signal resultieren, sondern tatsächlich neuronale Effekte widerspiegeln. Das gefundene schwierigkeitsbezogene Muster entspräche dann eher einem Filterungsprozess als einer Evidenzakkumulation.

Dies hätte zwei Implikationen: Erstens würde im Zusammenhang mit der Annahme eines Filterungsprozesses die Interpretation von K2 als Abbild der Schwierigkeit bzw. der schwierigkeitsbedingten Rekrutierung weiterer Ressourcen, wie sie in der isolierten Betrachtung von Studie 2 in Kapitel 3 vorgenommen wurde, zu kurz greifen. Stattdessen böte der angenommene Filterungsprozess auch eine Erklärung dafür, dass die Signaldifferenz zwischen mit einem Merkreiz übereinstimmenden und ähnlichen Testreizen bei K2 positiv mit der Amplitudendifferenz bei der kategorisierungsbezogenen Komponente K3 korrelierte. Je stärker der Filterungsprozess bei ähnlichen Testreizen im Vergleich zu übereinstimmenden ausfiel, desto größer war die kategorisierungsbezogene Signaldifferenz, die wiederum mit der Diskriminationsfähigkeit zusammenhing. Bei einer Interpretation von K2 im Sinne der schwierigkeitsbedingten akuten Notwendigkeit zur Aktivierung weiterer Verarbeitungsressourcen wäre hingegen eher zu erwarten gewesen, dass kein Zusammenhang zu K3 oder ein negativer Zusammenhang gefunden wird, da eine akute Ressourcenanforderung besonders in Situationen relevant wäre, in denen eine zu geringe Signaldifferenz vorliegt, die keine Kategorisierung erlaubt hätte. Die Aktivierung weiterer Ressourcen hätte dann den Zweck, die Kategorisierung zu ermöglichen, d.h. die Signaldifferenzierung in K3 auf ein ausreichendes Maß zu verstärken. Geringe Diskriminationsleistungen mit entsprechend geringer Signaldiskriminierung in K3 sollten also

mit einem erhöhten Bedarf an zusätzlichen Ressourcen und entsprechend verstärkter Signaldifferenz in K2 einhergehen.

Wenn die Aktivität von K2 als Abgleichsprozess aufgefasst wird, der über einen Filterungsmechanismus umgesetzt wird, stellt sich jedoch die Frage, welche Rolle die Komponente K1 spielen soll. Deren Amplituden entsprachen der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und wurden hypothesenkonform als Ausdruck des summierten Ähnlichkeitswerts interpretiert. Ihr müsste folglich bereits ein Abgleich zwischen Merk- und Testreiz zur Bestimmung deren Ähnlichkeit zugrunde liegen. Es ist unklar, weshalb sich ein weiterer Abgleichsprozess anschließen sollte. Momentan muss daher offen bleiben, in welchem Verhältnis K1, K2, die Ähnlichkeitssumme und der Abgleichsprozess stehen.

Eine zweite Implikation der Interpretation der gefundenen Deaktivierungen als Ausdruck eines Filterungsprozesses betreffe Studien aus dem Bereich der perzeptuellen Entscheidungsfindung, die ähnliche Deaktivierungen als Ausdruck eines Evidenzakkumulationsmechanismus gedeutet haben. In diesen wurden beispielsweise in mehreren Stufen degradierte Gesichter und Häuser präsentiert und die Aufgabe bestand darin anzugeben, ob ein Bild ein Gesicht oder ein Haus zeigt. Es zeigten sich zunehmende Deaktivierungen mit zunehmendem Degradationsgrad. D.h. es fand sich eine monotone Reihung entsprechend der vorliegenden Evidenz; jedoch reflektierte die Reihung ebenfalls vollständig die Beurteilungsschwierigkeit. Dem entspräche in Studie 1 und 2 eine Reihung entsprechend der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit. Eine entsprechende Komponente wurde hier mittels MEG nachgewiesen, jedoch an lateralen frontotemporalen Sensoren (K1). Sowohl von der Lokalisation als auch den schwierigkeitsabhängigen Signalamplituden scheint dagegen K2 besser den gefundenen Deaktivierungen zu entsprechen. Dies impliziert, dass die Aktivitäten eventuell auch in Studien zur perzeptuellen Entscheidungsfindung nicht die kontinuierliche Evidenzakkumulation widerspiegeln, sondern die Schwierigkeit des Abgleichsprozesses, der

als Filterungsprozess verstanden werden könnte. Gleichwohl existieren Unterschiede zwischen diesen Studien und dem Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis. Zum einen waren die Testreize in Studie 1 und 2 uniforme farbige Quadrate, deren Evidenz grundsätzlich unmittelbar extrahiert werden könnte; die Schwierigkeit der Aufgabe war durch die Qualität der Gedächtnisrepräsentationen bedingt. Demgegenüber ist bei stark degradierten Reizen davon auszugehen, dass die Analyse des ambivalenten Testreizes im Vordergrund steht und diese bei zunehmender Degradation länger andauert. Es sollte also ein andauernder Prozess der Informationsaufnahme durch Inspektion des Testreizes stattfinden. In Einklang mit diesen vermuteten Unterschieden wurden in perzeptuellen Studien mit zunehmender Degradation zunehmende Aktivierungen in aufmerksamkeitsassoziierten posterior parietalen Arealen berichtet, während dort in Studie 1 und 2 keinerlei Effekt der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit zu verzeichnen war. Zum anderen basieren Wiedererkennungentscheidungen und perzeptuelle Kategorisierungen in Nosofskys Modell zwar auf dem gleichen Abrufprozess, jedoch unterschiedlichen Entscheidungskriterien: Während zur Kategorisierung die Evidenz für das Vorliegen eines Gesichts in Verhältnis zur Evidenz, dass ein Reiz ein Haus zeigt, gesetzt werden muss, basiert die Wiedererkennungentscheidung auf der absoluten Evidenz (summierten Ähnlichkeit) im Vergleich zur Hintergrundaktivität. Angesichts dieser Unterschiede bleibt es eine spekulative Vermutung, dass die hier gefundenen Befunde vollständig auf Studien der perzeptuellen Entscheidungsfindung übertragbar sind.

In mehreren anderen Studien zur perzeptuellen Entscheidungsfindung wurden Deaktivierungen von vorne herein aus Teilen der Ergebnisdarstellung und der Diskussion ausgeschlossen (z.B. Ho et al., 2009; Ploran et al., 2007; Tosoni et al., 2008), weil es sich um Deaktivierungen, nicht positive Aktivierungen handelte, die als Nebenwirkung der Aktivierung anderer Areale betrachtet wurden. Dieses Argument muss als Alternative zur vorgestellten Filterung beachtet werden. Die Interpretation der Deaktivierungen erfordert eine Klärung des Verhältnisses zwischen BOLD-Signal und zugrundeliegender neuronaler

Aktivität. Die Mechanismen der neurovaskulären Kopplung und der neuronalen Korrelate der mittels fMRT beobachtbaren Effekte sind nicht vollständig bekannt, doch haben diverse Studien nachgewiesen, dass der BOLD-Effekt relativ konsistent positiv mit lokalen Feldpotentialen zusammenhängt. Dies deutet darauf hin, dass er eher auf synaptischer Aktivität beruht als auf neuronalem Spiking, und somit vermutlich die Eingangsseite sowie die lokale Verarbeitung innerhalb einer Hirnregion abbildet, weniger dagegen deren Output an andere Regionen (Lippert, Steudel, Ohl, Logothetis und Kayser, 2010; Logothetis, 2002). Vor diesem Hintergrund scheint es möglich, dass Deaktivierungen im fMRT das Resultat der Aktivierung anderer, inhibitorisch verbundener Hirnregionen sind. Tatsächlich fanden sich in Studie 1 Aktivierungen im frontalen Cortex, die sich annähernd spiegelbildlich zu den genannten abrufbezogenen Deaktivierungen verhielten. Jedoch lag in frontalen BOLD-positiven Regionen zusätzlich ein Effekt der Anzahl Merkreize vor, welcher der Enkodierungs- und Behaltensphase zugeordnet werden konnte, da er auch in Durchgängen ohne Wiedererkennung Signifikanz erreichte. Auch wurden mittels MEG mit den in den fMRT-Studien beobachteten Deaktivierungen vereinbare neuronale Aktivitäten beobachtet, ohne dass über anderen MEG-Sensoren umgekehrt gereichte Signalamplituden zu verzeichnen gewesen wären. Ebenfalls zeigten sich in Studie 3 Deaktivierungen in Abhängigkeit von den Anforderungen an die gedächtnismäßige Selektion, ohne dass spiegelbildliche positive Effekte gefunden wurden; jedoch ergab eine zusätzlich durchgeführte Konjunktionsanalyse aller Einzelbedingungen Aktivierungen im dorsolateralen Präfrontalcortex, die allen Aufgabenbedingungen gemeinsam waren. Eine Herleitung der selektiv für den Abruf gefundenen Deaktivierungen aus BOLD-positiven Regionen müsste also erklären, wie selektive Deaktivierungen aus teilweise nicht vorfindbaren (Studie 2) oder nicht mit den Abrufanforderungen assoziierten (Studie 3) Aktivierungen entstehen und wieso die positive Aktivität nur im Abruf zu selektiven Deaktivierungen führt, nicht aber in der Enkodierungs- und Behaltensphase (Studie 1). Zumindest denkbar ist dies, wenn eine positive BOLD-Region

multiple Verarbeitungsfunktionen erfüllt, wie z.B. die gleichzeitige Verarbeitung des Test- und der Merkreize, oder auch behaltensbezogene Aktivität zeigt und gleichzeitig abrufbezogen aktiv ist. In diesem Fall könnte man spekulieren, dass die multiplen Anforderungen von Input- und Verarbeitungsseite funktionell selektive Anteile überlagern und hierdurch maskieren könnten, während ein funktionell selektiver Verarbeitungoutput dann als Input in verbundenen, selbst funktionell nicht relevanten Arealen zu selektiver BOLD-Aktivierung bzw. -deaktivierung führt. In diesem Fall wären Deaktivierungen trotz funktioneller Selektivität als durch neuronale Konnektivität vermitteltes Epiphänomen der Verarbeitung in anderen Regionen zu betrachten. Prinzipiell scheint diese Möglichkeit im konkreten Fall durch die Analyse effektiver Konnektivität annäherbar und durch eine Kombination von fMRT mit TMS prüfbar. Auch in diesem angenommenen Fall würden Deaktivierungen dennoch wertvolle Informationen darstellen, die in positiven BOLD-Antworten nicht unbedingt nachweisbar wären. Entsprechend scheint es selbst in diesem Fall sinnvoll, diese zu berichten und nicht von vorne herein auszuklammern. Auch sollten die Implikationen einer solchen epiphänomenalen Erklärung betrachtet werden: Die gleiche Argumentation ließe sich auch auf jede positive BOLD-Antwort anwenden – diese könnten gleichermaßen Nebeneffekte der Aktivierung (oder auch Deaktivierung) anderer Areale sein, was massive Auswirkungen auf die Interpretation aller fMRT-Daten hätte. Schon aus Gründen der argumentativen Sparsamkeit wäre eine solche Betrachtung, bei der die Konsequenzen einer neuronalen Aktivierung für andere Regionen die lokal erkennbare Bedeutung der Aktivierung weit übersteigen, nicht zu präferieren, solange keine überzeugende Evidenz für deren Gültigkeit vorliegt. In Bezug auf die vorliegenden Studien soll dennoch festgehalten werden, dass präfrontale und anteriore cinguläre Regionen, in denen hier positive Antworten verzeichnet wurden, dafür bekannt sind, flexibel an multiplen Aufgabenanforderungen beteiligt zu sein. Diese kämen folglich prinzipiell als Kandidaten für einen rein konnektivitätsbedingten Ursprung der beobachteten Deaktivierungen in Betracht.

Zusammenfassend könnten die zwischen Studie 1 und 3 übereinstimmend beobachteten negativen Aktivierungen sowie Komponente 2 aus Studie 2 Ausdruck eines Filterungsmechanismus sein, der zum Zwecke des Abgleichs zwischen Test- und Merkreizen ablaufende Hintergrundaktivität supprimiert. Spekulativ könnte man sie jedoch auch als Epiphänomen der Verarbeitung in „multiple-demand“-Regionen (Duncan, 2010) einordnen. In jedem Fall zeigten sie sich in allen vorliegenden Studien als selektiv für die Anforderungen an den Abruf.

5.3 Die Rolle abrufbezogener frontaler Aktivierungen

Die Diskussion von Studie 1 in Kapitel 2 fokussierte genau aus diesem Grund stark auf diese Deaktivierungen. Jedoch fanden sich, wie bereits dargestellt, in Studie 1 (nicht aber in Studie 3) eine Reihe von Regionen mit positiven BOLD-Antworten, die sich annähernd spiegelbildlich zu den oben berichteten Deaktivierungen verhielten, die aber im Gegensatz zu den negativen BOLD-Regionen zusätzlich einen nicht abrufbezogenen Effekt der Anzahl Merkreize (d.h. einen Effekt in Durchgängen ohne Wiedererkennung) aufwiesen, der aller Wahrscheinlichkeit nach der Enkodierungs- und / oder Behaltensphase entstammte. Die Lokalisation der positiven Aktivierungen im dorsolateralen und ventrolateralen PFC und der anterioren Insula scheint ebenfalls gut vereinbar mit den MEG-Ergebnissen von Studie 2. In dieser war eine mutmaßliche „summed similarity“-Komponente über links frontotemporalen und eine spätere „Kriteriumstest“-Komponente über rechts frontotemporalen Sensoren berichtet worden. Die Reihung der Aktivierungsstärken in Abhängigkeit von der Reizähnlichkeit stimmte zwischen MEG und fMRT hingegen nicht überein und es konnte mittels fMRT keine Aktivierung beobachtet werden, welche die Kategorisierung (übereinstimmend > [ähnlich = unähnlich]) als Ergebnis des angenommenen Kriteriumstests abgebildet hätte. Ob diese Diskrepanzen Effekte der zeitlichen Integration im (und des

neurovaskulären Beitrags zum) BOLD-Signal darstellen, kann hier wie bereits erwähnt nicht geklärt werden. Jedoch schien im Bereich der abrufselektiven Deaktivierungen des temporoparietalen Übergangs eine starke Übereinstimmung zu Komponente K2 vorzuliegen, was dafür spricht, dass in diesem Bereich die zeitliche Integration nicht unbedingt eine große Rolle spielte. Da alle der genannten BOLD-positiven Regionen dafür bekannt sind, sensitiv auf zahlreiche Aufgabenanforderungen, deren Schwierigkeit und teilweise die damit verbundene Antwortunsicherheit, zu reagieren und sie vermutlich bereits während der Enkodierung- und / oder der Behaltensphase aktiv waren, sind die beobachteten Aktivierungen wahrscheinlich als Mischung all dieser Prozesse aufzufassen. Selbst wenn Aktivierungen existiert haben sollten, welche die graduelle Merk-Testreiz-Ähnlichkeit repräsentierten, könnten diese durch andere Prozesse überlagert worden sein. Da aber unterschiedliche Reaktionszeiten und Anteile korrekter Antworten ein typisches Merkmal der Variation der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit darstellen, scheint es zunächst ein wenig aussichtsreiches Unterfangen, diese Signalmischung rein über eine experimentelle Aufgabenmanipulation aufzulösen. Insbesondere die Konfundierung zwischen Merk-Testreiz-Ähnlichkeit und der Aufgabenschwierigkeit lässt auch nicht erwarten, dass sich über multivariate statistische Verfahren direkt verteilte Muster von Aktivierungsanteilen identifizieren lassen, welche die Merk-Testreiz-Ähnlichkeit in Reinform abbilden. Eventuell bestünde ein Ansatz darin, in einer rein perzeptuellen Kategorisierungsaufgabe, beispielsweise mit der Aufgabenstellung zu entscheiden, ob ein dargebotenes Gesicht männlich oder weiblich ist, Aktivierungsmuster statistisch zu lernen, welche die orthogonal zur Aufgabenstellung die manipulierte Ähnlichkeit zwischen den Reizen abbilden. Die erhaltenen Muster könnten dann dazu verwendet werden, die Aktivierung in einer Arbeitsgedächtnisaufgabe auszuwerten, in der die gleichen Gesichter im Arbeitsgedächtnis gemerkt und abgerufen werden müssen. Dieser „cross-task decoding“-Ansatz würde jedoch voraussetzen, dass die Reizähnlichkeit in beiden Aufgaben invariant repräsentiert wird, was

angesichts der herausragenden Eigenschaft präfrontaler Neuronenpopulationen, flexibel unterschiedliche Aufgabenstellungen zu repräsentieren, wiederum keineswegs als gesichert gelten kann. Ein weiterer möglicher Ursprung der Diskrepanz zwischen fMRT und MEG könnte darin liegen, dass die Ergebnisse schlicht nicht reliabel sind und sich nicht replizieren lassen. Zumindest für die MEG-Studie lässt sich jedoch einwenden, dass die gefundenen Ähnlichkeitssummutations- und kriteriumstestbezogenen Aktivitäten in der untersuchten Stichprobe hoch konsistent nachweisbar waren.

Existieren andere Studien, die ähnliche Leistungen untersucht haben? Rahm und Kollegen (2006) zeigten im Kontext einer kombinierten Arbeitsgedächtnis- und Antwortkonfliktaufgabe, dass Arbeitsgedächtnisinhalte zu stärkeren Aktivierungen in der anterioren Insula und weiter dorsal gelegenen präfrontalen Arealen führen. Dies ist insofern bemerkenswert, als die behaviorale Performanz bei der Beurteilung eines mit einem Gedächtnisinhalt übereinstimmenden Testreizes leicht besser war als wenn der Testreiz nicht übereinstimmte. Es scheint also grundsätzlich möglich, trotz niedrigerer Schwierigkeit in genannten frontalen Arealen höhere Signalamplituden zu erreichen. Im Gegensatz zu den vorliegenden Studien entsprachen die Testreize in der genannten Studie jedoch klar einem der Merkinhalte oder waren klar unähnlich. Nosofsky, Little und James (2012) verglichen die BOLD-Antworten während der Kategorisierung von Punktmustern, der Wiedererkennung aus dem Langzeitgedächtnis und einer identischen Wiedererkennungsaufgabe, bei der die Versuchspersonen instruiert wurden, ein niedriges Antwortkriterium anzulegen, also bereits dann eine positive Antwort abzugeben, wenn es ihrer Ansicht nach sein könnte, dass ein präsentiertes Punktmuster einem gemerkten entspricht, auch wenn sie nicht sicher waren. Basierend auf Nosofskys Modell wurde davon ausgegangen, dass alle drei Aufgaben mit ähnlichen Abruf- / Abgleichprozessen einhergehen, sich jedoch hinsichtlich des verwendeten Antwortkriteriums unterscheiden. Ihre Analyse ergab, dass die rechte anteriore Inselregion bei der Wiedererkennung mit hohem Kriterium stärker aktiviert war als bei Wiedererkennung mit

niedrigem Kriterium und der perzeptuellen Kategorisierung. Weiterhin korrelierte der aus einer statistischen Modellierung der Verhaltensdaten gewonnene Parameterschätzwert des Entscheidungskriteriums in allen drei Aufgaben mit der Aktivierung der anterioren Insula. Unter der Annahme, dass ähnliche Abgleichsprozesse auch für die Wiedererkennung von visuellen Arbeitsgedächtnisinhalten gelten, stehen diese Ergebnisse vollständig in Einklang mit der in Studie 2 beobachteten Kriteriumstest-Komponente K3 über rechts frontotemporalen Sensoren, die stärkere Signalamplituden für den Abgleich übereinstimmender im Vergleich zu beiden Arten nicht übereinstimmender Testreize aufwies.

Eine Reihe weiterer Studien untersuchten nicht Gedächtnisleistungen, sondern die Kategorisierung uneindeutiger Reize oder die Objekterkennung. Deren Ergebnisse und Interpretationen hinsichtlich der Rolle insulärer und präfrontaler Aktivierungen variieren allerdings beträchtlich. Ho, Brown und Serences (2009) untersuchten perzeptuelle Entscheidungen hinsichtlich der Bewegungsrichtung einer Punktwolke mit unterschiedlichen Antwortmodalitäten (Sakkaden versus Tastendruck). Es wurden ausschließlich in der rechten anterioren Insula Aktivierungen gefunden, die in beiden Antwortmodalitäten kompatibel zu einer Rolle in der Berechnung der Entscheidung war. Ploran und Kollegen (2007) präsentierten ihren Versuchspersonen zunächst vollständig aus Rauschen bestehende Bilder, die über einen Zeitverlauf von 14 Sekunden schrittweise immer klarer wurden, bis zuletzt ein unverraushtes Bild erkennbar war. Die Versuchsperson sollte eine Taste drücken, sobald sie das dargestellte Objekt erkannte. Die Aktivierung in der anterioren Insula, inferior frontalen und anterior cingulären Regionen verblieb in diesem Zeitverlauf auf ihrem Basisniveau, solange keine Erkennung möglich war, stieg aber an, sobald die Versuchsperson angab, den Reiz nun zu erkennen. Andere temporale, frontale und parietale Regionen zeigten hingegen einen graduellen Anstieg der Aktivität über den gesamten Verlauf der Reizerkennung und wurden als evidenzakkumulierende Aktivierungen interpretiert. Diesen Studien zufolge wäre

die anteriore Insula am Moment der Objekterkennung oder der Entscheidung beteiligt, was vollständig vereinbar mit den hier gefundenen MEG-Komponenten wäre.

Demgegenüber schreiben zahlreiche andere Autoren der anterioren Insula und präfrontalen Arealen weitaus unspezifischere Funktionen zu. Heekeren kommt in seinem Übersichtsartikel (2008) zu dem Schluss, dass die anteriore Insula im Zusammenspiel mit dem anterioren cingulären Cortex im Rahmen von perzeptuellen Entscheidungen Unsicherheit, Aufmerksamkeitsanforderungen und die Aufgabenschwierigkeit abbildet. Dies entspricht der Position von Philiastides et al. (2007). Diese weisen jedoch dem ventralen PFC eine Rolle in der Entscheidung zu, was vereinbar mit der vorliegenden Lokalisation von K3 erscheint.

Zusammenfassend existieren einige Befunde aus anderen Studien, die vereinbar mit den MEG-Komponenten K1 (Ähnlichkeitssumation) und K3 (Kriteriumstest) scheinen. Gleichzeitig sind laterale frontale und insuläre Regionen jedoch an zahlreichen Aufgabenanforderungen beteiligt und werden von einigen Autoren daher als unspezifisch mit der Aufgabenschwierigkeit assoziiert beschrieben. Die vorliegenden fMRT-Ergebnisse von Studie 1 entsprechen den MEG-Ergebnissen nicht, stellen jedoch auch eine komplexe Mischung aus enkodierungs-, behaltens- und abrufbezogenen Aktivierungen dar.

Überraschend scheint, dass in Studie 3 keinerlei signifikante abrufbezogene Aktivität in positiven BOLD-Regionen gefunden wurde. Der auffälligste (jedoch nicht einzige) Unterschied dieser Studie zu allen hier genannten war, dass in Studie 3 keine offene Antwort gefordert war, sondern als Ergebnis des Abrufs lediglich gegebenenfalls eine Verschiebung der Aufmerksamkeit ausgeführt werden sollte. Man könnte spekulieren, dass die vielfach gefundenen insulären, cingulären und teilweise lateralen präfrontalen Aktivierungen auch darauf beruhen, dass unter Zeitdruck eine Entscheidung getroffen und in eine motorische Antwort transformiert werden muss. Dies wäre auch vereinbar mit o.g. Ergebnissen von

Ploran et al. (2007), denen zufolge die meisten frontalen Aktivierungen erst zum Zeitpunkt der Wiedererkennung einsetzen, also dann, wenn auch eine Antwort gegeben werden musste. Es könnte bezüglich der Rolle präfrontaler Regionen daher aufschlussreich sein, zusätzlich zum Abruf bzw. der perzeptuellen Entscheidung die Answererfordernisse zu variieren. Allerdings müsste dabei – wie in Studie 3 – zumindest indirekt sichergestellt werden, dass die Versuchspersonen die geforderten Abrufe und Entscheidungen dennoch ausführen. Eine reduzierte Anzahl Vorgänge, an denen präfrontale Regionen beteiligt sind und die sich daher im BOLD-Signal überlagern, könnte auch die Wahrscheinlichkeit erhöhen, zu den MEG-Befunden kompatible Ergebnisse zu beobachten.

5.4 Ausblick und Zusammenfassung

In den vorliegenden Studien wurde der Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis im Kontext der klassischen delayed-match-to-sample-Aufgabe umgesetzt (bzw. in Studie 3 einer Variante dieser). Damit einhergehend wurde der Akt des Abrufs einer Gedächtnisrepräsentation nicht isoliert untersucht. Vielmehr beinhalteten alle Studien den Prozess des Abgleichs zwischen einem Testreiz und den Arbeitsgedächtnisinhalten. Dieser wiederum umfasste potentiell sowohl den Abrufakt als auch die ähnlichkeitsbasierte Evidenzakkumulation und Entscheidungsfindung. Zur weiteren Identifizierung von spezifischeren Teilleistungen und deren neuronalen Korrelaten wäre für zukünftige Studien eine Trennung von Abruf-, Abgleichs- und Entscheidungsprozess angezeigt. Bei Verwendung von Farben könnte dies beispielsweise durch eine zeitliche Trennung dieser Prozesse geschehen, indem zunächst ein indirekter Hinweisreiz die Position des abzugleichenden Merkinhalts anzeigt, dieser Inhalt abgerufen wird und erst hiernach der Testreiz zum Abgleich präsentiert wird. Zum selektiven Abruf auf Basis seiner Position wird dann jedoch wiederum ein Abgleich notwendig, zwischen den gemerkten Positionen der Gedächtnisinhalte und der Hinweisposition. Es wäre

daher essentiell, zusätzlich die Abrufschwierigkeit zu manipulieren, sodass erhaltene Aktivierungen bzw. ereigniskorrelierte Potentiale oder Felder eindeutig dem Abruf zugeschrieben werden können. Dies scheint nur durch Manipulation der Repräsentationsgüte oder die Untersuchung deren natürlicher Variation im Aufgabenverlauf möglich, unter der Annahme, dass schlechtere Repräsentationen erhöhte Abrufanforderungen mit sich bringen. Selbst wenn diese Annahme sich als falsch erweisen sollte, wäre auch die Information, dass Repräsentationen unabhängig von ihrer Güte gleich schnell bzw. mit vergleichbarem neuronalen Ressourceneinsatz abgerufen werden können, bereits eine neue Erkenntnis.

Alle hier eingesetzten Paradigmen beinhalteten mehrere zwei- oder dreifach gestufte Faktoren. Implizit liegt diesem Vorgehen die Annahme zugrunde, dass sich die einzelnen Abstufungen nur in der Ausprägung eines interessierenden Prozesses unterscheiden, ohne dass zwischen den Stufen zusätzliche Prozesse involviert sind. Modellbasiertes Imaging, d.h. die Nutzung der Parameter kognitiver Modellierungen wie der von Nosofsky (1997) oder Ratcliff (1978) zur Analyse neurophysiologischer Daten, hätte gegenüber dem klassischen Vorgehen einige Vorteile: Zum einen stellt die Verwendung der Modellparameter einen direkten quantitativen Bezug zwischen dem kognitiven Modell und den neurowissenschaftlichen Daten her, während dieser in den vorliegenden Studien lediglich indirekt über die modellbasierte Wahl der Aufgabenmanipulationen existierte und auch nur grob abgestuft vorgenommen werden konnte. Die Verwendung von Modellparametern anstelle von Faktorstufen hätte ebenfalls zur Folge, dass alle gefundenen Aktivierungen eindeutig im Sinne der kognitiven Modellvorstellung interpretiert werden können. Zudem müssten die Ergebnisse robuster gegen Verletzungen der genannten Vorannahme faktorieller Designs sein: Wenn sich zwei Stufen eines Faktors nicht nur im angenommenen zugrundeliegenden Prozess unterscheiden, sondern beispielsweise in der höheren Stufe ein weiterer Prozess hinzukommt, sind diese Prozesse im faktoriellen Design nicht erkennbar oder trennbar. Beispielsweise könnte eine höhere Anzahl zu merkender Reize sowohl zu einer

geringeren Evidenzakkumulationsrate wie auch aufgrund eines Mangels an Verarbeitungsressourcen zu einer relativ konstant verlängerten Dauer der Testreizenkodierung führen. Während die Subtraktion hohe - niedrige Anzahl Merkreize unweigerlich beide Prozesse enthielte, würde eine kognitive Modellierung des Entscheidungsprozesses separate Parameter der Evidenzakkumulation und der nicht-entscheidungsbezogenen Komponenten erbringen, und die Prozesse wären mittels modellbasierter Auswertungen der neurophysiologischen Daten auch auf Hirnebene grundsätzlich trennbar. Wie groß der Vorteil einer modellbasierten Auswertung von neurophysiologischen Daten ausfällt, würde jedoch stark davon abhängen, ob das gewählte Modell für jeden Durchgang eine geschätzte relative Parameterausprägung liefert oder lediglich für jeden Parameter einen Gesamtwert pro Aufgabenbedingung und Person ausgibt. Im erstgenannten Fall kann ein direkter Zusammenhang zwischen Parameterschätzwerten der kognitiven Prozesse und der Hirnaktivierung pro Bedingung und Person hergestellt werden. Der zweite Fall hingegen wäre eher als Ergänzung zum klassischen Vorgehen zu sehen, indem interindividuelle Unterschiede der Modellparameter mit interindividuellen Unterschieden der Hirnaktivierung regressionsanalytisch in Beziehung gesetzt werden können.

Einen großen Vorteil böten modellbasierte Analysen auch im Hinblick auf die Untersuchung der Abgleichsprozesse, die scheinbar der Wiedererkennung aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis, dem Langzeitgedächtnis und der perzeptuellen Entscheidungsfindung gemeinsam zugrunde liegen. Einige Aufgabeneigenschaften, wie z.B., dass der Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis immer auf eine Behaltensphase folgt, dass in der perzeptuellen Entscheidungsfindung die Schwierigkeit durch graduelle Degradation eigentlich einfach zu erkennender Reize variiert wird oder dass in Studien zum Langzeitgedächtnis (im Gegensatz zur Arbeitsgedächtnisforschung) eine große Anzahl unterschiedlicher Reize verwendet wird, sind nur teilweise oder gar nicht zwischen den unterschiedlichen Aufgaben angleichbar, ohne dass der typische Aufgabencharakter verloren geht. Der scheinbare Umweg über eine

modellbasierte Analyse eröffnet die Möglichkeit, die klassischen Aufgaben zu verwenden (oder Kombinationen von je zwei der drei Forschungsrichtungen) und deren Ergebnisse dennoch miteinander kombinieren zu können, um mögliche gemeinsame neuronale Korrelate der Informationsakkumulation und Entscheidung zu identifizieren. Dieser Vorteil wiegt umso schwerer, als insbesondere bei Vergleichen von Aktivierungen zwischen Arbeitsgedächtnis-, Langzeitgedächtnis- und perzeptuellen Entscheidungsaufgaben nicht ausgeschlossen werden kann, dass sich diese hinsichtlich diverser Prozesse unterscheiden. Da keine 1:1-Korrespondenz zwischen der Aktivierung einer Hirnregion und der Ausführung genau eines kognitiven Prozesses besteht, bestünde beispielsweise bei einer einfachen Konjunktionsanalyse die Gefahr, dass gefundene gemeinsame Aktivierungen gar nicht in allen Aufgaben auf dem gleichen Prozess beruhen. Ein modellbasierter Ansatz könnte dies deutlich effektiver ausschließen.

Ideal wäre es, einen modellbasierten Analyseansatz mit multivariaten Methoden zu kombinieren und somit zusätzlich den Rahmen der klassischen voxelweisen Analyse zu verlassen, um die höhere Sensitivität der multivariaten Analyse von Aktivierungsmustern über mehrere Voxel auszunutzen. Sowohl die modellbasierte Analyse als auch die multivariate Dekodierung setzen jedoch eine hohe Anzahl Durchgänge voraus, was den Komplexitätsgrad möglicher Untersuchungen einschränken kann.

Gleichwohl bliebe die grundsätzlichsste Limitation aller hier vorgestellten Studien bestehen: Auch ein derartiges modellbasiertes und multivariates Vorgehen würde aufgrund der eingesetzten nicht invasiven Methoden lediglich einen korrelativen Zusammenhang zwischen Hirnaktivierung und kognitiven Prozessen bzw. experimentellen Manipulationen nachweisen können. Zwar stehen Methoden wie die transkranielle Magnetstimulation zur Verfügung, mittels derer direkt neuronale Aktivität beeinflusst werden kann, doch beinhalten diese neben direkten Wirkungen aufgrund der weitreichenden Vernetzung der Hirnareale

zahlreiche indirekte Effekte. Bereits 2001 konnten Paus, Castro-Alamancos und Petrides (2001) durch die Kombination von TMS und Positronen-Emissions-Tomographie nachweisen, dass die Stimulation des mid-dorsolateralen PFC zu zahlreichen Effekten auch in entfernten Hirnregionen führt, z.B. neben anderen frontalen und anterioren cingulären Regionen auch im posterioren cingulären Cortex und inferior parietalen Arealen. Insbesondere da all diese im Abruf (de-)aktiviert sind, scheint es von grundlegender Bedeutung, TMS nicht explorativ, sondern nur zur klaren Testung von alternativen Modellvorstellungen einzusetzen, um klar interpretierbare Ergebnisse zu erhalten. Ideal wäre eine zeitliche Hypothese, sodass für die TMS-basierte Deaktivierung der gleichen Hirnregion (mit entsprechend zwischen den unterschiedlichen Stimulationsbedingungen unveränderten strukturellen Verbindungen zu anderen Regionen) zu unterschiedlichen Zeitpunkten unterschiedliche Effekte erwartet werden. Die angestrebten modell-basierten multivariaten Analysen könnten ein guter Startpunkt für ein solches Unterfangen sein, indem sie potentiell innerhalb des über weite Hirnbereiche verteilten Netzwerks am Abruf beteiligter Regionen diejenigen identifizieren könnten, deren Aktivierung hochspezifisch mit angenommenen kognitiven Teilprozessen zusammenhängen.

Zusammenfassend ergaben die dargestellten Studien bei Unklarheit im Detail dennoch ein einigermaßen homogenes Gesamtbild des Abrufs aus dem visuellen Arbeitsgedächtnis. Insbesondere steht die dargestellte empirische Evidenz vollständig in Einklang mit der allgemeinen Modellvorstellung, dass Arbeitsgedächtnisleistungen auf gedächtnis- und aufmerksamkeitsbezogenen Teilleistungen basieren. Die vorliegenden Studien erweitern den Anwendungsbereich dieser Konzeption auf den Abruf aus dem Arbeitsgedächtnis. Gleichzeitig wird offensichtlich, dass die in Studien zur Enkodierungs- und Behaltensphase aufgrund ihrer engen Beziehung zur Anzahl Gedächtnisrepräsentationen betonten Aktivierungen im posterioren parietalen Cortex für den Abruf eine untergeordnete Rolle

spielen. Stattdessen stehen im Abruf neben frontalen Aktivierungen, die in zahllosen Paradigmen berichtet wurden, vor allem Regionen im Vordergrund, die mit dem Abruf aus dem Langzeitgedächtnis und der perzeptuellen Entscheidungsfindung assoziiert sind. Diese Deaktivierungen könnten entsprechend der konzeptuellen Ähnlichkeit dieser Leistungen einen generischen Filterungsmechanismus zum effektiven Abgleich zwischen Gedächtnisrepräsentationen und sensorischen Reizen darstellen, der möglicherweise allen drei Leistungen gemeinsam zugrunde liegt. Obgleich diese Deaktivierungen in den vorliegenden Studien selektiv auf den Abruf bezogen waren, nicht auf einen allgemeinen Ressourcenbedarf, steht der Nachweis, dass es sich nicht um ein bloßes Epiphänomen der Aktivierung in anderen Regionen handelt, noch aus.

Literaturverzeichnis

- Agam, Y., Hyun, J.-S., Danker, J. F., Zhou, F., Kahana, M. J. & Sekuler, R. (2009). Early neural signatures of visual short-term memory. *Neuroimage*, *44*(2), 531-536.
- Altmann, E. M. (2009). Evidence for temporal decay in short-term episodic memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(7), 279.
- Alvarez, G. A. & Cavanagh, P. (2004). The capacity of visual short-term memory is set both by visual information load and by number of objects. *Psychological Science*, *15*(2), 106-111.
- Anticevic, A., Cole, M. W., Murray, J. D., Corlett, P. R., Wang, X.-J. & Krystal, J. H. (2012). The role of default network deactivation in cognition and disease. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(12), 584-592.
- Ashburner, J. (2007). A fast diffeomorphic image registration algorithm. *Neuroimage*, *38*(1), 95-113.
- Atkinson, R. C. & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. Spence, K. W. & Spence, J. T. (Eds.), *The Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research and Theory* (pp. 89–195). New York: Academic Press.
- Awh, E. & Jonides, J. (2001). Overlapping mechanisms of attention and spatial working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(3), 119-126.
- Awh, E., Vogel, E. K. & Oh, S.-H. (2006). Interactions between attention and working memory. *Neuroscience*, *139*(1), 201-208.
- Baddeley, A. D. (1986). *Working Memory*. Oxford: Oxford University Press.
- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*, *255*(5044), 556-559.
- Baddeley, A. D. (1996). Exploring the central executive. *Quarterly Journal of Experimental*

- Psychology*, 49A(1), 5–28.
- Baddeley, A. (2003). Working memory: looking back and looking forward. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(10), 829-839.
- Baddeley, A. (2010). Working memory. *Current Biology*, 20(4), R136-R140.
- Baddeley, A. D., Allen, R. J. & Hitch, G. J. (2011). Binding in visual working memory: the role of the episodic buffer. *Neuropsychologia*, 49(6), 1393-1400.
- Baddeley, A.D., & Hitch, G. (1974). Working memory. In G.H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (Vol. 8, pp. 47–89). New York: Academic Press.
- Baddeley, A. D., Hitch, G. J. & Allen, R. J. (2009). Working memory and binding in sentence recall. *Journal of Memory Language*, 61, 438-456.
- Barrouillet, P. & Camos, V. (2009). Interference: unique source of forgetting in working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 13(4), 145-146.
- Bell, A. J. & Sejnowski, T. J. (1995). An information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Computation*, 7(6), 1129-1159.
- Berti, S. (2008). Object switching within working memory is reflected in the human event-related brain potential. *Neuroscience Letters*, 434, 200–205.
- Berti, S. (2016). Switching Attention Within Working Memory is Reflected in the P3a Component of the Human Event-Related Brain Potential, *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 701.
- Bettencourt, K. C. & Xu, Y. (2016). Decoding the content of visual short-term memory under distraction in occipital and parietal areas. *Nature Neuroscience*, 19(1), 150-157.
- Bledowski, C., Cohen Kadosh, K., Wibrals, M., Rahm, B., Bittner, R. A., Hoehstetter, K., . . . Linden, D. E. J. (2006). Mental chronometry of working memory retrieval: a combined functional magnetic resonance imaging and event-related potentials approach. *Journal of Neuroscience*, 26(3), 821-829.

- Bledowski, C., Kaiser, J., Wibral, M., Yildiz-Erzberger, K. & Rahm, B. (2012). Separable neural bases for subprocesses of recognition in working memory. *Cerebral Cortex*, 22(8), 1950-1958.
- Bledowski, C., Rahm, B. & Rowe, J. B. (2009). What "works" in working memory? Separate systems for selection and updating of critical information. *Journal of Neuroscience*, 29(43), 13735-13741.
- Bor, D., Duncan, J., Wiseman, R. J. & Owen, A. M. (2003). Encoding strategies dissociate prefrontal activity from working memory demand. *Neuron*, 37(2), 361-367.
- Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R. & Schacter, D. L. (2008). The brain's default network: anatomy, function, and relevance to disease. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124, 1-38.
- Christophel, T. B., Hebart, M. N. & Haynes, J.-D. (2012). Decoding the contents of visual short-term memory from human visual and parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, 32(38), 12983-12989.
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., . . . Shulman, G. L. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, 21(4), 761-773.
- Corbetta, M., Kincade, J. M. & Shulman, G. L. (2002). Neural systems for visual orienting and their relationships to spatial working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14(3), 508-523.
- Corbetta, M. & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201-215.
- Courtney, S. M. (2004). Attention and cognitive control as emergent properties of information representation in working memory. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4(4), 501-516.
- Courtney, S. M., Petit, L., Maisog, J. M., Ungerleider, L. G. & Haxby, J. V. (1998). An area

- specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, 279(5355), 1347-1351.
- Cowan, N. (1988). Evolving conceptions of memory storage, selective attention, and their mutual constraints within the human information-processing system. *Psychological Bulletin*, 104(2), 163-191.
- Cowan, N. (1999). An embedded-processes model of working memory. In Miyake, A. & Shah, P. (Eds.), *Models of Working Memory: Mechanisms of Active Maintenance and Executive Control* (pp. 62–101). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral Brain Sciences*, 24, 87–114.
- Cowan, N. (2005). Working-memory capacity limits in a theoretical context. In Izawa, C. & Ohta, N. (Eds.), *Human learning and memory: Advances In theory and applications* (pp. 155-175). Mahwah: Erlbaum.
- Cowan, N. (2008). What are the differences between long-term, short-term, and working memory? *Progress in Brain Research*, 169, 323–338.
- Curran, T. (2000). Brain potentials of recollection and familiarity. *Memory & Cognition*, 28(6), 923-938.
- Curtis, C. E. & D'Esposito, M. (2003). Persistent activity in the prefrontal cortex during working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(9), 415-423.
- D'Esposito, M. (2007). From cognitive to neural models of working memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1481), 761-772.
- D'Esposito, M., Aguirre, G.K., Zarahn, E., Ballard, D., Shin, R.K. & Lease, J. (1998). Functional MRI studies of spatial and nonspatial working memory. *Brain Research Cognitive Brain research*, 7, 1-13.
- D'Esposito, M. & Postle, B.R. (2015). The cognitive neuroscience of working memory. *Annual Review of Psychology*, 66, 115-142.

- Danker, J. F., Hwang, G. M., Gauthier, L., Geller, A., Kahana, M. J. & Sekuler, R. (2008). Characterizing the ERP Old-New effect in a short-term memory task. *Psychophysiology*, 45(5), 784-793.
- Derrfuss, J., Brass, M., Neumann, J. & von Cramon, D. Y. (2005). Involvement of the inferior frontal junction in cognitive control: meta-analyses of switching and Stroop studies. *Human Brain Mapping*, 25(1), 22-34.
- Donkin, C. & Nosofsky, R. M. (2012). The structure of short-term memory scanning: an investigation using response time distribution models. *Psychonomic Bulletin & Review*, 19(3), 363-394.
- Duncan, J. (2010). The multiple-demand (MD) system of the primate brain: mental programs for intelligent behaviour. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(4), 172-179.
- Duncan, J. & Owen, A. M. (2000). Common regions of the human frontal lobe recruited by diverse cognitive demands. *Trends in Neurosciences*, 23(10), 475-483.
- Emrich, S. M., Riggall, A. C., Larocque, J. J. & Postle, B. R. (2013). Distributed patterns of activity in sensory cortex reflect the precision of multiple items maintained in visual short-term memory. *Journal of Neuroscience*, 33(15), 6516-6523.
- Eng, H. Y., Chen, D. & Jiang, Y. (2005). Visual working memory for simple and complex visual stimuli. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12(6), 1127-1133.
- Ester, E. F., Anderson, D. E., Serences, J. T. & Awh, E. (2013). A neural measure of precision in visual working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(5), 754-761.
- Ester, E. F., Sprague, T. C. & Serences, J. T. (2015). Parietal and Frontal Cortex Encode Stimulus-Specific Mnemonic Representations during Visual Working Memory. *Neuron*, 87(4), 893-905.
- Feredoes, E. & Postle, B. R. (2010). Prefrontal control of familiarity and recollection in working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(2), 323-330.
- Fukuda, K., Awh, E. & Vogel, E. K. (2010). Discrete capacity limits in visual working

- memory. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 177-182.
- Fuster, J. M. & Alexander, G. E. (1971). Neuron activity related to short-term memory. *Science*, 173(3997), 652-654.
- Garavan, H. (1998). Serial attention within working memory. *Memory & Cognition*, 26(2), 263-276.
- Gazzaley, A. & Nobre, A. C. (2012). Top-down modulation: bridging selective attention and working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 129-135.
- Goffaux, V., Peters, J., Haubrechts, J., Schiltz, C., Jansma, B. & Goebel, R. (2011). From coarse to fine? Spatial and temporal dynamics of cortical face processing. *Cerebral Cortex*, 21(2), 467-476.
- Gold, J. I. & Shadlen, M. N. (2000). Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature*, 404(6776), 390-394.
- Goldman-Rakic, P. S. (1995). Architecture of the prefrontal cortex and the central executive. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 769, 71-83.
- Goldman-Rakic, P. S. (1996). The prefrontal landscape: implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351(1346), 1445-1453.
- Grier, J. B. (1971). Nonparametric indexes for sensitivity and bias: computing formulas. *Psychological Bulletin*, 75(6), 424-429.
- Grinband, J., Hirsch, J. & Ferrera, V. P. (2006). A neural representation of categorization uncertainty in the human brain. *Neuron*, 49(5), 757-763.
- Harrison, S. A. & Tong, F. (2009). Decoding reveals the contents of visual working memory in early visual areas. *Nature*, 458(7238), 632-635.
- Hayden, B. Y., Smith, D. V. & Platt, M. L. (2009). Electrophysiological correlates of default-mode processing in macaque posterior cingulate cortex. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences of the United States of America*, 106(14), 5948-5953.
- Heekeren, H. R., Marrett, S., Bandettini, P. A. & Ungerleider, L. G. (2004). A general mechanism for perceptual decision-making in the human brain. *Nature*, 431(7010), 859-862.
- Heekeren, H. R., Marrett, S., Ruff, D. A., Bandettini, P. A. & Ungerleider, L. G. (2006). Involvement of human left dorsolateral prefrontal cortex in perceptual decision making is independent of response modality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(26), 10023-10028.
- Heekeren, H. R., Marrett, S. & Ungerleider, L. G. (2008). The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(6), 467-479.
- Hegde, J. (2008). Time course of visual perception: coarse-to-fine processing and beyond. *Prog Neurobiol*, 84(4), 405-439.
- Hernandez, A., Zainos, A. & Romo, R. (2002). Temporal evolution of a decision-making process in medial premotor cortex. *Neuron*, 33(6), 959-972.
- Hintzman, D. L. (1988). Judgments of frequency and recognition memory in a multiple-trace memory model. *Psychological Review*, 95(4), 528-551.
- Ho, T. C., Brown, S. & Serences, J. T. (2009). Domain general mechanisms of perceptual decision making in human cortex. *Journal of Neuroscience*, 29(27), 8675-8687.
- Hyun, J. S., Woodman, G. F., Vogel, E. K., Hollingworth, A. & Luck, S. J. (2009). The comparison of visual working memory representations with perceptual inputs. *Journal of Experimental Psychology Human Perception and Performance*, 35(4), 1140-1160.
- Ikkai, A. & Curtis, C. E. (2011). Common neural mechanisms supporting spatial working memory, attention and motor intention. *Neuropsychologia*, 49(6), 1428-1434.
- Jackson, M. C., Linden, D. E. J., Roberts, M. V., Kriegeskorte, N. & Haenschel, C. (2015). Similarity, not complexity, determines visual working memory performance. *Journal of Experimental Psychology Learning Memory and Cognition*, 41(6), 1884-1892.

- Jerde, T. A. & Curtis, C. E. (2013). Maps of space in human frontoparietal cortex. *Journal of Physiology Paris*, 107(6), 510-516.
- Johnson, M. R., Mitchell, K. J., Raye, C. L., D'Esposito, M. & Johnson, M. K. (2007). A brief thought can modulate activity in extrastriate visual areas: Top-down effects of refreshing just-seen visual stimuli. *Neuroimage*, 37(1), 290-299.
- Jonides, J., Lewis, R. L., Nee, D. E., Lustig, C. A., Berman, M. G. & Moore, K. S. (2008). The mind and brain of short-term memory. *Annual Review Psychology*, 59, 193-224.
- Kahana, M. J. & Sekuler, R. (2002). Recognizing spatial patterns: a noisy exemplar approach. *Vision Research*, 42(18), 2177-2192.
- Kaiser, J., Rahm, B. & Lutzenberger, W. (2009). Temporal dynamics of stimulus-specific gamma-band activity components during auditory short-term memory. *Neuroimage*, 44(1), 257-264.
- Kastner, S. & Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 315-341.
- Kim, H. (2013). Differential neural activity in the recognition of old versus new events: an activation likelihood estimation meta-analysis. *Human Brain Mapping*, 34(4), 814-836.
- Kim, J. N. & Shadlen, M. N. (1999). Neural correlates of a decision in the dorsolateral prefrontal cortex of the macaque. *Nature Neuroscience*, 2(2), 176-185.
- Kojima, S. & Goldman-Rakic, P. S. (1982). Delay-related activity of prefrontal neurons in rhesus monkeys performing delayed response. *Brain Research*, 248(1), 43-49.
- Konen, C. S. & Kastner, S. (2008). Representation of eye movements and stimulus motion in topographically organized areas of human posterior parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, 28(33), 8361-8375.
- Kuo, B.C., Rao, A., Lepsien, J. & Nobre, A. C. (2009). Searching for targets within the spatial layout of visual short-term memory. *Journal of Neuroscience*, 29(25), 8032-8038.

- Lepsien, J., Griffin, I. C., Devlin, J. T. & Nobre, A. C. (2005). Directing spatial attention in mental representations: Interactions between attentional orienting and working-memory load. *Neuroimage*, *26*(3), 733-743.
- Lepsien, J., & Nobre, A. C. (2007). Attentional modulation of object representations in working memory. *Cerebral Cortex*, *17*(9), 2072-2083.
- Leung, H.-C., Gore, J. C. & Goldman-Rakic, P. S. (2002). Sustained mnemonic response in the human middle frontal gyrus during on-line storage of spatial memoranda. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*(4), 659-671.
- Leung, H.-C., Gore, J. C. & Goldman-Rakic, P. S. (2005). Differential anterior prefrontal activation during the recognition stage of a spatial working memory task. *Cerebral Cortex*, *15*(11), 1742-1749.
- Levy, R. & Goldman-Rakic, P. S. (1999). Association of storage and processing functions in the dorsolateral prefrontal cortex of the nonhuman primate. *Journal of Neuroscience*, *19*(12), 5149-5158.
- Levy, R. & Goldman-Rakic, P. S. (2000). Segregation of working memory functions within the dorsolateral prefrontal cortex. *Experimental Brain Research*, *133*(1), 23-32.
- Lewandowsky, S., Oberauer, K. & Brown, G. D. A. (2009). No temporal decay in verbal short-term memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(3), 120-126.
- Lewis-Peacock, J. A., Drysdale, A. T., Oberauer, K. & Postle, B. R. (2012). Neural evidence for a distinction between short-term memory and the focus of attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(1), 61-79.
- Lin, P., Hasson, U., Jovicich, J. & Robinson, S. (2011). A neuronal basis for task-negative responses in the human brain. *Cerebral Cortex*, *21*(4), 821-830.
- Linden, D. E. J. (2007). The working memory networks of the human brain. *Neuroscientist*, *13*(3), 257-267.
- Linden, D. E. J., Bittner, R. A., Muckli, L., Waltz, J. A., Kriegeskorte, N., Goebel, R., . . .

- Munk, M. H. J. (2003). Cortical capacity constraints for visual working memory: dissociation of fMRI load effects in a fronto-parietal network. *Neuroimage*, 20(3), 1518-1530.
- Lippert M. T., Steudel, T., Ohl, F., Logothetis, N. K. & Kayser, C. (2010). Coupling of neural activity and fMRI-BOLD in the motion area MT. *Magnetic Resonance Imaging*, 28(8), 1087-1094.
- Logie, R. H. (1995). *Visuo-spatial Working Memory*. Hove: Lawrence Erlbaum.
- Logothetis, N. K. (2002). The neural basis of the blood-oxygen-level-dependent functional magnetic resonance imaging signal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1424), 1003-1037.
- Luck, S. J. & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390(6657), 279-281.
- Makovski, T., Sussman, R. & Jiang, Y. V. (2008). Orienting attention in visual working memory reduces interference from memory probes. *Journal of Experimental Psychology Learning Memory and Cognition*, 34(2), 369-380.
- Maldjian, J. A., Laurienti, P. J., Kraft, R. A. & Burdette, J. H. (2003). An automated method for neuroanatomic and cytoarchitectonic atlas-based interrogation of fMRI data sets. *Neuroimage*, 19(3), 1233-1239.
- Mayer, J. S., Bittner, R. A., Nikolic, , Danko, Bledowski, C., Goebel, R. & Linden, D. E. J. (2007). Common neural substrates for visual working memory and attention. *Neuroimage*, 36(2), 441-453.
- Mayer, J. S., Roebroek, A., Maurer, K. & Linden, D. E. J. (2010). Specialization in the default mode: Task-induced brain deactivations dissociate between visual working memory and attention. *Human Brain Mapping*, 31(1), 126-139.
- McElree, B. (2001). Working memory and focal attention. *Journal of Experimental*

- Psychology Learning Memory and Cognition*, 27(3), 817-835.
- McElree B. (2006). Accessing recent events. *Psychology of Learning and Motivation*, 46, 155–200.
- Mishkin, M., Ungerleider, L. G. & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neurosciences*, 6, 414-417.
- Mitchell, D. J. & Cusack, R. (2008). Flexible, capacity-limited activity of posterior parietal cortex in perceptual as well as visual short-term memory tasks. *Cerebral Cortex*, 18(8), 1788-1798.
- Montejo, C. A. & Courtney, S. M. (2008). Differential neural activation for updating rule versus stimulus information in working memory. *Neuron*, 59(1), 173-182.
- Morgan, H. M., Klein, C., Boehm, S. G., Shapiro, K. L. & Linden, D. E. J. (2008). Working memory load for faces modulates P300, N170, and N250r. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(6), 989-1002.
- Munk, M. H. J., Linden, D. E. J., Muckli, L., Lanfermann, H., Zanella, F. E., Singer, W. & Goebel, R. (2002). Distributed cortical systems in visual short-term memory revealed by event-related functional magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, 12(8), 866-876.
- Nee, D. E. & Jonides, J. (2008). Neural correlates of access to short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(37), 14228-14233.
- Norman, D. A. & Shallice, T. (1986). Attention to action: willed and automatic control of behavior. In Davidson, R. J., Schwartz, G. E. & Shapiro, D. (Eds.), *Consciousness and Self-regulation. Advances in Research and Theory IV* (pp. 1–18). New York: Plenum Press.
- Nosofsky, R. M. (1986). Attention, similarity, and the identification-categorization relationship. *Journal of Experimental Psychology General*, 115(1), 39-61.

- Nosofsky, R. M. (1992). Exemplar-based approach to relating categorization, identification, and recognition. In Ashby, F. G. (Ed.), *Multidimensional models of perception and cognition* (pp. 363-393). Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
- Nosofsky, R. M., Cox, G. E., Cao, R. & Shiffrin, R. M. (2014). An exemplar-familiarity model predicts short-term and long-term probe recognition across diverse forms of memory search. *Journal of Experimental Psychology Learning Memory and Cognition*, 40(6), 1524-1539.
- Nosofsky, R. M. & Kantner, J. (2006). Exemplar similarity, study list homogeneity, and short-term perceptual recognition. *Memory & Cognition*, 34(1), 112-124.
- Nosofsky, R. M., Little, D. R., Donkin, C. & Fific, M. (2011). Short-term memory scanning viewed as exemplar-based categorization. *Psychological Review*, 118(2), 280-315.
- Nosofsky, R. M., Little, D. R. & James, T. W. (2012). Activation in the neural network responsible for categorization and recognition reflects parameter changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(1), 333-338.
- Nosofsky, R. M. & Palmeri, T. J. (1997). An exemplar-based random walk model of speeded classification. *Psychological Review*, 104(2), 266-300.
- Nosofsky, R. M. & Palmeri, T. J. (2015). An exemplar-based random-walk model of categorization and recognition. In Busemeyer, J. R., Townsend, J. T., Wang, Z. J. & Eidels, A. (Eds.), *Oxford Handbook of Computational and Mathematical Psychology* (pp. 142-164). Oxford: Oxford University Press.
- Oberauer, K. (2002). Access to information in working memory: exploring the focus of attention. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28(3), 411-421.
- Oberauer, K. & Bialkova, S. (2009). Accessing information in working memory: can the focus of attention grasp two elements at the same time? *J Exp Psychol Gen*, 138(1), 64-87.

- Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E. & Schoffelen, J.-M. (2011). FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 156869.
- Ossandón, T., Jerbi, K., Vidal, J. R., Bayle, D. J., Henaff, M.-A., Jung, J., . . . Lachaux, J.-P. (2011). Transient suppression of broadband gamma power in the default-mode network is correlated with task complexity and subject performance. *Journal of Neuroscience*, 31(41), 14521-14530.
- Owen, A. M., Stern, C. E., Look, R. B., Tracey, I., Rosen, B. R. & Petrides, M. (1998). Functional organization of spatial and nonspatial working memory processing within the human lateral frontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(13), 7721-7726.
- Oztekin, I., Davachi, L. & McElree, B. (2010). Are representations in working memory distinct from representations in long-term memory? Neural evidence in support of a single store. *Psychological Science*, 21(8), 1123-1133.
- Oztekin, I., McElree, B., Staresina, B. P. & Davachi, L. (2009). Working memory retrieval: contributions of the left prefrontal cortex, the left posterior parietal cortex, and the hippocampus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(3), 581-593.
- Pasternak, T. & Greenlee, M. W. (2005). Working memory in primate sensory systems. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 97-107.
- Paus, T., Castro-Alamancos, M. A. & Petrides, M. (2001). Cortico-cortical connectivity of the human mid-dorsolateral frontal cortex and its modulation by repetitive transcranial magnetic stimulation. *European Journal of Neuroscience*, 14(8), 1405-1411.
- Peterson, L. R. & Peterson, M. J. (1959). Short-term retention of individual verbal items. *Journal of Experimental Psychology*, 58, 193-198.
- Petrides, M. (2000). The role of the mid-dorsolateral prefrontal cortex in working memory. *Experimental Brain Research*, 133(1), 44-54.

- Petrides, M. (2002). The mid-ventrolateral prefrontal cortex and active mnemonic retrieval. *Neurobiol Learn Mem*, 78(3), 528-538.
- Petrides, M. (2005). Lateral prefrontal cortex: architectonic and functional organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1456), 781-795.
- Peyrin, C., Michel, C. M., Schwartz, S., Thut, G., Seghier, M., Landis, T., . . . Vuilleumier, P. (2010). The neural substrates and timing of top-down processes during coarse-to-fine categorization of visual scenes: a combined fMRI and ERP study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(12), 2768-2780.
- Philiastides, M. G., Auksztulewicz, R., Heekeren, H. R. & Blankenburg, F. (2011). Causal role of dorsolateral prefrontal cortex in human perceptual decision making. *Current Biology*, 21(11), 980-983.
- Philiastides, M. G., Ratcliff, R. & Sajda, P. (2006). Neural representation of task difficulty and decision making during perceptual categorization: a timing diagram. *Journal of Neuroscience*, 26(35), 8965-8975.
- Phillips, W. A. (1974). Distinction between sensory storage and short-term visual memory. *Perception & Psychophysics*, 16(2)(2), 283-290.
- Ploran, E. J., Nelson, S. M., Velanova, K., Donaldson, D. I., Petersen, S. E. & Wheeler, M. E. (2007). Evidence accumulation and the moment of recognition: dissociating perceptual recognition processes using fMRI. *Journal of Neuroscience*, 27(44), 11912-11924.
- Poldrack, R. A. (2011). Inferring mental states from neuroimaging data: from reverse inference to large-scale decoding. *Neuron*, 72(5), 692-697.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3-25.
- Postle, B. R. (2006). Working memory as an emergent property of the mind and brain.

- Neuroscience*, 139(1), 23-38.
- Postle, B. R., Awh, E., Jonides, J., Smith, E. E. & D'Esposito, M. (2004). The where and how of attention-based rehearsal in spatial working memory. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 20(2), 194-205.
- Ptak, R. (2012). The frontoparietal attention network of the human brain: action, saliency, and a priority map of the environment. *Neuroscientist*, 18(5), 502-515.
- Rahm, B., Kaiser, J., Unterrainer, J. M., Simon, J. & Bledowski, C. (2014). fMRI characterization of visual working memory recognition. *Neuroimage*, 90, 413-22.
- Rahm, B., Opwis, K., Kaller, C. P., Spreer, J., Schwarzwald, R., Seifritz, E., . . . Unterrainer, J. M. (2006). Tracking the subprocesses of decision-based action in the human frontal lobes. *Neuroimage*, 30(2), 656-667.
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A. & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(2), 676-682.
- Ranganath, C. & D'Esposito, M. (2001). Medial temporal lobe activity associated with active maintenance of novel information. *Neuron*, 31:665-73.
- Ranganath, C., Johnson, M.K. & D'Esposito, M. (2003). Prefrontal activity associated with working memory and episodic long-term memory. *Neuropsychologia*, 41(3):378-89.
- Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychological Review*, 85, 59-108.
- Ratcliff, R., Philiastides, M. G. & Sajda, P. (2009). Quality of evidence for perceptual decision making is indexed by trial-to-trial variability of the EEG. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(16), 6539-6544.
- Raye, C. L., Johnson, M. K., Mitchell, K. J., Greene, E. J. & Johnson M. R. (2007). Refreshing: a minimal executive function. *Cortex*, 43(1), 135-145.
- Raye, C. L., Johnson, M. K., Mitchell, K. J., Reeder, J. A. & Greene, E. J. (2002).

- Neuroimaging a single thought: dorsolateral PFC activity associated with refreshing just-activated information. *Neuroimage*, 15(2), 447-453.
- Riggall, A. C. & Postle, B. R. (2012). The relationship between working memory storage and elevated activity as measured with functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 32(38), 12990-12998.
- Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A., Lemus, L. & Brody, C. D. (2002). Neuronal correlates of decision-making in secondary somatosensory cortex. *Nature Neuroscience*, 5(11), 1217-1225.
- Roth, J. K., Johnson, M. K., Raye, C.L. & Constable, R. T. (2009). Similar and dissociable mechanisms for attention to internal versus external information. *Neuroimage*, 48(3), 601-608.
- Roth, J. K. & Courtney, S. M. (2007). Neural system for updating object working memory from different sources: sensory stimuli or long-term memory. *Neuroimage*, 38(3), 617-630.
- Roth, J. K., Serences, J. T. & Courtney, S. M. (2006). Neural system for controlling the contents of object working memory in humans. *Cerebral Cortex*, 16(11), 1595-1603.
- Rowe, J., Friston, K., Frackowiak, R. & Passingham, R. (2002). Attention to action: specific modulation of corticocortical interactions in humans. *Neuroimage*, 17(2), 988-998.
- Rowe, J. B., Stephan, K. E., Friston, K., Frackowiak, R. S. & Passingham, R. E. (2005). The prefrontal cortex shows context-specific changes in effective connectivity to motor or visual cortex during the selection of action or colour. *Cerebral Cortex*, 15(1), 85-95.
- Rowe, J. B., Toni, I., Josephs, O., Frackowiak, R. S. & Passingham, R. E. (2000). The prefrontal cortex: response selection or maintenance within working memory? *Science*, 288(5471), 1656-1660.
- Rugg, M. D. & Curran, T. (2007). Event-related potentials and recognition memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(6), 251-257.

- Sakai, K., Rowe, J. B. & Passingham, R. E. (2002). Active maintenance in prefrontal area 46 creates distractor-resistant memory. *Nature Neuroscience*, 5(5), 479-484.
- Sekuler, R. & Kahana, M. J. (2007). A Stimulus-Oriented Approach to Memory. *Current Directions in Psychological Science*, 16(6), 305-310.
- Serences, J. T., Ester, E. F., Vogel, E. K. & Awh, E. (2009). Stimulus-specific delay activity in human primary visual cortex. *Psychological Science*, 20(2), 207-214.
- Shulman, G. L., Astafiev, S. V., McAvoy, M. P., d'Avossa, G. & Corbetta, M. (2007). Right TPJ deactivation during visual search: functional significance and support for a filter hypothesis. *Cerebral Cortex*, 17(11), 2625-2633.
- Sternberg, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science*, 153(3736), 652-654.
- Strayer, D. L. & Kramer, A. F. (1990). Attentional requirements of automatic and controlled processing. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 16, 67-82.
- Talmi, D., Grady, C. L., Goshen-Gottstein, Y. & Moscovitch, M. (2005). Neuroimaging the serial position curve. A test of single-store versus dual-store models. *Psychological Science*, 16(9), 716-723.
- Talsma, D., Wijers, A. A., Klaver, P. & Mulder, G. (2001). Working memory processes show different degrees of lateralization: evidence from event-related potentials. *Psychophysiology*, 38(3), 425-439.
- Todd, J. J. & Marois, R. (2004). Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature*, 428(6984), 751-754.
- Todd, J. J. & Marois, R. e., . (2005). Posterior parietal cortex activity predicts individual differences in visual short-term memory capacity. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 5(2), 144-155.
- Tosoni, A., Galati, G., Romani, G. L. & Corbetta, M. (2008). Sensory-motor mechanisms in human parietal cortex underlie arbitrary visual decisions. *Nature Neuroscience*,

- 11(12), 1446-1453.
- Townsend, J. T. & Ashby, F. G. (1983). *The stochastic modeling of elementary psychological processes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ungerleider, L. G., Courtney, S. M. & Haxby, J. V. (1998). A neural system for human visual working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(3), 883-890.
- Ungerleider, L. G. & Haxby, J. V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 4(2), 157-165.
- Valenstein, E., Bowers, D., Verfaellie, M., Heilman, K. M., Day, A. & Watson, R. T. (1987). Retrosplenial amnesia. *Brain*, 110 (Pt 6), 1631-1646.
- Visscher, K. M., Kaplan, E., Kahana, M. J. & Sekuler, R. (2007). Auditory short-term memory behaves like visual short-term memory. *PLoS Biology*, 5(3), e56.
- Wagner, A. D., Shannon, B. J., Kahn, I. & Buckner, R. L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(9), 445-453.
- Wijers, A. A., Otten, L. J., Feenstra, S., Mulder, G. & Mulder, L. J. (1989). Brain potentials during selective attention, memory search, and mental rotation. *Psychophysiology*, 26(4), 452-467.
- Wilson, F. A., Scaldie, S. P. & Goldman-Rakic, P. S. (1993). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260(5116), 1955-1958.
- Xu, Y. & Chun, M. M. (2006). Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature*, 440(7080), 91-95.
- Yantis, S. & Serences, J. T. (2003). Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control. *Current Opinion in Neurobiology*, 13(2), 187-193.
- Zaitsev, M., Hennig, J. & Speck, O. (2004). Point spread function mapping with parallel imaging techniques and high acceleration factors: fast, robust, and flexible method for

- echo-planar imaging distortion correction. *Magnetic Resonance in Medicine*, 52(5), 1156-1166.
- Zarahn, E., Aguirre, G. K. & D'Esposito, M. (1999). Temporal isolation of the neural correlates of spatial mnemonic processing with fMRI. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 7(3), 255-268.
- Zarahn, E., Rakitin, B. C., Abela, D., Flynn, J. & Stern, Y. (2006). Distinct spatial patterns of brain activity associated with memory storage and search. *Neuroimage*, 33(2), 794-804.
- Zelinsky, G. J. & Bisley, J. W. (2015). The what, where, and why of priority maps and their interactions with visual working memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1339, 154-164.
- Zhang, W. & Luck, S. J. (2008). Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature*, 453(7192), 233-235.
- Zhou, F., Kahana, M. J. & Sekuler, R. (2004). Short-term episodic memory for visual textures: a roving probe gathers some memory. *Psychological Science*, 15(2), 112-118.

Anhang A – Studie 1

Tabelle A-1

Farbkoordinaten im CIE (1931) Yxy Farbraum

Y	x	y
23.85	0.36875	0.4955
26.575	0.382	0.47175
24.05	0.38475	0.4355
20.925	0.3725	0.38325
18.25	0.311	0.3115
15.85	0.324	0.28925
14.15	0.2945	0.25275
13.3	0.26975	0.22425
13.275	0.2475	0.2205
17.55	0.24125	0.2535
17.7	0.24075	0.29075
17.3	0.2465	0.3225
18.025	0.258	0.36725
21.15	0.296	0.44375
19.575	0.3425	0.4845
16.5	0.29625	0.33875

Die letzte Zeile beinhaltet die Farbwerte des als Hintergrund verwendeten Grautons.

Tabelle A-2

Subcorticale Effekte der Anzahl Merkreize und der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
<i>Konjunktionsanalyse: Effekt der Anzahl Merkreize in Durchgängen mit UND ohne Wiedererkennung</i>			
Thalamus	L	-21, -34, 6	4.74
	L	-15, -37, 12	3.14
	L	-28, -36, 3	2.92
Cerebellum	L	-6, -76, -27	4.42
	L	-3, -88, -17	3.14
	L	-30, -63, -32	4.38
	L	-42, -63, -30	3.65
	L	-30, -51, -20	3.64
	R	3, -81, -27	3.86
	R	39, -63, -32	3.63
	R	42, -67, -24	2.74
<i>Konjunktionsanalyse: (Anzahl Merkreize in Durchgängen mit Wiedererkennung) UND (Durchgänge mit Wiedererkennung ≠ ohne Wiedererkennung)</i>			
Thalamus	L	-3, -25, 9	3.32
	L	-18, -31, 6	4.86
	L	-10, -30, 9	2.8
	R	4, -22, 6	3.05
Putamen	L	-18, 12, -6	5.45
	L	-24, 6, -8	4.64
	L	-32, -16, 4	4.32

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
	R	21, 14, -3	5.31
	R	24, 6, -6	4.79
	R	12, 0, -2	4.07
Hirnstamm	L	-6, -27, -17	4.48
	R	6, -25, -15	4
	R	12, -24, -8	3.33
Cerebellum	L	-6, -76, -32	4.92
	L	-30, -51, -21	4.65
	L	-30, -60, -33	4.61
	L	-38, -63, -30	4.38
	L	-6, -45, -21	3.66
	R	8, -75, -30	5.1
	R	10, -75, -41	3.38
	R	32, -58, -33	5.61
	R	27, -64, -29	5.27
	R	38, -63, -26	3.63
	R	3, -45, -23	3.87
	R	3, -36, -30	3.73
<i>Interaktion Anzahl Merkreize × Notwendigkeit der Wiedererkennung</i>			
Cerebellum	L	-24, -72, -35	5
	L	-28, -78, -39	4.53
	L	-18, -72, -26	3.66
<i>Merk-Testreiz-Ähnlichkeit</i>			
Putamen	R	27, 8, 4	3.67

Hirnregion	Seite	MNI-Koordinaten	z-Wert
	L/R	(x,y,z in mm)	
Caudatus	R	27, 6, -5	3.41
	L	-8, 6, 7	3.51
	L	-9, 9, -0	3.35
	L	-12, -1, -8	3.14
	R	10, 6, 1	3.25
	R	9, 0, -5	3.08
	R	12, 12, 7	2.83

Anhang B – Studie 2

Tabelle B-1

Farbkoordinaten im CIE (1931) Yxy Farbraum. Die letzte Zeile enthält die Farbwerte des als Hintergrund verwendeten Grautons.

Y	x	y
38.40	0.410	0.546
70.60	0.431	0.538
57.80	0.481	0.490
35.20	0.538	0.433
18.90	0.547	0.390
12.20	0.439	0.291
9.14	0.311	0.204
8.50	0.227	0.143
8.02	0.183	0.110
7.83	0.162	0.095
11.10	0.161	0.121
12.20	0.187	0.196
9.30	0.210	0.256
11.00	0.246	0.405
18.80	0.330	0.588
4.57	0.268	0.337

Tabelle B-2

Räumliche und zeitliche Trennbarkeit der Komponentenaktivierungen. Vollständige Liste der Effekte aus einer ANOVA mit Messwiederholung von Sensorgruppe (SG) × Zeitfenster (ZF) × Anzahl Merkreize × Merk-Testreiz-Ähnlichkeit.

Effekt	<i>F</i> -Wert	<i>p</i> -Wert
SG	1.12	.321
ZF	12.08	.002
Anzahl Merkreize	0.22	.643
Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	5.1	.012
SG * ZF	9.5	< .001
SG * Anzahl Merkreize	9.21	.001
ZF * Anzahl Merkreize	2.21	.126
SG * ZF * Anzahl Merkreize	2.01	.146
SG * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	7.74	< .001
ZF * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	2.57	.046
SG * ZF * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	10.82	< .001
Anzahl Merkreize * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	2.15	.133
SG * Anzahl Merkreize * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	2.71	.037
ZF * Anzahl Merkreize * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	0.72	.583
SG * ZF * Anzahl Merkreize * Merk-Testreiz-Ähnlichkeit	0.87	.545

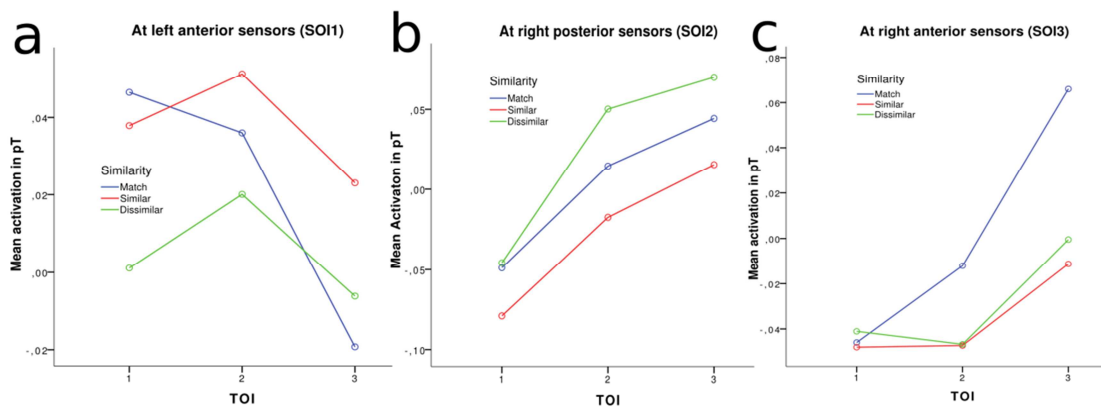


Abbildung B-1. Effekte der Merk-Testreiz-Ähnlichkeit für die drei Zeitfenster 1 – 3 an (a) links anterioren Sensoren, (b) rechts posterioren Sensoren, und (c) rechts anterioren Sensoren. (a) Das abgestufte Aktivierungsmuster von übereinstimmenden > ähnlichen > unähnlichen Testreizen war nur an links anterioren Sensoren im frühesten Zeitfenster nachweisbar. (b) Die schwierigkeitsbezogene Reihung der Aktivität (unähnliche > übereinstimmende > ähnliche Testreize) entwickelte sich im Zeitraum des zweiten Zeitfensters und persistierte bis über das dritte Zeitfenster. (c) Das kategorielle Aktivitätsmuster (übereinstimmende > (ähnliche = unähnliche) Testreize) wurde ausschließlich über rechts anterioren Sensoren während des zweiten und dritten Zeitfensters evident.

Anhang C – Studie 3

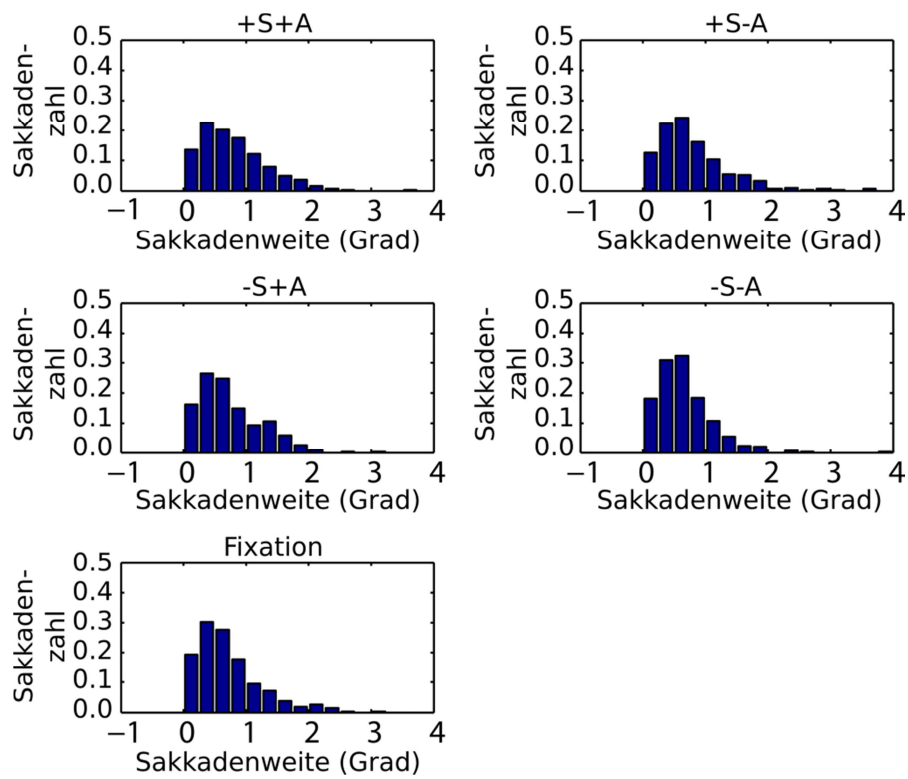


Abbildung C-1. Verteilungen der Sakkadenweiten über die fünf untersuchten Bedingungen. Die mittlere Sakkadenzahl pro Hinweislinienpräsentation in Abhängigkeit von der Sakkadenweite für jede Bedingung.

ERKLÄRUNG

(gemäß § 6 (2), h, i der Promotionsordnung vom 26. Juli 2000,
zuletzt geändert am 21. Juni 2012)

Hiermit erkläre ich, Benjamin Rahm, dass ich die eingereichte Dissertation selbständig, ohne fremde Hilfe verfasst und mit keinen anderen als den darin angegebenen Hilfsmitteln angefertigt habe, dass die wörtlichen oder dem Inhalt nach aus fremden Arbeiten entnommenen Stellen, Zeichnungen, Skizzen, bildlichen Darstellungen und dergleichen als solche genau kenntlich gemacht sind.

Die Arbeit ist noch nicht veröffentlicht oder in gleicher oder anderer Form an irgendeiner Stelle als Prüfungsleistung vorgelegt worden.

Ort, Datum

Unterschrift

Ausbildungs- und Studienverlauf

Name	Rahm
Vorname	Benjamin
Geburtsdatum	27.01.1976
Geburtsort	Freiburg im Breisgau
Familienstand	ledig

Schulbildung

1982 - 1986 Fritz-Boehle-Grundschule in Emmendingen
1986 – 1995 Goethe-Gymnasium in Emmendingen

Berufsausbildung

1995 – 2002 Studium Diplom-Psychologie (14 Semester), Albert-Ludwigs-
Universität in Freiburg i. Br.

Namen der akademischen Lehrer: Bengel, Charlton, Crott, Ernst, Fahrenberg,
Halsband, Klein, Myrtek, Peper, Schweizer, Spada, Zentner, Zölch

Hochschul-, Fachhochschul- oder Staatsprüfungen

2002 Abschluss der Diplom-Prüfungen in Psychologie

Berufstätigkeit

2010 – 2016 Wissenschaftlicher Mitarbeiter, Medizinische Psychologie und
Medizinische Soziologie, Universitätsmedizin der Johannes-
Gutenberg-Universität, Mainz

- 2007 - 2009 Wissenschaftlicher Mitarbeiter, Institut für Medizinische Psychologie,
Goethe-Universität, Frankfurt am Main
- 2003 - 2006 Stipendiat Neurex-ELTEM (Eucor Learning and Teaching Mobility
programme) an den Universitäten von Basel (CH) und Freiburg (D)

Publikationen

Artikel in Zeitschriften mit Peer-Review-Verfahren

- Kaller, C.P., Debelak, R., Köstering, L., Egle, J., *Rahm, B.*, Wild, P.S., Blettner, M.,
Beutel, M.E. & Unterrainer, J.M. (2016). Assessing Planning Ability Across
the Adult Life Span: Population-Representative and Age-Adjusted Reliability
Estimates for the Tower of London (TOL-F). *Arch Clin Neuropsychol*, 31(2),
148-164.
- Loosli, S.V., Falquez, R., Unterrainer, J.M., Weiller, C., *Rahm, B.* & Kaller, C.P.
(2016). Training of resistance to proactive interference and working memory
in older adults: A randomized double-blind study. *Int Psychogeriatr*, 28(3),
453-467.
- Loosli, S.V., *Rahm, B.*, Unterrainer, J.M., Mader, I., Weiller, C. & Kaller, C.P.
(2016). Age differences in behavioral and neural correlates of proactive
interference: Disentangling the role of overall working memory performance.
Neuroimage, 127, 376-386.
- Rahm, B.*, Lacour, M., Decety, J., Müller, J., Scheidt, C.E., Bauer, J., König, R.,
Wirsching, M., Glauche, V., Ohlendorf, S., Unterbrink, T., Hartmann, A. &
Joos, A.A. (2015). Self-perspective leads to increased activation of pain
processing brain regions in fibromyalgia. *Compr Psychiatry*, 59, 80-90.

- **Peters, B., Kaiser, J., *Rahm, B.* & Bledowski, C. (2015). Activity in human visual and parietal cortex reveals object-based attention in working memory. *J Neurosci*, 35(8), 3360-3369.
- Unterrainer, J.M., Kaller, C.P., Loosli, S.V., Heinze, K., Ruh, N., Paschke-Müller, M., Rauh, R., Biscaldi, M. & *Rahm, B.* (2015). Looking ahead from age 6 to 13: A deeper insight into the development of planning ability. *British Journal of Psychology*, 106(1), 46-67.
- Heinze, K., Ruh, N., Nitschke, K., Reis, J., Fritsch, B., Unterrainer, J.M., *Rahm, B.*, Weiller, C. & Kaller, C.P. (2014). Transcranial direct current stimulation over left and right DLPFC: Lateralized effects on planning performance and related eye movements. *Biol Psychol*, 102, 130-140.
- Kaller, C.P., Loosli, S.V., *Rahm, B.*, Gossel, A., Schieting, S., Hornig, T., Hennig, J., van Elst, L.T., Weiller, C. & Katzev, M. (2014). Working Memory in Schizophrenia: Behavioral and Neural Evidence for Reduced Susceptibility to Item-Specific Proactive Interference. *Biological Psychiatry*, 76(6), 486-494.
- Rahm, B.*, Kaiser, J., Unterrainer, J.M., Simon, J. & Bledowski, C. (2014). fMRI characterization of visual working memory recognition. *Neuroimage*, 90, 413-22.
- Loosli, S.V., *Rahm, B.*, Unterrainer, J.M., Weiller, C. & Kaller, C.P. (2014). Developmental change in proactive interference across the life span: evidence from two working memory tasks. *Dev Psychol*, 50(4), 1060-1072.
- Unterrainer, J.M., Ruh, N., Loosli, S.V., Heinze, K., *Rahm, B.* & Kaller, C.P. (2013). Planning Steps Forward in Development: In Girls Earlier than in Boys. *PLoS ONE* 8(11), e80772.
- Kaller, C.P., Heinze, K., Frenkel, A., Laeppchen, C.H., Unterrainer, J.M., Weiller, C., Lange, R. & *Rahm, B.* (2013). Differential impact of continuous theta-

- burst stimulation over left and right DLPFC on planning. *Human Brain Mapping*, 34(1), 36-51.
- Bledowski, C., Kaiser, J., Wibral, M., Yildiz-Erzberger, K. & Rahm, B. (2012). Separable Neural Bases for Subprocesses of Recognition in Working Memory. *Cerebral Cortex*, 22(8), 1950-1958.
- *Frieese, U., Rahm, B., Hassler, U., Kaiser, J. & Gruber, T. (2012). Repetition suppression and effects of familiarity on blood oxygenation level dependent signal and gamma-band activity. *Neuroreport*, 23(13), 757-761.
- Kaller, C.P., Heinze, K., Mader, I., Unterrainer, J.M., Rahm, B., Weiller, C. & Köstering, L. (2012). Linking planning performance and gray matter density in mid-dorsolateral prefrontal cortex: Moderating effects of age and sex. *Neuroimage*, 63(3), 1454-1463.
- Ruh, N., Rahm, B., Unterrainer, J.M., Weiller, C. & Kaller, C.P. (2012). Dissociable stages of problem solving (II): first evidence for process-contingent temporal order of activation in dorsolateral prefrontal cortex. *Brain Cogn*, 80(1), 170-176.
- Cheetham, J.M., Rahm, B., Kaller, C.P. & Unterrainer, J.M. (2012). Visuospatial over verbal demands in predicting Tower of London planning tasks. *Br J Psychol*, 103(1), 98-116.
- Fusser, F., Linden, D.E., Rahm, B., Hampel, H., Haenschel, C. & Mayer, J.S. (2011). Common capacity-limited neural mechanisms of selective attention and spatial working memory encoding. *Eur J Neurosci*, 34(5), 827-838.
- Kaller, C.P., Rahm, B., Köstering, L. & Unterrainer, J.M. (2011). Reviewing the impact of problem structure on planning: A software tool for analyzing tower tasks. *Behav Brain Res*, 216(1), 1-8.

- Rieder, M.K., *Rahm, B.*, Williams, J.D. & Kaiser, J. (2011). Human gamma-band activity and behavior. *Int J Psychophysiol*, 79(1), 39-48.
- Kaller, C.P., *Rahm, B.*, Spreer, J., Weiller, C. & Unterrainer, J.M. (2011). Dissociable Contributions of Left and Right Dorsolateral Prefrontal Cortex in Planning. *Cereb Cortex*, 21(2), 307-317.
- Wibral, M., *Rahm, B.*, Rieder, M., Lindner, M., Vicente, R. & Kaiser, J. (2011). Transfer entropy in magnetoencephalographic data: Quantifying information flow in cortical and cerebellar networks. *Prog Biophys Mol Biol*, 105(1-2), 80-97.
- Unterrainer, J.M., Kaller, C.P., Leonhart, R. & *Rahm, B.* (2011). Revising superior planning performance in chess players: the impact of time restriction and motivational aspects. *Am J Psychol*, 124(2), 213-225.
- Heinemann, L.V., *Rahm, B.*, Kaiser, J., Gaese, B.H. & Altmann, C.F. (2010). Repetition Enhancement for Frequency-Modulated but Not Unmodulated Sounds: A Human MEG Study. *PLoS One*, 5(12), e15548.
- Bledowski, C., Kaiser, J., *Rahm, B.* (2010). Basic operations in working memory: Contributions from functional imaging studies. *Behav Brain Res*, 214(2), 172-9.
- *Bledowski, C., *Rahm, B.* & Rowe, J.B.(2009). What "works" in working memory? Separate systems for selection and updating of critical information. *J Neurosci*, 29(43), 13735-13741.
- Kaller, C.P., *Rahm, B.*, Bolkenius, K. & Unterrainer, J.M. (2009). Eye movements and visuospatial problem solving: identifying separable phases of complex cognition. *Psychophysiology*, 46(4), 818-830.

- Kaiser, J., Lutzenberger, W., Decker, C., Wibrall, M. & Rahm, B. (2009). Task- and performance-related modulation of domain-specific auditory short-term memory representations in the gamma-band. *Neuroimage*, 46(4), 1127-1136.
- Kaiser, J., Rahm, B. & Lutzenberger, W. (2009). Temporal dynamics of stimulus-specific gamma-band activity components during auditory short-term memory. *Neuroimage*, 44(1), 257-264.
- Unterrainer, J.M., Rauss, K., Kaller, C., Leonhart, R. & Rahm, B. (2008) Perceived conflicts and errors in complex problem solving. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 15, 1-12.
- Kaller, C.P., Rahm, B. & Unterrainer, J.M. (2008). Thinking around the corner: the development of planning abilities. *Brain and Cognition*, 67(3), 360-370.
- Kaiser, J., Rahm, B. & Lutzenberger, W. (2008). Direct contrasts between experimental conditions may yield more focal oscillatory activations than comparing preversus post-stimulus responses. *Brain Res*, 1235, 63-73.
- Ball, T., Rahm, B., Eickhoff, S.B., Schulze-Bonhage, A., Speck, O. & Mutschler, I. (2007). Response properties of human amygdala subregions: evidence based on functional MRI combined with probabilistic anatomical maps. *PLoS One*, 2(3), e307.
- Rahm, B., Opwis, K., Kaller, C.P., Spreer, J., Schwarzwald, R., Halsband, U. & Unterrainer, J.M. (2006). Tracking the stages of decision-based action in the human frontal lobes with fMRI. *Neuroimage*, 30(2), 656-667.
- Bledowski, C., Cohen Kadosh, K., Wibrall, M., Rahm, B., Bittner, R.A., Hoechstetter, K., Scherg, M., Maurer, K., Goebel, R. & Linden D.E. (2006). Mental chronometry of working memory retrieval: a combined functional magnetic resonance imaging and event-related potentials approach. *J Neurosci*, 26(3), 821-829.

- Unterrainer, J.M., Kaller, C.P., Halsband, U. & Rahm, B. (2006). Planning abilities and chess: a comparison of chess and non-chess players on the Tower of London task. *British Journal of Psychology*, 97, 299-311.
- Unterrainer, J.M., Rahm, B., Halsband, U. & Kaller, C.P. (2005). What is in a name: The tower of London and its variants. *Cogn Brain Res*, 23(2-3), 418-428.
- Unterrainer, J.M., Ruff, C.C., Rahm, B., Kaller, C.P., Spreer, J., Schwarzwald, R. & Halsband, U. (2005). The influence of sex differences and individual task performance on brain activation during planning. *Neuroimage*, 15(2), 586-590.
- Kaller, C.P., Unterrainer, J.M., Rahm, B. & Halsband, U. (2004). The impact of problem structure on planning: insights from the Tower of London task. *Cognitive Brain Research*, 20(3), 462-472.
- Unterrainer, J.M., Rahm, B., Kaller, C.P., Ruff, C.C., Spreer, J., Krause, B.J., Schwarzwald, R., Hautzel, H. & Halsband, U. (2004). When planning fails: Individual differences and error related brain activity in problem solving. *Cerebral Cortex*, 14(12), 1390-1397.
- Unterrainer, J.M., Rahm, B., Kaller, C., Quiske, K., Hoppe-Seyler, K., Meier, C., Müller, C., Leonhart, R. & Halsband, U. (2004). Planning abilities and the Tower of London: Is this task measuring a discrete cognitive function? *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 26(6), 846-856.
- Unterrainer, J.M., Rahm, B., Leonhart, R., Ruff, C.C. & Halsband, U. (2003). The Tower of London: the impact of instructions, cueing, and learning on planning abilities. *Cognitive Brain Research*, 17(3), 675-683.

* gemeinsame Erstautorenschaft

** gemeinsame Letztautorenschaft

Buchkapitel

Bucher, L., Kaller, C., Unterrainer, J., *Rahm, B.* & Knauff, M. (2013). Neuronale Grundlagen komplexer Kognition. In: Schröger, E. & Kölsch, S. (Hrsg.) *Affektive und Kognitive Neurowissenschaft. Enzyklopädie der Psychologie, Themenbereich: Kognition, Bd. 5.* Göttingen: Hogrefe.

Ort, Datum

Unterschrift