

**Zeitabhängige Modulation neuronaler Korrelate beim Abruf
episodisch-autobiographischer Erinnerungen
-Ergebnisse aus zwei fMRT- Studien mit Adoleszenten und jungen
Erwachsenen-**

Dissertation

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)
an der Universität Bielefeld

vorgelegt von

Silvia Oddo

Bielefeld 2009

Erster Gutachter: Prof. Dr. rer. nat. Hans J. Markowitsch

Zweite Gutachterin: PD Dr. med. Aglaja Stirn

Für Uschi und Martin

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Prof. Dr. Hans J. Markowitsch, der die vorliegende Arbeit erst ermöglicht hat und mir dadurch Raum gab, die faszinierende Methode der funktionellen Magnetresonanztomographie zu erlernen. Ich danke für die wertvollen Anregungen in allen Phasen der Arbeit und das Vermitteln einer eigenständigen, wissenschaftlichen Arbeitsweise. Zudem danke ich ihm und Herrn Prof. Harald Welzer, für die Möglichkeit, das autobiographische Gedächtnis in einem interdisziplinären Kontext erforscht haben zu können.

Frau PD Dr. med. Aglaja Stirn möchte ich herzlich für die Annahme des Zweitgutachtens danken und für das Ermöglichen von Urlaubszeiten zur Fertigstellung der Arbeit. Ganz besonders möchte ich ihr jedoch dafür danken, dass sie mir trotz ausstehender Fertigstellung der Dissertation viel Verantwortung für die Forschung in ihrer Abteilung übergeben hat.

Ganz herzlich danke ich der Volkswagenstiftung für die Finanzierung meiner Stelle.

Außerdem danke ich Prof. Dr. G. Fink für die Ermöglichung der fMRT-Messungen und Auswertungen am Forschungszentrum Jülich. Besonders danken möchte ich seinen Mitarbeitern, PD Dr. med. Peter Weiss-Blankenhorn sowie PD Dr. Silke Lux für die Unterstützung beim Erlernen der fMRT-Methode. Peter danke ich zudem für die wissenschaftliche Betreuung während der Veröffentlichungen von Teilen dieser Arbeit.

Meinen Kollegen Anna Schwab und Olaf Jensen gilt mein Dank für die schöne dreijährige Zusammenarbeit. Des Weiteren danke ich Prof. Dr. Matthias Brand für die stets wertvollen Anregungen und die kollegiale Zeit an der Universität Bielefeld.

Ohne die tolle Mitarbeit der Probandinnen wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen, daher gilt ihnen allen mein außerordentlicher Dank.

Außerdem gilt mein Dank meinen Kolleginnen und Doktoranden aus der Psychosomatik, die vor allem im Endspurt mit Korrekturarbeiten zur Fertigstellung beigetragen haben. Mein herzlicher Dank gilt vor allem Dipl. Psych. Nadine Steis für die wertvolle und sorgfältige inhaltliche Korrekturarbeit.

Schließlich gilt mein außerordentlicher Dank meiner wunderbaren Familie: Meinen Eltern, die mir den wissenschaftlichen Weg überhaupt ermöglicht haben und meinen drei Schwestern. Ihnen allen danke ich insbesondere für den Glauben an mich, ihre Liebe und die konstante Unterstützung in jeglicher Hinsicht, vor allem aber für die emotionale Unterstützung. Danken möchte ich außerdem meinem Schwager Stefan, der mich auf meinem wissenschaftlichen Weg mit seiner Forschungsexpertise stets mit wertvollen Ratschlägen begleitet hat. Martins Familie danke ich, dass sie mich auf diesem Weg begleitet haben.

All meinen Freunden danke ich ganz herzlich für die tatkräftige Unterstützung, die Zuversicht und den emotionalen Support in allen Phasen der Arbeit.

Abschließend gilt mein unermesslicher Dank Martin, der mich auf wunderbare Weise in jedem Moment der Promotionszeit emotional mit unglaublicher Liebe, Geduld und Optimismus unterstützt hat. Ihm und Uschi, die die Fertigstellung der Arbeit leider nicht miterleben durfte, möchte ich diese Arbeit widmen.

Inhaltsverzeichnis

I EINLEITUNG.....	1
II THEORIETEIL.....	3
1. GEDÄCHTNIS.....	3
1.1 DEFINITION UND HISTORISCHE ENTWICKLUNG DES GEDÄCHTNISSES	3
1.2 ZEITLICHE KLASSIFIKATION DES GEDÄCHTNISSES.....	6
1.3 INHALTLICHE KLASSIFIKATION DES GEDÄCHTNISSES.....	10
1.3.1 Squires Modell: Deklaratives versus non-deklaratives Gedächtnis	10
1.3.2 Tulvings und Markowitschs Modell des Langzeitgedächtnisses	12
1.4 PROZESSBASIERTE KLASSIFIKATION DES GEDÄCHTNISSES.....	20
1.4.1 Enkodierung und Konsolidierung	21
1.4.2 Ablagerung.....	27
1.4.3 Abruf.....	28
1.5 NEURONALE KORRELATE DES SEMANTISCHEN GEDÄCHTNISABRUFES.....	30
1.6 TESTVERFAHREN ZUR ERHEBUNG DES SEMANTISCHEN GEDÄCHTNISSES.....	36
2. DAS EPISODISCH-AUTOBIOGRAPHISCHE GEDÄCHTNIS.....	39
2.1 TERMINOLOGIE UND DEFINITION	39
2.1.1 Terminologie.....	40
2.1.2 Definition	42
2.2 ENTSTEHUNG UND ENTWICKLUNG	44
2.2.1 Entstehung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses und kindliche Amnesie	44
2.2.2 Zusammenhang des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses mit der Sprach-, Selbst- und Interaktionsentwicklung.....	47
2.2.3 Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses auf neuronaler Ebene	51
2.3 THEORIEN ZUM EPISODISCH-AUTOBIOGRAPHISCHEN GEDÄCHTNIS	54
2.3.1 Konsolidierungstheorie (<i>Standard consolidation model</i>).....	55
2.3.2 Theorie multipler Spuren (<i>Multiple Trace Theory</i>).....	56
2.3.3 Theorie der kognitiven Landkarte (<i>Cognitive map theory</i>)	57
2.3.4 Theorie nach M. Conway.....	58

Inhaltsverzeichnis

2.3.5	Bio-psycho-soziales Entwicklungsmodell	60
2.4	ERHEBUNGSMETHODEN UND OPERATIONALISIERUNG DES EPISODISCH-AUTOBIOGRAPHISCHEN GEDÄCHTNISSES	64
2.4.1	Erhebungsmethoden des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses.....	64
2.4.2	Designauswahl und Darbietung der autobiographischen Stimuli.....	70
2.5	NEURONALE KORRELATE DES EPISODISCH-AUTOBIOGRAPHISCHEN GEDÄCHTNISSES.....	74
2.5.1	Allgemeines neuronales Netzwerk des episodisch-autobiographischen Gedächtnisabrufs.....	75
2.5.2	Funktionen bestimmter Gehirnregionen beim Abruf episodisch-autobiographischer Gedächtnisinhalte	76
2.5.3	Zeitabhängige neuronale Korrelate des autobiographischen Gedächtnisses	89
2.5.4	Vergleich der neuronalen Korrelate des semantischen und episodisch-autobiographischen Gedächtnisses: Gemeinsamkeiten und Unterschiede	95
III	EMPIRIETEIL	99
1.	FRAGESTELLUNGEN UND HYPOTHESEN	99
1.1	FRAGESTELLUNGEN	99
1.2	HYPOTHESEN	101
2.	STICHPROBEN UND METHODEN	108
2.1	STICHPROBEN UND KONTROLLGRUPPEN	108
2.2	METHODEN.....	110
2.2.1	Vortests.....	110
2.2.2	Autobiographisches Interview.....	112
2.2.3	Semantische Stimuli	113
2.2.4	fMRT-Untersuchung	114
2.2.5	Post-fMRT-Fragebögen.....	118
2.3	VERSUCHSABLAUF.....	119
2.4	STATISTISCHE ANALYSE	120
2.4.1	Erfassung und Verarbeitung der fMRT-Daten.....	120
2.4.2	Auswertung der Post-fMRT-Fragebögen.....	123
3.	ERGEBNISSE.....	124

Inhaltsverzeichnis

3.1	ERGEBNISSE DER STICHPROBE 1: JUNGE ERWACHSENE.....	124
	3.1.1 Vortests.....	124
	3.1.2 fMRT- Ergebnisse.....	125
	3.1.3 Post-fMRT-Daten: Ergebnisse der jungen Erwachsenen.....	133
	3.1.4 Zusammenfassung der Ergebnisse Stichprobe 1.....	136
3.2	ERGEBNISSE DER STICHPROBE 2: ADOLESZENTE	138
	3.2.1 Vortests.....	138
	3.2.2 fMRT-Ergebnisse.....	139
	3.2.3 Post-fMRT-Fragebögen: Ergebnisse der Adoleszenten.....	145
	3.2.4 Zusammenfassung Ergebnisse Stichprobe II	148
3.3	ÜBERPRÜFUNG DER HYPOTHESEN	150
IV DISKUSSION		154
1. ALLGEMEINES NEURONALES NETZWERK DES EPISODISCH-AUTOBIOGRAPHISCHEN GEDÄCHTNISABRUFES		154
2. ZEITSPEZIFISCHE NEURONALE NETZWERKE.....		161
2.1	SPEZIFISCHE MPFC-AKTIVIERUNG BEIM ABRUF REZENTER AUTOBIOGRAPHISCHER ERINNERUNGEN.....	161
2.2	RSC BEIM ABRUF REZENTER ERINNERUNGEN	178
3. FEHLENDE ZEITMODULATION IM HIPPOCAMPUS		182
V AUSBLICK		186
VI ZUSAMMENFASSUNG		190
VII LITERATUR		193
ANHANG		215

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis

AG	Arbeitsgedächtnis
AM	Autobiographical memory
AMI	Autobiographical Memory Interview
AGI	Autobiographisches Gedächtnisinterview
ANOVA	Analysis of variance
ANCOVA	Analysis of covariance
BAGI	Bielefelder Autobiographisches Gedächtnis Interview
BOLD-Signal	Blood-Oxygen-Level-Dependent
CCAS	Cerebellar cognitive affective syndrome
FDR	False discovery rate
FFT	Bielefelder Famous Faces Test
fMRT	Funktionelle Magnetresonanztomographie
FWE	Family-wise error rate
GSI	Global Severity Index
HC	Hippocampus
HERA	Hemispheric Encoding Retrieval Asymmetry
HIPER Modell	Hippocampal Encoding Retrieval Model
IAPS	International Affective Picture Systems
KZG	Kurzzeitgedächtnis
MTL	Medialer Temporallappen
MPFC	Medialer präfrontaler Cortex
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
PFC	Präfrontaler Cortex
PSDI	Positive symptom distress index
PST	Positive symptom total
P1	Lebensphase 1
P2	Lebensphase 2
P3	Lebensphase 3
P4	Lebensphase 4
RSC	Retrosplenialer Cortex
SCM	Standard consolidation model

Abkürzungsverzeichnis

SPM	Statistical Parametric Mapping
SPSS	Statistical Package for the Social Sciences
SM	Semantic memory
SMS	Self-memory-system
TEMPau	Test Episodique de Mémoire du Passé autobiographique
UKZG	Ultrakurzzeitgedächtnis

I Einleitung

Die Fähigkeit, unsere persönliche Vergangenheit zu rekonstruieren und wieder zu erleben ist wohl die komplexeste und eigenste Funktion des menschlichen Gehirns. Das episodisch-autobiographische Gedächtnis¹ ermöglicht eine mentale Zeitreise in unsere persönliche Vergangenheit und eine selbstbezogene Betrachtung unserer emotional gefärbten Erfahrungen. Es unterscheidet sich vom semantischen Gedächtnis (Wissenssystem), welches Fakten und Allgemeinwissen ohne emotionalen Kontext speichert. Das episodisch-autobiographische Gedächtnis entsteht in der frühen Kindheit ab dem dritten Lebensjahr, ist eng mit soziokulturellen, entwicklungstheoretischen und neuroanatomischen Aspekten verbunden und entwickelt sich kontinuierlich im Laufe des Lebens. Es speichert unsere individuelle Biographie, die prägend für unsere Persönlichkeit und Individualität ist. Menschen, denen der Abruf aus dem autobiographischen Gedächtnis aufgrund einer Hirnschädigung oder aufgrund eines extremen Stresserlebens nicht mehr gelingt, haben keinen oder lediglich begrenzten Zugriff auf die persönlichen Erlebnisse ihrer Vergangenheit. Zahlreiche bildgebende Forschungsarbeiten haben bisher einen Beitrag zum Verständnis der grundlegenden Gehirnmechanismen des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses geleistet. Dennoch existieren gegenwärtig wenige bildgebende Untersuchungen zum autobiographischen Gedächtnis bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen. Darüber hinaus liegen für diese Altersgruppen kaum Erkenntnisse über den Einfluss des Enkodierungszeitpunktes von Gedächtnisinhalten auf die neuronale Aktivierung beim Abruf episodisch-autobiographischer Erinnerungen vor. Bei Adoleszenten wurde der Effekt der Zeit auf die neuronalen Korrelate des autobiographischen Gedächtnisses bisher noch gar nicht untersucht.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist daher die Erforschung zeitabhängiger neuronaler Korrelate episodisch-autobiographischer Gedächtnisinhalte aus jeweils vier verschiedenen

¹ In der vorliegenden Arbeit wird der Ausdruck „episodisch-autobiographisches Gedächtnis“ synonym mit dem Begriff „autobiographisches Gedächtnis“ verwendet. Stellenweise wird der Begriff „episodisches Gedächtnis“ verwendet, wenn es um die Darstellung von Tulvings Konzepten geht. In Kapitel 1.3.2 sowie 2.1 wird auf die teils synonyme Verwendung von „autobiographisch“ und „episodisch“ sowie auf die Differenzierung beider Begriffe näher eingegangen.

I Einleitung

Lebensphasen bei Adoleszenten (16-Jährigen) und jungen Erwachsenen (22-Jährigen) mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT). Die genannten Altersgruppen sind bei der Erforschung des autobiographischen Gedächtnisses von Bedeutung, da zwischen der Adoleszenz und dem frühen Erwachsenenalter ca. ab dem 18. Lebensjahr das Bewusstsein über die eigene Person und Vergangenheit (Selbstkonzept) ausreift, welches eine entscheidende Komponente des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses darstellt. Darüber hinaus entwickeln sich bestimmte Gehirnareale, die für das Abrufen von Erinnerungen wichtig sind, bis ins frühe Erwachsenenalter differenzierter aus. Die vorliegenden zwei fMRT-Studien sind im Rahmen eines interdisziplinären Ansatzes entwickelt worden, um der Komplexität und Verwobenheit von autobiographischen Gedächtnisprozessen Rechnung zu tragen. Auf der Basis semi-strukturierter Interviews erfolgte in beiden Untersuchungsgruppen die Rekrutierung individueller autobiographischer Erlebnisse. Die individuellen episodisch-autobiographischen Erinnerungen wurden mit semantischen Gedächtnisinhalten (Ereignisse aus dem Weltgeschehen), die erstmalig auch über vier Lebensphasen zeitlich moduliert wurden, verglichen.

Der Theorieteil umfasst zunächst eine Einführung in das Thema Gedächtnis, eine Darstellung unterschiedlicher Gedächtnissysteme, Klassifikationsmöglichkeiten und wichtiger theoretischer Konzepte. Außerdem werden wichtige bildgebende Befunde zum semantischen Gedächtnisabruf zusammenfassend dargestellt. Im 2. Kapitel wird der Schwerpunkt auf das episodisch-autobiographische Gedächtnis gelegt, auf dessen Entwicklung, theoretischen Konzepten und Erhebungsmethoden. Anschließend folgt ein Überblick bisheriger neurowissenschaftlicher Forschungsergebnisse zum autobiographischen Gedächtnis. Im Empirieteil werden zunächst die wissenschaftlichen Fragestellungen und Hypothesen dargelegt. Des Weiteren werden das Untersuchungsdesign sowie die Ergebnisse beider Untersuchungsgruppen vorgestellt. Im Anschluss an die Darstellung der empirischen Untersuchungen werden im Diskussionsteil die wichtigsten Ergebnisse interpretiert und im Kontext bisheriger Forschungsarbeiten kritisch bewertet. Abschließend erfolgt ein Ausblick für zukünftige empirische Arbeiten.

II Theorieteil

Im nachfolgenden ersten Kapitel werden zunächst Grundlagen zu Gedächtnisprozessen dargestellt. Anschließend wird im 2. Kapitel spezifischer auf das episodisch-autobiographische Gedächtnis eingegangen, welches den Hauptgegenstand dieser Arbeit bildet.

1. Gedächtnis

Verschiedene Definitionen und eine historische Entwicklungsbeschreibung des Gedächtnisses bilden die Einführung in das vorliegende Kapitel. Anschließend werden verschiedene Klassifikationsmöglichkeiten des Gedächtnisses aufgeführt. Das Kapitel 1 schließt mit einem Überblick neuroanatomischer Befunde des semantischen Gedächtnisses.

1.1 Definition und historische Entwicklung des Gedächtnisses

Eine frühe und bis heute bedeutende Definition von Gedächtnis stammt von Hering (1870) (zitiert nach Markowitsch, 2002, S.90):

Das Gedächtnis verbindet die zahllosen Einzelphänomene zu einem Ganzen, und wie unser Leib in unzählige Atome zerstieben müsste, wenn nicht die Attraktion der Materie ihn zusammenhielte, so zerfiele ohne die bindende Macht des Gedächtnisses unser Bewusstsein in so viele Splitter, als es Augenblicke zählt.

Hierin wird der Zusammenhang von Bewusstsein und Gedächtnis deutlich, der nach heutigem Wissensstand für einige Gedächtnissysteme als erwiesen gilt, andere Gedächtniskomponenten werden hingegen unbewusst verarbeitet. In Herings Definition wird die herausragende Fähigkeit des menschlichen Gedächtnisses deutlich: Es ist in der Lage, einzelne Erfahrungen und Eindrücke, die wir über verschiedene Sinne wahrnehmen, zu integrieren und zu einem Ganzen zu verbinden. Eine weitere, bis heute herausragende und umfangreiche Definition wurde von Sinz (1979) formuliert (zitiert nach Markowitsch, 2002, S.74):

Unter Gedächtnis verstehen wir die lernabhängige Speicherung ontogenetisch erworbener Information, die sich phylogenetischen neuronalen Strukturen selektiv

II Theorie: Gedächtnis

artgemäß einfügt und zu beliebigen Zeitpunkten abgerufen, d.h. für ein situationsangepasstes Verhalten verfügbar gemacht werden kann. Allgemein formuliert handelt es sich um konditionierte Veränderungen der Übertragungseigenschaften im neuronalen ‚Netzwerk‘, wobei unter bestimmten Bedingungen den Systemmodifikationen (Engrammen) entsprechende neuromotorische Signale und Verhaltensweisen vollständig oder teilweise reproduziert werden können.

Wie Sinz's Definition veranschaulicht, ist Gedächtnis das Endprodukt von Lernvorgängen, die wiederum auf Veränderungen des Verhaltens durch Erfahrungen basieren. Das Gedächtnis stellt ein komplexes Konstrukt dar, das uns ermöglicht, zu lernen, Gelerntes abzuspeichern und abzurufen. Es erlaubt uns, in die Vergangenheit zurückzublicken und aufgrund der vergangenen Erfahrungen unser Handeln in der Zukunft zu bestimmen. Es arbeitet folglich auch prospektiv, d.h. es erlaubt uns, auf den bisherigen Informationen und Erfahrungen, die es speichert, in die Zukunft zu schauen und diese planbarer zu gestalten. Auch kann das Gedächtnis erlebte Ereignisse zeitlich einordnen. Während sich bereits Aristoteles um 400 v. Chr. mit dem Konstrukt Gedächtnis beschäftigte und später im Mittelalter die „Ars memorativa“, die „Kunst des Sich-Erinnerns“, eine zentrale Rolle in den philosophischen Denkrichtungen einnahm, fand die empirische Gedächtnisforschung erst viel später, gegen Ende des 19. Jahrhunderts, ihren Ursprung. Erste experimentelle Ansätze zur Erforschung des Gedächtnisses erfolgten durch Ebbinghaus (1885). Ebbinghaus entwickelte Methoden, um kontrollierte Beobachtungen über Lernen und Vergessen bei gesunden Erwachsenen zu ermöglichen. Er verwendete zunächst sinnlose Silben, um damit die Assoziationsbildung und Erinnerungsfähigkeit zu überprüfen. Ab 1900 wurden gezielte Fragen oder Zuordnungen von zusammenhängenden Begriffen hinzugenommen. Ebenfalls um 1900 erfolgte eine erste Einteilung in verschiedene Prozesse des Gedächtnisses wie Einspeichern, Ablegen und Abrufen. In Experimenten wurden daher bestimmte Texte erlernt und sollten nach einer bestimmten Zeitdauer wieder abgerufen werden. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde von einigen Autoren die bis dahin geltende Sichtweise eines einheitlichen Gedächtnisses durch Beschreibungen von amnestischen Patienten angefochten. So legte Ziehen (1908) in seinem Werk dar, dass es kein einheitliches Gedächtnis gäbe, sondern nur Teilgedächtnisse existierten. Trotz dieser frühen Ansätze in Richtung multipler Gedächtnissysteme, konnte diese Vorstellung erst viel später besiegelt werden. Die verbalen Assoziationsexperimente,

II Theorie: Gedächtnis

die aus der Zeit von Ebbinghaus stammten, wurden erst um 1960 durch ein Informationsverarbeitungsparadigma erweitert. Bei diesem Paradigma wurde der freie und stichwortgeleitete Abruf sowie das Wiedererkennen und verschiedene Gedächtniseinschätzungen verwendet. In dieser Zeit wurde die experimentelle Forschung zudem durch Studien zum Kurzzeitgedächtnis geprägt und die daraus entstandene Unterscheidung zwischen primärem (Kurzzeit-) und sekundärem (Langzeit-) Gedächtnis. In früheren Ansätzen zur zeitlichen Unterteilung von Gedächtnis in Kurzzeit- und Langzeitgedächtnis wurde Gedächtnis noch weitgehend als ein einheitliches Konstrukt verstanden (Atkinson und Shiffrin, 1968; Baddeley und Hitch, 1974, vgl. Kap. II 1.2). Erst Tulvings Unterteilung in episodisches und semantisches konnte das Konzept multipler Gedächtnissysteme fest untermauern und dies weltweit in die Forschung integrieren (Tulving, 1972, 1983). Einen weiteren Ansatz zur Idee inhaltlich verschiedener Gedächtnissysteme lieferte Squire (1982; 1987) durch die Unterteilung in deklaratives und non-deklaratives Gedächtnis (vgl. Kap. II 1.3.1).

Um 1980 begann dann die heute fortwährende Zeit der kognitiven neurowissenschaftlichen Untersuchung von Gedächtnis. Die neurowissenschaftliche Forschung ist insbesondere durch die Erweiterung bildgebender Verfahren und multipler Methodenansätze gekennzeichnet, sowie durch die Integration verschiedener Forschungsbereiche. Studien über Lern- und Abrufprozesse bei Patienten mit Gedächtnisstörungen oder gesunden Probanden und pharmakologische Studien sind Teil der heutigen bildgebenden Gedächtnisforschungsära. Anhand eines Zitates des vielleicht berühmtesten Patienten der Gedächtnisforschung, dem Fall H.M. (vgl. auch Scoville und Milner, 1957; Markowitsch, 1985) soll exemplarisch dargestellt werden, wie schwerwiegend und umfassend sich Gedächtnisstörungen auf die Biographie und damit verbunden auf die Persönlichkeit eines Menschen auswirken können: *„Every day is alone, whatever enjoyment I’ve had, and whatever sorrow I’ve had.”* (zitiert nach Markowitsch (2002, S. 111-112).

Das menschliche Gedächtnis wird heute anhand verschiedener Klassifikationsmerkmale unterteilt: Entlang der Zeitachse wird das Kurzzeitgedächtnis vom Langzeitgedächtnis unterschieden. Die inhaltliche Einteilung sieht verschiedene Langzeitgedächtnissysteme vor. Darüber hinaus lässt sich das Gedächtnis anhand der drei wichtigsten Informationsverarbeitungsprozesse in Enkodierung, Ablagerung und Abruf gliedern. Im Folgenden werden die genannten Klassifikationsweisen näher erläutert. Zunächst wird die

zeitliche Einteilung von Gedächtnis vorgestellt, darauf hin wird auf die inhaltliche und prozessbasierte Klassifikation eingegangen.

1.2 Zeitliche Klassifikation des Gedächtnisses

Ebbinghaus (1885) unterteilte das Gedächtnis ursprünglich in Kurzzeit- und Langzeitgedächtnis. Atkinson und Shiffrin (1968) erweiterten diese Einteilung um das Ultrakurzzeitgedächtnis (auch ikonischer oder echoischer Speicher genannt). Das Ultrakurzzeit-, Kurzzeit- und Langzeitgedächtnis unterscheiden sich besonders durch die Verweildauer der Informationen sowie durch die Speicherkapazität (Atkinson und Shiffrin, 1968). Das **Ultrakurzzeitgedächtnis (UKZG)** kann Informationen lediglich im Millisekundenbereich bis zu 100 Sekunden speichern. Es enthält auditive, visuelle, olfaktorische und andere Arten von Wahrnehmungserfahrungen. Es wird in echoisches (auditives) und ikonisches (visuelles) Gedächtnis unterteilt (Cowan, 1984). Vom UKZG gelangt die Information weiter ins **Kurzzeitgedächtnis (KZG)**, welches eingehende Informationen für wenige Sekunden, maximal bis zu wenigen Minuten speichert. Entgegen der Alltagsannahme hält es aufgenommene Informationen nicht über Stunden oder Tage bereit. Das KZG kann zwischen vier und sieben (+/- zwei) Informationseinheiten (z.B. Wörter oder Zahlen) speichern (Miller, 1956; Cowan, 2001). Damit ist die Anzahl an Informationseinheiten gemeint, die parallel aufgenommen werden kann. Die Informationen werden aus dem KZG ins Langzeitgedächtnis übertragen. Geschieht dies nicht, so gehen die Informationen verloren. Das **Langzeitgedächtnis (LZG)** weist im Gegensatz zum UKZG und KZG eine unbegrenzte Speicherkapazität und Speicherdauer auf, so dass zahlreiche Informationseinheiten über Stunden, Jahre und Dekaden gespeichert werden können. Atkinson und Shiffrin (1968) beschreiben das UKZG, KZG und LZG in ihrem Modell als drei voneinander unabhängige Gedächtnissysteme, die Informationen seriell verarbeiten. Dies ist in der folgenden Abbildung 1 illustriert



Abb. 1: Darstellung der seriellen Informationsverarbeitung vom UKZG zum KZG und LZG nach Atkinson und Shiffrin (1968)

II Theorie: Gedächtnis

In ihrem Gedächtnismodell verstehen sie das Kurzzeitgedächtnis als passives Gedächtnissystem, das die eingehenden Informationen lediglich kurzfristig speichert. Diese passive Sichtweise des Kurzzeitgedächtnisses wurde durch die Einführung des Arbeitsgedächtnisses (*working memory*), einer spezifischen Form des KZG und vor allem durch das Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley und Hitch (1974) umgedeutet (vgl. Abb. 2a). Das **Arbeitsgedächtnis** stellt hierin ein aktiveres Kurzzeitgedächtnissystem dar, in dem neue Informationen aufrecht (*on-line*) gehalten, verarbeitet und verändert werden können. Zudem werden gespeicherte Informationen für den Abruf bereitgestellt. In ihrem Drei-Komponenten-Modell beschreiben Baddeley und Hitch (1974) folgende Elemente des Arbeitsgedächtnisses: Die zentrale Exekutive (*central executive*), die phonologische Schleife (*phonological loop*) und den visuell-räumlichen Notizblock (*visuospatial sketchpad*). Nachfolgende Abbildung 2a illustriert die einzelnen Komponenten des Arbeitsgedächtnismodells.



Abb. 2a: Ursprüngliches Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley und Hitch (1974, modifiziert nach Baddeley, 2000)

Die zentrale Exekutive stellt die Kontrollinstanz des phonologischen und visuell-räumlichen Hilfssystems dar. Sie dient der Aufmerksamkeitskontrolle von Informationen, die sich aktiv im Arbeitsgedächtnis befinden bzw. in den Subsystemen und steuert den Transfer bestimmter Informationen in das LZG. Die phonologische Schleife speichert verbale/akustische Informationen und dient vor allem dem unmittelbaren Abruf oder Wiederholen, so z.B. dem Wiederholen einer gerade aufgenommenen Telefonnummer bis sie vollständig gewählt wird. Der visuell-räumliche Notizblock hingegen repräsentiert visuelle und räumliche Informationen. Die beiden Hilfssysteme sind aktive Speicherorte, die sensorische Informationen mit Input der zentralen Exekutive verbinden können. Baddeley (2000) ergänzt ein Viertel Jahrhundert nach der Konzeption des ursprünglichen Modells eine vierte Komponente in das Arbeitsgedächtnismodell: Den so genannten episodischen Puffer oder Zwischenspeicher (*episodic buffer*; vgl. Abb. 2b).

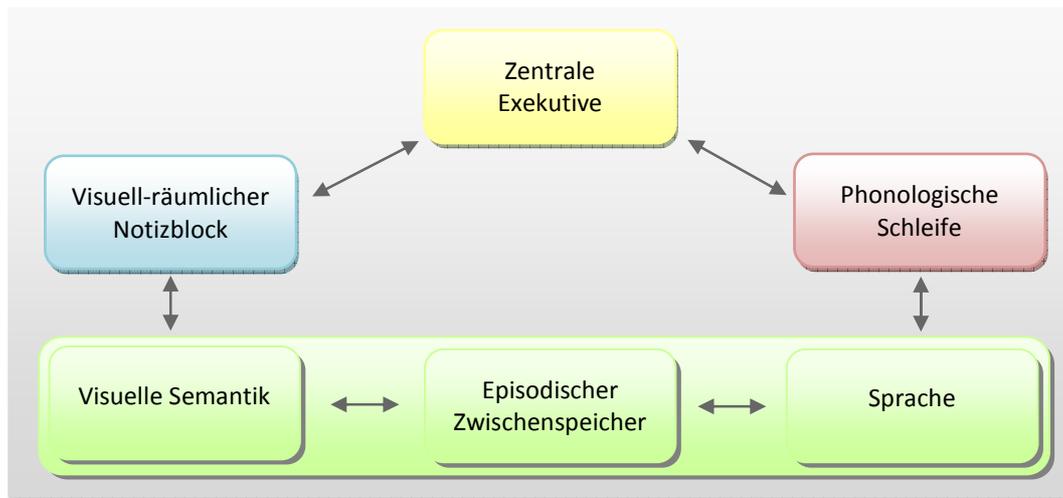


Abb. 2b: Erweitertes Arbeitsgedächtnismodell von Baddeley (2000) mit dem neuen Element des episodischen Zwischenspeichers (modifiziert nach Baddeley, 2000)

Der episodische Zwischenspeicher fungiert als temporärer, multimodaler Speicher, der Informationen aus den beiden Subsystemen (phonologische Schleife und visuell-räumlicher Notizblock) mit Inhalten des Langzeitgedächtnissystems integriert und somit kurzfristig eine zusammenhängende Repräsentation (Episode) herstellt. Die zentrale Exekutive kontrolliert den episodischen Zwischenspeicher.

Neben LZG, KZG oder Arbeitsgedächtnis wird manchmal noch **das intermediäre Gedächtnis** als Untersystem aufgeführt (Rosenzweig, Bennett, Colombo, Lee & Serrano, 1993), das zwischen dem KZG und LZG agiert. Die Mehrzahl der Forschungsarbeiten unterscheiden jedoch das KZG/Arbeitsgedächtnis und das LZG.

Eine letzte wichtige Unterteilung von Gedächtnis auf der zeitlichen Ebene stellt im Zusammenhang mit Gedächtnisstörungen, die Trennung von Neu- und Altgedächtnis dar: Das **Neugedächtnis** bezieht sich auf den Erwerb neuer Informationen, das **Altgedächtnis** auf den Abruf bereits gespeicherter Informationen. Die Einteilung in Alt- und Neugedächtnis orientiert sich bei Gesunden an einem beliebigen Zeitpunkt. Inhalte, die bis zu diesem Zeitpunkt gelernt wurden, gehören zum Altgedächtnis. All das, was ab diesem Zeitpunkt gelernt wird, stellt hingegen das Neugedächtnis dar. Bei Patienten orientiert sich die Einteilung am Zeitpunkt des Hirnschadens: Die vor der Schädigung abgelagerten Inhalte werden dem Altgedächtnis zugeordnet, alle Informationen, die nach dem Zeitpunkt des Hirnschadens neu erworben wurden, gehören zum Neugedächtnis (vgl. Abb. 3).

II Theorie: Gedächtnis

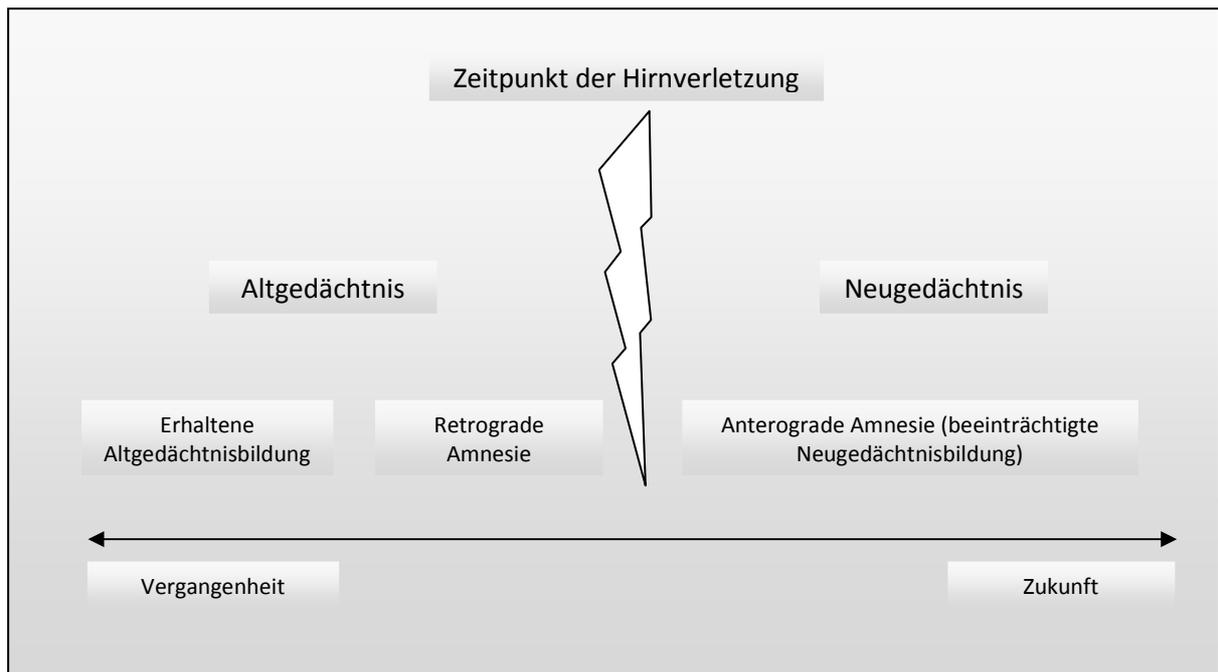


Abb. 3: Einteilung von Neu- und Altgedächtnis. Schädigungen im Altgedächtnis werden als retrograde Amnesie bezeichnet, solche im Neugeächtnisbereich hingegen als anterograde Amnesie (modifiziert nach Brand und Markowitsch, 2003)

Ist durch die Hirnverletzung die Neugeächtnisbildung beeinträchtigt, spricht man von einer **anterograden Amnesie**, ist hingegen der Abruf von Informationen aus dem Altgedächtnis nach der Hirnschädigung defizitär, so liegt eine **retrograde Amnesie** vor (vgl. Abb. 3). Störungen des Altgedächtnisses sind häufiger mit solchen des Neugeächtnisses gekoppelt als umgekehrt.

In diesem Zusammenhang ist das Ribot'sche Gesetz von Bedeutung, nach dem gilt, dass zuletzt gespeicherte Informationen als erste wieder verloren gehen (*last in, first out*) (Ribot, 1882), während die Informationen, die schon länger gespeichert sind, sehr löschresistent sind. Dadurch lässt sich das häufig beobachtbare Phänomen erklären, dass bei einigen Patienten mit retrograder Amnesie, aber auch bei alten Menschen mit normalem Altersabbau, vor allem die Inhalte, die erst kürzlich (bzw. vor dem hirnschädigenden Ereignis) abgelagert wurden, nicht mehr erinnert werden, hingegen länger zurückliegende Erlebnisse nicht beeinträchtigt sind oder besser erinnert werden. Erklärungsmöglichkeiten für das Ribot'sche Phänomen bietet zum einen die Tatsache, dass mit zeitlicher Distanz die Informationen tiefer gespeichert werden und sich diffuser auf Hirnebene verankern, zum anderen aber auch, dass jeder erneute Abruf zu einer weiteren Festigung des Gespeicherten beitragen kann.

Während bisher das KZG und LZG als zwei voneinander unabhängige und dissoziierbare Systeme verstanden wurden, diskutieren neuere Forschungsarbeiten eher eine interagierende Funktionsweise der beiden Systeme (Überblick in Burgess und Hitch, 2005). Nach der erfolgten Darstellung der zeitlichen Unterteilung von Gedächtnis wird im folgenden Abschnitt auf die inhaltliche Klassifikation eingegangen.

1.3 Inhaltliche Klassifikation des Gedächtnisses

Die zwei bedeutendsten inhaltlichen Unterteilungen des Gedächtnisses in unterschiedliche Langzeitgedächtnissysteme sind von Endel Tulving und Larry Squire entwickelt worden. Diese beiden Modelle werden im Folgenden näher dargestellt.

1.3.1 Squires Modell: Deklaratives versus non-deklaratives Gedächtnis

Squire und Kollegen unterscheiden in seinem ursprünglich aus der tierexperimentellen Forschung stammenden Gedächtnismodell das deklarative vom non-deklarativen Gedächtnissystem (Squire, 1987; Squire und Knowlton, 2000; Squire, 2004). Wie in der nachstehenden Abb. 4 dargestellt, wird das deklarative Gedächtnis in ein Gedächtnis für Fakten (semantisches Gedächtnis) und ein Gedächtnis für Ereignisse (episodisches Gedächtnis) unterteilt (vgl. auch ‚Remember (R) - Know (K)‘ Unterscheidung in Knowlton und Squire, 1995).

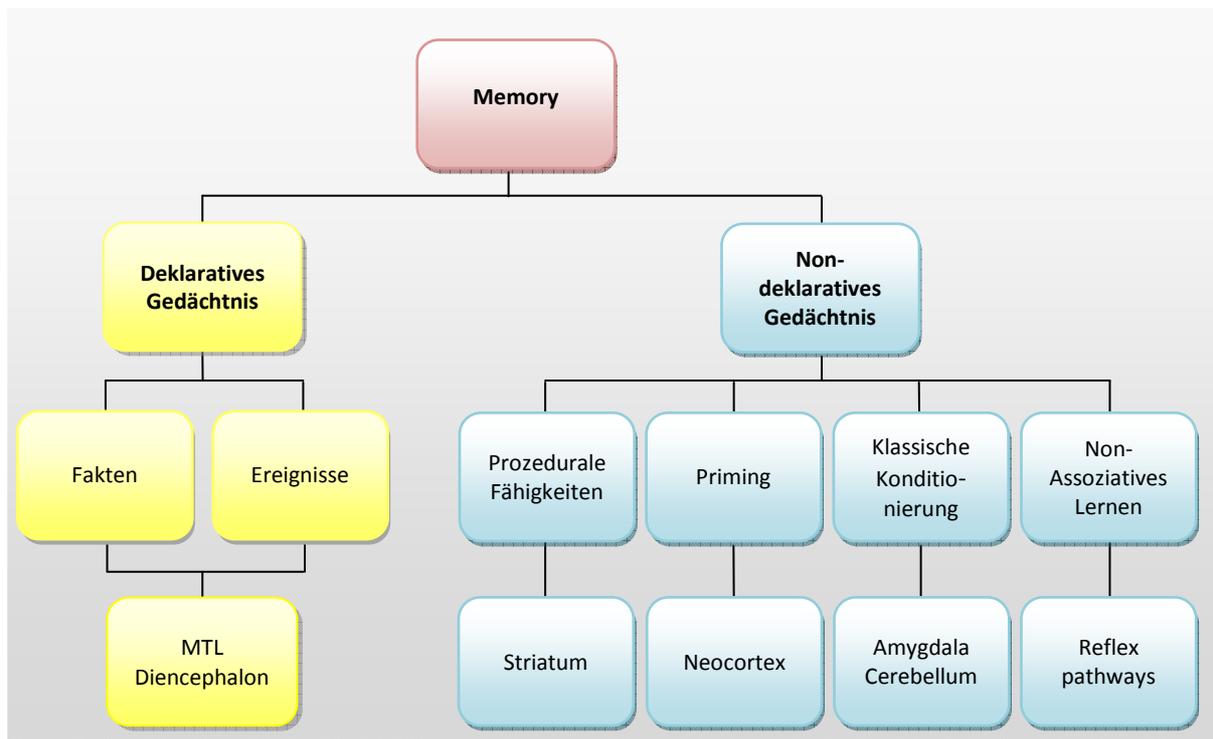


Abb. 4: Squires Modell des Langzeitgedächtnissystems (modifiziert nach Squire, 2004)

Im **deklarativen Gedächtnis** werden bewusst abrufbare Informationen über Faktenwissen und Ereignisse gespeichert. In Anlehnung an Tulvings ursprüngliche Annahme (Tulving, 1983) versteht Squire unter semantischem Gedächtnis das Wissen über die Welt, unter episodischem Gedächtnis hingegen die Fähigkeit, ein Ereignis im selben Kontext wieder zu erleben wie es ursprünglich geschieht (Squire, 2004). Die Inhalte des deklarativen Gedächtnissystems lassen sich verbalisieren, daher der Begriff „deklarativ“ (deklarieren= erklären). Die **non-deklarative** Gedächtniskomponente enthält im Gegensatz zum deklarativen Gedächtnis Subsysteme, die keinen bewussten Abruf erfordern. Dieses System umfasst Lernprozesse, die unbewusst das Verhalten steuern. Die Inhalte sind implizit und in der Regel nicht verbalisierbar („non-deklarativ“). Zum non-deklarativen Gedächtnis gehören nach Squire prozedurales Lernen (z.B. Routinefähigkeiten motorischer Art), Priming und perzeptuelles Lernen, Klassisches Konditionieren sowie non-assoziatives Lernen. Squire (2004) postuliert, dass insbesondere der mediale Temporallappen aufgrund seiner reziproken und weit verzweigten Verbindungen zum Neocortex für deklarative Gedächtnisprozesse entscheidend ist. Jedoch versteht der Autor die Rolle des medialen Temporallappens für das deklarative Gedächtnis als temporär: Mit einem gewissen Zeitabstand zum ursprünglichen Lernprozess werden die im Neocortex gespeicherten Erinnerungen immer unabhängiger vom medialen Temporallappen (Squire und Zola-Morgan

(1991). Bei den non-deklarativen Gedächtniskomponenten sind neokortikale Strukturen, die Amygdala, das Cerebellum und das Striatum involviert. Squire versteht das deklarative Gedächtnis als flexibles, schnell arbeitendes System, deren Inhalte nach einer einzigen Darbietung gespeichert werden können und das auf eine Bandbreite von Situationen übertragbar ist (Squire, Knowlton & Musen, 1993; Reber, Knowlton & Squire, 1996). Zugleich unterliegt es beim Abruf einer höheren Vergessensquote und Abruffehlern, wodurch es im Rahmen von Amnesien stärker betroffen ist. Non-deklarative Gedächtnisinhalte können erst durch wiederholte Darbietung und häufige Übung bestimmter Tätigkeiten gespeichert werden (Knowlton und Squire, 1993; Squire und Knowlton, 1995b) und es handelt sich um ein angeborenes System, welches durch konkrete Tätigkeiten (z.B. Autofahren) und Verhaltensweisen und nicht durch bewusste Erinnerungen gekennzeichnet ist (Squire und Zola-Morgan, 1991). Der Abruf aus dem non-deklarativen Gedächtnissystem ist verlässlicher, aber dessen Inhalte sind nicht flexibel auf andere Situationen übertragbar (Reber et al., 1996). Der ursprüngliche Lernkontext muss präsent sein, um das Verhalten zu steuern. Wenngleich einige Arbeiten Belege für Squires Modell des deklarativen versus non-deklarativen Gedächtnisses dargestellt haben und auch Belege für gemeinsame neuronale Netzwerke des semantischen und episodischen Gedächtnisses geliefert werden konnten (Reber et al., 1996; Poldrack et al., 2001), so existieren zahlreiche Forschungsarbeiten, die Befunde einer differentiellen neuronalen Aktivierung des semantischen und episodischen Gedächtnisses geliefert haben (Markowitsch, 1999a; Markowitsch, Calabrese, Neufeld, Gehlen & Durwen, 1999a; Burianova und Grady, 2007, vgl. Kap. II 1.5 und 2.5). In der vorliegenden Arbeit basiert die Operationalisierung des autobiographischen und semantischen Gedächtnisses auf Tulvings LZG-Modell, welches im Folgenden näher erläutert wird.

1.3.2 Tulvings und Markowitschs Modell des Langzeitgedächtnisses

Die inhaltliche Unterteilung des Langzeitgedächtnisses in fünf Subsysteme stellt die heute vorherrschende Sichtweise von Gedächtnisunterteilungen dar. Dieses Modell zählt zu den Meilensteinen der Gedächtnisforschung, da es das Verständnis über die Funktionsweise des menschlichen Gedächtnisses sehr geprägt hat. Auf ihm basieren zahlreiche bildgebende Studien zur Erforschung neuroanatomischer Grundlagen von Gedächtnissystemen. In seinen früheren Arbeiten beschreibt Tulving (1985) zunächst drei Langzeitgedächtnissysteme: Das

II Theorie: Gedächtnis

prozedurale, das **semantische** und **episodische** Gedächtnis. In weiteren Forschungsarbeiten ergänzt Tulving (1991) das **Priming**-System als viertes Langzeitgedächtnis (auch *perceptual representation system* genannt) und unterscheidet die vier Langzeitgedächtnissysteme von dem primären Gedächtnissystem (*primary memory*, auch als KZG oder Arbeitsgedächtnis bezeichnet). Das **perzeptuelle Gedächtnis** wurde erst in den letzten Jahren zu den ursprünglichen vier Langzeitgedächtnissystemen von Tulving und Markowitsch (2003b) als 5. Komponente hinzugefügt. Die fünf LZG-Systeme sind hierarchisch angeordnet: Das episodische Gedächtnis steht als komplexestes System in der Hierarchie an oberster Stelle. Ihm unterliegt auf nächst tieferer Ebene das semantische Gedächtnis, dann das perzeptuelle Gedächtnis, das Priming und schließlich an unterster Stelle das prozedurale Gedächtnis, welches das einfachste LZG-System darstellt. Abbildung 5 veranschaulicht den hierarchischen Aufbau.

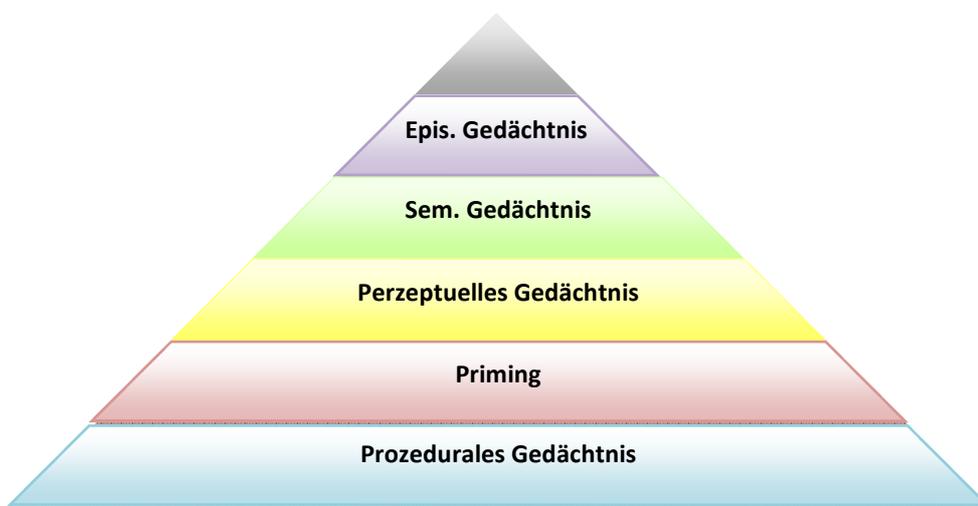


Abb. 5: Darstellung des hierarchischen Aufbaus der Langzeitgedächtnissysteme nach Tulving und Markowitsch (Tulving, 1991; Markowitsch, 2003b). Das episodische Gedächtnis steht als komplexestes System in der Hierarchie an höchster Stelle, das prozedurale Gedächtnis hingegen als einfachstes System an unterster Stelle.

Im Folgenden werden die fünf Gedächtnissysteme im Einzelnen näher beschrieben.

Abbildung 6 stellt zunächst zu jedem der fünf LZG-Systeme Beispiele dar.

II Theorie: Gedächtnis

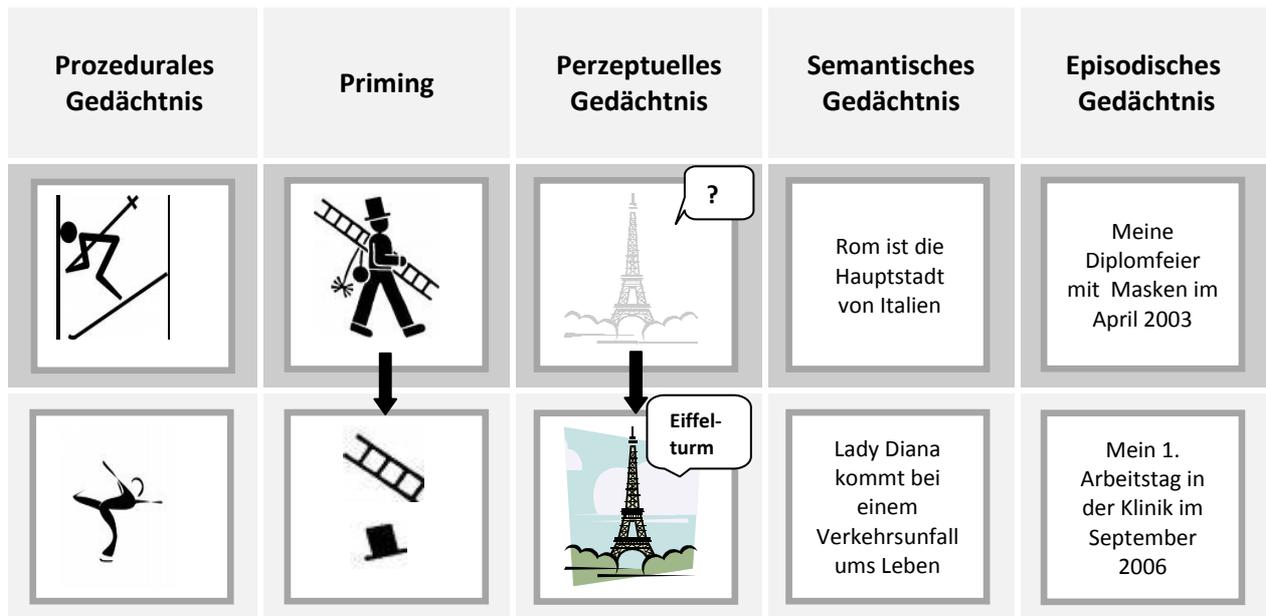


Abb. 6: Die fünf Langzeitgedächtnissysteme nach Tulving (1991) und Beispiele (modifiziert nach Markowitsch, 2003b)

Prozedurales Gedächtnis

Das prozedurale Gedächtnis ermöglicht motorische Fähigkeiten und andere Routinetätigkeiten, die automatisiert ablaufen. Dazu gehören Fähigkeiten wie z.B. Auto- und Fahrradfahren, Eiskunstlaufen, Reiten, Skifahren oder Klavier spielen. Auch Konditionierungsprozesse und Regeln werden durch das prozedurale System gesteuert. Charakteristisch ist der automatisierte Ablauf der Handlungen. Bewusstes Nachdenken über einzelne Handlungsschritte behindert die Ausführung bestimmter Tätigkeiten eher als dass es diese fördert. So z.B. wenn ein Pianist bei einem Konzert bei jedem Pedaldruck überlegen würde, welche Einzelschritte er beim Drücken des Pedals vornimmt und wie die Koordination der Fuß- und Handbewegungen erfolgt.

Priming

Unter Priming (im Deutschen „Prägung“ oder „Bahnung“) versteht man die Fähigkeit, einen zuvor (unbewusst) wahrgenommenen Reiz bei einer nachfolgenden Darbietung schneller erkennen bzw. ähnliche Reize schneller identifizieren zu können. Bei einer weiteren Verarbeitung ist somit weniger Information über den Reiz notwendig (vgl. Abb. 6). Es wird auch Verhaltenssystem genannt. Auch das Priming System arbeitet automatisiert und ohne bewusste Reflexion.

Perzeptuelles Gedächtnis

Das perzeptuelle Gedächtnissystem befähigt uns, Objekte wie z.B. Gesichter durch semantisches Vorwissen im Sinne von Bekanntheits- und Ähnlichkeitsaspekten zu erkennen. Es steht für Familiaritäts- und Bekanntheitsurteile. Beim Wahrnehmen eines Reizes beurteilt das perzeptuelle Gedächtnis, ob der Reiz neu ist oder einem bereits bekannten Objekt ähnelt.

Semantisches Gedächtnis

Allport (1985) unterteilte das semantische Gedächtnis in verschiedene sensomotorische Komponenten wie z.B. visuelles, motorisches oder taktiles Wissen. Geprägt durch Tulvings Beschreibungen (Tulving, 1972, 1985, 1989) wird das semantische Gedächtnis, auch **Wissenssystem** genannt, als ein System verstanden, das Lernen und Erinnern von Faktenwissen und Ereignissen aus dem Weltgeschehen umfasst. Der Begriff „semantisch“ bezieht sich dabei nicht auf ein sprachlich verankertes System, sondern ist vielmehr historisch bedingt. Eine bessere Beschreibung des Inhaltes würde die Bezeichnung „Allgemeines Wissen über die Welt“ darstellen. Tulving (1989) schreibt dem semantischen Gedächtnis die Fähigkeit zu „wissen“ (*knowing*) zu, während für das episodische Gedächtnis die Fähigkeit zu „erinnern“ (*remembering*) charakteristisch ist. Das semantische Gedächtnis ermöglicht eine kognitive Verarbeitung des Weltgeschehens, die über die reine Wahrnehmung hinausgeht. Es hat sich aus räumlichem Denken und dem Wissen unserer menschlichen Vorfahren entwickelt (Tulving, 1995). Neben dem Wissen, welches wir uns im Laufe des Lebens z.B. durch Schulbildung aneignen, speichert das semantische Gedächtnis ebenfalls Fakten der eigenen Biographie, wie z.B. Name, Geburtsdatum oder Wohnort. Die Fakten der Biographie werden zum Teil auch als autobiographische Fakten bezeichnet und als Teil des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses verstanden (vgl. Kap. II 2.1). Das Faktenwissen wird ohne kontextuellen und emotionalen Bezug gespeichert. Ähnlich wie das episodische Gedächtnis umfasst auch das semantische Gedächtnis eine Bandbreite an Inhalten. So werden in Studien zum semantischen Gedächtnis neben Allgemeinwissen („Eine Orange ist gelb“; „Rom ist die Hauptstadt von Italien“) auch spezifischere Fakten aus dem Weltgeschehen, wie politische Ereignisse oder Erinnern von Berühmtheiten verwendet. Es wird darüber hinaus zunehmend die Auffassung vertreten, dass es sich beim semantischen Gedächtnis nicht um ein einheitliches, undifferenziertes System handelt, sondern es aus

II Theorie: Gedächtnis

verschiedenen Systemen zusammengesetzt ist, die funktionell und anatomisch getrennt arbeiten (vgl. Thompson-Schill, 2003). Unterschieden werden z.B. visuelle und verbale Darbietungsmodalitäten semantischer Gedächtnisinhalte (Bilder versus Wörter). Darüber hinaus werden visuell semantische Wissensmerkmale (Form, Farbe, Größe und Bewegung) von funktionellen Merkmalen (Wissen über Abläufe und Bewegungen) differenziert. Zudem speichert das semantische Gedächtnis Informationen auch kategorienspezifisch ab (Beispielkategorien: Tiere, Eigenschaftswörter, lebendige versus nicht lebendige Objekte). Besonders in den bildgebenden Studien werden die genannten Modalitäts-, Merkmal- und kategorienspezifischen Faktoren differentiell untersucht und weisen zum Teil spezifische, neuroanatomische Korrelate auf (vgl. Kap. II 1.5). Störungen des semantischen Gedächtnisses können z.B. im Rahmen der semantischen Demenz oder der Alzheimer Demenz auftreten, sowie nach fokalen Hirnschädigungen in bestimmten Regionen.

Episodisches Gedächtnis

Das episodische Gedächtnis umfasst Ereignisse der eigenen Biographie, die mit einem Raum- und Zeitkontext gespeichert werden (z.B. „Mein Urlaub mit meiner Schwester in Andalusien im Sommer 2004“). Eine Ausnahme bilden, wie bei der Beschreibung des semantischen Gedächtnisses bereits aufgeführt, die autobiographischen Fakten, welche kontextfrei gespeichert werden, d.h. die Informationen werden nicht bewusst in zeitlichen und räumlichen Situationen gespeichert. Wie in Abb. 5 illustriert, stellt das episodische Gedächtnis das hierarchisch höchste und komplexeste aller Langzeitgedächtnissysteme dar. Seine Inhalte sind autooetisch und emotional geprägt und immer an Bewusstsein und Selbstreflexion gekoppelt (Wheeler, Stuss & Tulving, 1997; Tulving, 2001, 2002, 2005). Erinnerungen an Erlebnisse der eigenen Biographie sind oft von mehreren Sinneserfahrungen begleitet, so z.B. von Gerüchen, Geschmacksempfindungen oder auditiven Eindrücken. Die Begriffe *episodisch* und *autobiographisch* werden in der Literatur häufig synonym verwendet. Eine Unterscheidung ist jedoch von Bedeutung, da z.B. das Lernen und Abrufen von Wortlisten auch als episodischer Gedächtnisinhalt verstanden wird, ohne mit unserer Biographie zusammenzuhängen. In der vorliegenden Arbeit wird gemäß Tulvings rezenterer Beschreibungen des episodischen Gedächtnisses der Ausdruck *episodisch-autobiographisches Gedächtnis* oder *autobiographisch* verwendet, um zu verdeutlichen, dass es sich um Erlebnisse der Autobiographie handelt und nicht etwa um

II Theorie: Gedächtnis

Wortlisten. Eine detailliertere Beschreibung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses, sowie nähere Ausführungen zu verschiedenen Bezeichnungen dieses Gedächtnissystems erfolgen im Kapitel II 2.1.1.

Für das genaue Verständnis der Funktionsweise der fünf LZG- Systeme ist Tulvings **SPI-Modell** (Tulving, 1995, 2001) von Relevanz. Das Modell erklärt die Verarbeitung der Informationen von der Einspeicherung bis hin zum Abruf und beschreibt die Zusammenhänge der einzelnen Gedächtnissysteme. Es basiert auf der Annahme, dass die hierarchisch geordneten LZG-Systeme nicht ganz unabhängig voneinander funktionieren. In Abb. 7 ist das Modell illustriert und wird im Folgenden näher erläutert.

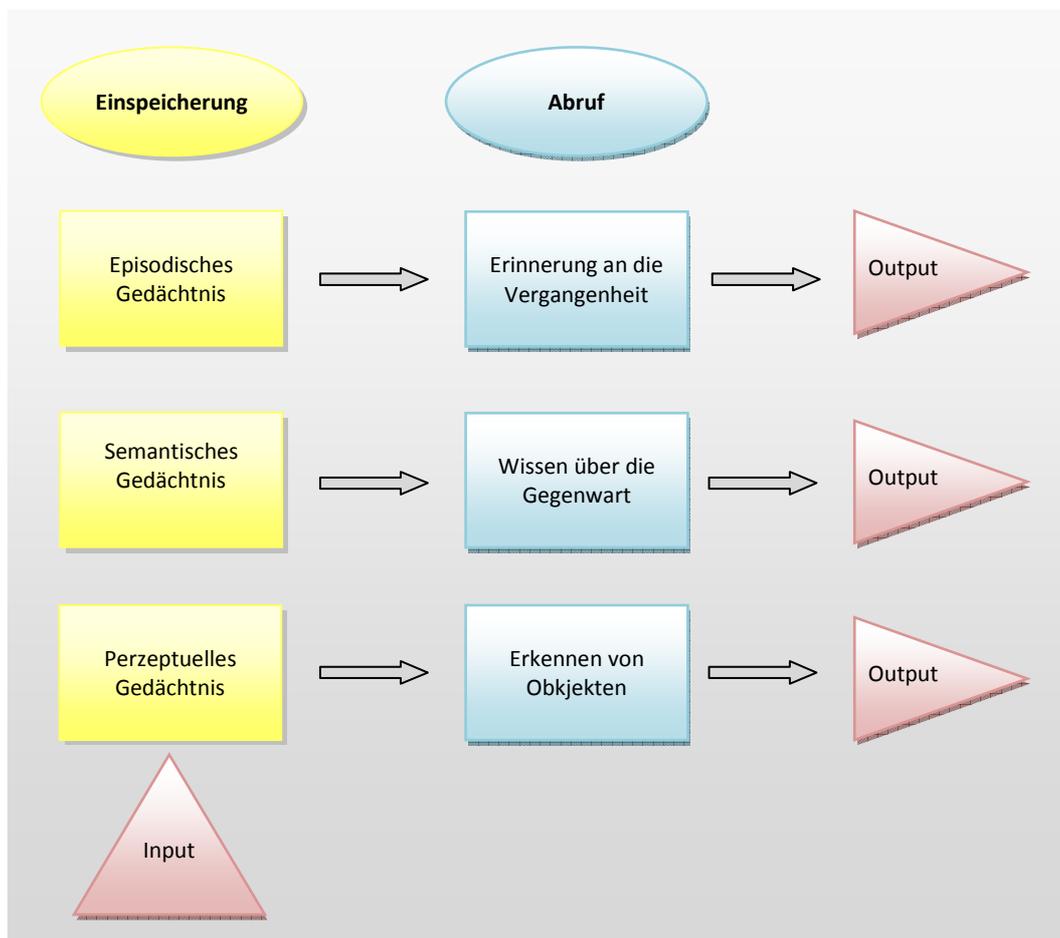


Abb. 7: SPI-Modell (seriell, parallel und unabhängig) der Gedächtnisverarbeitung (modifiziert nach Tulving, 1995).

Das SPI-Modell impliziert eine **serielle (S)** Einspeicherung von Informationen in hierarchischer Anordnung (vgl. Abb. 7). Eine Information, die z.B. in das an der Spitze der

II Theorie: Gedächtnis

Hierarchie stehende episodische Gedächtnis enkodiert werden soll, muss demnach vom perzeptuellen bis zum semantischen Gedächtnissystem alle Gedächtnissysteme erfolgreich durchlaufen haben. Durch diese Annahme wird auch deutlich, warum das episodische Gedächtnis das komplexeste und stör anfälligste aller LZG-Systeme ist. Im semantischen Gedächtnis kann die Information hingegen unabhängig vom episodischen Gedächtnis enkodiert werden, da es hierarchisch unter ihm liegt. Die Information kann somit entweder in das gerade angekommene System abgelagert werden oder kann zum nächst höher liegenden System weiterlaufen. Die Ablagerung von Informationen erfolgt **parallel (P)** in unterschiedlichen Gedächtnissystemen, d.h. eine Ablagerung des Inputs kann in allen Systemen erfolgen, die bei der Enkodierung durchlaufen wurden. Unterschiedliche Aspekte des eingehenden Inputs können in verschiedenen Systemen gespeichert werden. Ein Ereignis kann differenzierte und vielfältige Merkmale im Gedächtnisspeicher hinterlassen. Der Abruf der Informationen geschieht schließlich **unabhängig (independent) (I)** von der Einspeicherung. Gespeicherte und abgelagerte Informationen können aus allen Systemen unabhängig vom ursprünglichen Speicherort abgerufen werden (vgl. Abb. 7). Die weiter unten angeordneten Gedächtnisarten können ohne die komplexeren Gedächtnisarten funktionieren, so z.B. das perzeptuelle Gedächtnis unabhängig vom episodischen Gedächtnis. Dies zeigt sich z.B. bei anderen Lebewesen, die lediglich Gedächtnisarten aus den unteren Hierarchie-Ebenen besitzen und verwenden. Das Hierarchie-Modell von Tulving findet auch Bestätigung durch die späte Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses bei Kindern. Es entwickelt sich als letztes System ca. ab dem 3. Lebensjahr, während die anderen Gedächtnisformen bereits sehr früh ausgebildet sind (Nelson, 1993; Perner und Ruffman, 1995; Wheeler et al., 1997). Ebenso belegen Patienten mit selektiven Defiziten im autobiographischen Gedächtnisbereich und intakten semantischen Gedächtnisfähigkeiten den hierarchischen Aufbau der LZG-Systeme. Das SPI-Modell sagt aufgrund der Annahme eines unabhängigen Abrufs eine beidseitige Dissoziation im Falle einer retrograden Amnesie voraus. Sowohl das semantische als auch das episodische Gedächtnis können selektiv oder auch gemeinsam beeinträchtigt sein (Markowitsch, 1995; Vargha-Khadem et al., 1997; Tulving, 2001). Gemäß dem SPI-Modell kann im Falle einer anterograden Amnesie ein selektiver Ausfall nur für das episodische Gedächtnis vorliegen. Eine selektive anterograde Amnesie im semantischen Gedächtnis kann nicht auftreten, denn wenn die Informationsspeicherung neuer Inhalte in diesem System nicht mehr erfolgen kann, so ist die

II Theorie: Gedächtnis

Enkodierung auch im hierarchisch höher angeordneten episodischen System defizitär. Eine anterograde Amnesie im semantischen Gedächtnis geht nach Tulvings Modell folglich immer mit einer anterograden Amnesie im episodischen Gedächtnissystem einher.

Nach Tulvings Ansicht sind bis auf das episodisch-autobiographische Gedächtnis die anderen vier Systeme auch bei Tieren existent. Die fünf Gedächtnissysteme unterscheidet Tulving neben der hierarchischen Differenzierung ebenfalls auf der Bewusstseinssebene: Prozesse des prozeduralen Gedächtnisses und des Priming Systems laufen unbewusst (**anoetisch**) ab und sind in der Regel schwer verbalisierbar, beim perzeptuellen und semantischen Gedächtnis hingegen handelt es sich um **noetische** Abläufe, bei denen der Abruf bewusst geschieht, jedoch ohne, dass ein Selbstbezug hergestellt werden muss. Das episodische Gedächtnis arbeitet schließlich als einziges der LZG-Systeme **autonoetisch**, da es einer bewussten Selbstreflexion bedarf. Jedes LZG-System involviert unterschiedliche, neuroanatomische Areale. Darauf wird im nächsten Abschnitt im Rahmen der prozessbasierten Einteilung von Gedächtnis detaillierter eingegangen.

Die beiden beschriebenen LZG-Modelle von Tulving und Squire unterscheiden sich vor allem darin, dass Squire keinen hierarchischen Aufbau der Gedächtnissysteme vorsieht und das deklarative Gedächtnis sich somit auf derselben Ebene befindet wie das non-deklarative Gedächtnis. Außerdem ordnet Squire das episodische und semantische Gedächtnissystem einer Kategorie zu, nämlich dem deklarativen System und sieht beide Systeme neuroanatomisch ähnlich verankert. Die episodische Komponente des deklarativen Systems (*Remember*-Komponente) benötigt im Gegensatz zum semantischen Gedächtnis zwar zusätzlich den Frontallappen (Knowlton und Squire, 1995), beide Systeme funktionieren aber auf ähnliche Weise und hängen vor allem von hippocampalen Strukturen ab (vgl. Kap. II 1.5 und 2.5). Des Weiteren geht Squire anders als Tulving nicht von einem dem Menschen eigenen episodischen Gedächtnis aus und setzt das bewusste Rückkoppeln von Erinnerungen an die eigene Person nicht als Merkmal des episodischen Gedächtnisses voraus (vgl. Kap. II 2.1.2). Im nächsten Kapitel wird die dritte Klassifikationsmöglichkeit von Gedächtnis vorgestellt, die eine Einteilung in drei verschiedene Verarbeitungsschritte vorsieht.

1.4 Prozessbasierte Klassifikation des Gedächtnisses

Das Gedächtnis lässt sich allgemein in drei Verarbeitungsprozesse unterteilen: Enkodierung/Konsolidierung, Ablagerung und Abruf. Informationen werden zunächst über die Sinnessysteme wahrgenommen und anschließend weiterverarbeitet. Semantische und episodische Gedächtnisinhalte gelangen über die Sinnessysteme in das Kurzzeit-, oder Arbeitsgedächtnis und weiter in limbische Strukturen, wo sie dann mit bestehenden oder vorherigen Informationen in Verbindung gesetzt werden, tiefer verarbeitet (konsolidiert) und in das Langzeitgedächtnis übertragen werden (Eichenbaum, 2001a). Dadurch erfolgt die Ablagerung einer Gedächtnisspur. Aus dem Langzeitgedächtnis können die Inhalte schließlich jederzeit abgerufen werden. Die Verarbeitungsprozesse der Einspeicherung, Ablagerung und des Abrufes basieren häufig auf einem Netzwerk interagierender Hirnstrukturen und weniger auf der Funktion eines einzelnen Areals. Während früher dem Einspeichern und Abrufen dieselben Gehirnregionen zugeschrieben wurden, werden diesen beiden Prozessen heute zumindest für das semantische und episodische Gedächtnissystem unterschiedliche neuronale Korrelate zugeordnet. Belege dafür stammen z.B. von Patienten mit Abrufschwierigkeiten im Altgedächtnisbereich bei intakten Neugedächtnisfähigkeiten (Calabrese et al., 1996; Markowitsch et al., 1999a; Stracciari, Mattarozzi, Fonti & Guarino, 2005; Anterion, Mazzola, Foyatier-Michel & Laurent, 2008). Durch die funktionelle Bildgebung konnten zunehmend zahlreiche neuroanatomische Korrelate von Gedächtnis entdeckt werden (Überblick vgl. Cabeza und Nyberg, 2000; Reinhold, Kühnel, Brand & Markowitsch, 2006). In den folgenden Abschnitten werden die Prozesse der Enkodierung, Ablagerung und des Abrufes, sowie zelluläre Grundlagen der Langzeitpotenzierung und die beteiligten neuroanatomischen Strukturen näher erläutert. Die folgende Abbildung 8 liefert vorab eine überblicksartige Zusammenstellung der bei den verschiedenen Gedächtnisprozessen involvierten Gehirnareale, sortiert nach Art des Langzeitgedächtnisses.

II Theorie: Gedächtnis

	Enkodierung	Ablagerung	Abruf
Episodisches Gedächtnis	Limbisches System (stark), PFC	Limbische Strukturen, Cerebraler Cortex (v.a. Assoziations-areale)	Temporofrontaler Cortex (rechts/bilateral), limbische Strukturen
Semantisches Gedächtnis	Limbisches System, PFC	Limbische Strukturen (gering), Cerebraler Cortex (v.a. Assoziationsareale)	Temporofrontaler Cortex (links)
Perzeptuelles Gedächtnis	Cerebraler Cortex (uni- und polymodale Regionen)	Cerebraler Cortex (uni- und polymodale Regionen)	Cerebraler Cortex (uni- und polymodale Regionen)
Prozedurales Gedächtnis	Basalganglien, Cerebellum, prämotorische Areale	Basalganglien, Cerebellum, prämotorische Areale	Basalganglien, Cerebellum, prämotorische Areale
Priming	Cerebraler Cortex (uni- und polymodale Regionen)	Cerebraler Cortex (uni- und polymodale Regionen)	Cerebraler Cortex (uni- und polymodale Regionen)

Abb. 8: Zusammenschau gedächtnisrelevanter Strukturen sortiert nach den prozessbasierten Schritten *Enkodierung, Ablagerung und Abruf* (modifiziert nach Pritzel, Brand & Markowitsch, 2003, S. 426)

1.4.1 Enkodierung und Konsolidierung

Die Einspeicherung verschiedener Informationen gilt als zeitlich begrenzter Prozess. Dabei können gleiche oder sich ähnelnde Informationen auch wiederholt und zu verschiedenen Zeitpunkten eingespeichert werden. Die Konsolidierung stellt eine tiefere Enkodierung der Information dar und dient der Stabilisierung sowie Erweiterung der Informationsspeicherung und des neuronalen Netzwerks. Über die Zeitspanne der Konsolidierung herrscht unterschiedliches Verständnis. Einige Autoren gehen von einer zeitlich begrenzten Konsolidierungsphase aus (McGaugh, 2000), die eine Erweiterung der Enkodierung darstellt, andere Autoren verstehen es als einen von der Einspeicherung losgelösten Prozess, dessen Abwicklung sich über einen längeren Zeitraum erstreckt (Markowitsch, 1999b). Generell scheint eine Einordnung der Konsolidierung im Rahmen von Stunden bis maximal Tagen angemessen. Die Dauer der Konsolidierung hängt auch von der Art der Information ab, da beispielsweise sehr emotionale Reize besonders schnell im Langzeitgedächtnis abgelagert werden, so dass die Konsolidierung wesentlich schneller abläuft als z.B. bei neutralen oder kognitiv komplexen Informationen. Darüber hinaus sind Schlafphasen für die

II Theorie: Gedächtnis

Gedächtniskonsolidierung sehr wesentlich, vor allem Tiefschlafphasen, da der Hippocampus nachts die tagsüber kurzfristig eingespeicherten Informationen an neocorticale Regionen weiter gibt (Markowitsch, 2002). Für das Verständnis von Gedächtnisprozessen ist das Prinzip der Langzeitpotenzierung (LTP) (*long-term potentiation*) von Bedeutung, welches synaptische Plastizität verkörpert. Unter Plastizität im neuronalen Sinne versteht man die Veränderbarkeit von Gehirngewebe im Zusammenspiel mit Umweltfaktoren und Prozessen der neuronalen Reifung. Nach der Hebb'schen Konsolidierungstheorie (Hebb, 1949) wird postuliert, dass durch wiederholte Aktivität von Nervenzellen Veränderungen der Struktur von Neuronen auftreten und neue Verbindungen gebildet werden können, welche die Übertragung zwischen den Zellen verbessern. Inhalte vom KZG können durch kreisende Nervenzellaktivität ins LZG übertragen werden. Durch die verstärkten Verbindungen zwischen den Neuronen können auch mit zeitlichem Abstand bereits zuvor aufgetretene Nervenzelleninteraktionen wieder aktiviert werden. Neben der Stärkung von stabilen Verbindungen (LTP) können schwache Verbindungen aufgelöst werden (Langzeitdepression, LTD). Wichtig für das Verständnis solcher neuronalen Plastizitätsprozesse ist, dass durch die permanente Erregung von Nervenzellen eine Erhöhung der Calcium-Konzentration stattfindet. Dadurch werden wiederum zahlreiche biochemische Prozesse angestoßen, die ihrerseits zur Bildung sekundärer Botenstoffe führen. Die sekundären Botenstoffe können sich im Zellkern verteilen und somit zu Veränderungen der Zelle führen. Entscheidend für die LTP sind N-Methyl-D-Aspartat-Rezeptoren (NMDA-Rezeptoren) des glutaminergen Systems, da sie Calciumionen besonders gut leiten und durchlässig für Natrium, Calcium- und Kaliumionen sind. NMDA-Rezeptoren finden sich gehäuft im Hippocampus und können hier die LTP besonders gut veranlassen. Die Langzeitpotenzierung konnte auch am besten in der CA1-Region des Hippocampus nachgewiesen werden. Deshalb wird dieser Gehirnstruktur auch eine entscheidende Rolle bei Lern- und Gedächtnisprozessen beigemessen. Aber auch in anderen Gehirngebieten finden sich NMDA-Rezeptoren, somit ist auch außerhalb des Hippocampus, z.B. in corticalen Regionen Plastizität und damit Gedächtnisbildung möglich.

Die Enkodierung beansprucht allgemein verschiedene Strukturen (Tulving, Markowitsch, Kapur, Habib & Houle, 1994c). Für das Einspeichern und Konsolidieren von Informationen in das prozedurale Gedächtnis sind die Basalganglien sowie das Cerebellum verantwortlich (Markowitsch, 1999b). Darüber hinaus spielen prämotorische Areale eine Rolle (vgl. Abb. 8). Die genannten Strukturen repräsentieren einerseits die motorischen Komponenten

II Theorie: Gedächtnis

prozeduraler Gedächtnisinhalte (z.B. Bewegen der Pedale beim Autofahren), andererseits die kognitiven Aspekte wie das „Durchdenken“ der Handlungsabläufe oder -reihenfolge. Für die Kontrolle der Reihenfolge und einzelner Handlungsschritte scheinen außerdem präfrontale Regionen verantwortlich zu sein. Das Einspeichern von Informationen in das Priming- und das perzeptuelle Gedächtnis erfolgt über uni- und polymodale Bereiche des Cortex (Buckner und Koutstaal, 1998). Beim Priming sind jedoch je nach Modalität der Aufgabe unterschiedliche Regionen beteiligt (Buckner, Koutstaal, Schacter & Rosen, 2000). Bei semantischen Primingaufgaben ist der präfrontale Cortex von Bedeutung und dient der Organisation der Reize, bei stärker visuell orientierten Aufgaben kommen eher visuelle Regionen in Betracht. Im Gegensatz zum perzeptuellen Gedächtnis kann es beim Enkodieren ins Priming-System auch zur Beteiligung von subcorticalen Arealen kommen. Bei den perzeptuellen Gedächtnisinhalten bleibt die Einspeicherung auf Neocortexebene. Episodische Inhalte und Wissensinformation werden über Flaschenhalsstrukturen des limbischen Systems enkodiert und konsolidiert. Innerhalb des limbischen Systems spielen zwei distinkte, aber dennoch miteinander interagierende Schaltkreise eine zentrale Rolle: Der Papez'sche Schaltkreis (auch als medial limbischer Kreis bezeichnet) und der amygdaloide Schaltkreis (oder basolateral-limbischer Schaltkreis genannt). Die folgenden Abbildungen veranschaulichen die beteiligten Strukturen beider Schaltkreise.

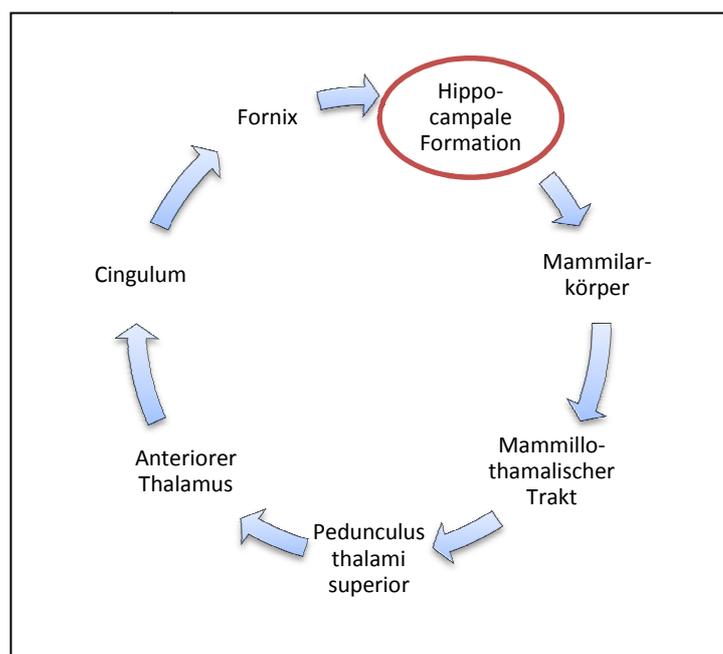


Abb. 9a: Papez'scher Schaltkreis (Papez, 1937; modifiziert nach Pritzel et al., 2003)

II Theorie: Gedächtnis

Wie Abbildung 9a illustriert, verläuft der **Papez'sche Schaltkreis** (Papez, 1937) von der hippocampalen Formation über die Mammilarkörpern, die über den mammillothalamischen Trakt zum anterioren Thalamus projizieren und schließlich weiter zum Cingulum reichen. Von dort verläuft die Verknüpfung wieder über Fornix zurück in den Hippocampus. Während Papez davon ausging, dass die Gehirnstrukturen seines Schaltkreises ausschließlich bei der Verarbeitung von emotionalen Informationen beteiligt seien, wird heute die Ansicht vertreten, dass dieser Schaltkreis nicht nur bei emotionalen Inhalten, sondern auch bei der Einspeicherung anderer episodischer und semantischer Inhalte beteiligt ist und eine allgemeine Funktion bei der Übertragung von Informationen ins Langzeitgedächtnis hat.

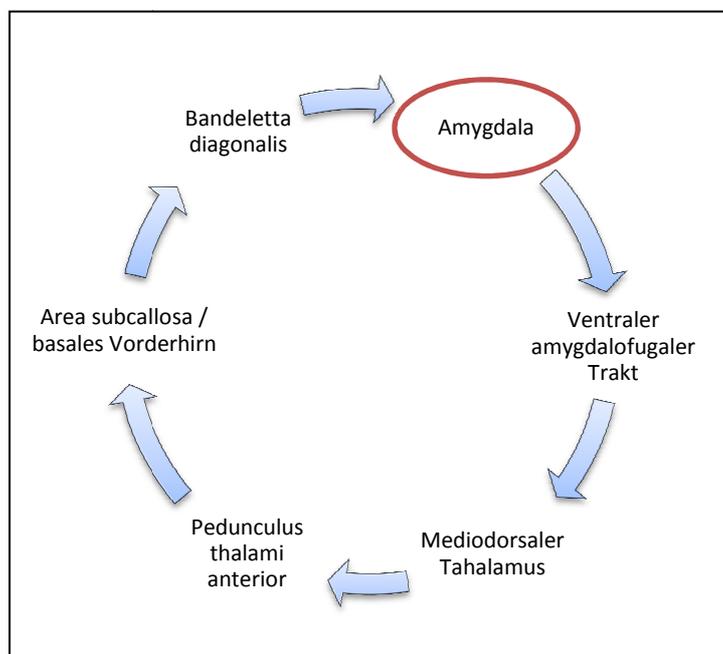


Abb. 9b: Amygdaloider Schaltkreis (Markowitsch, 2000; modifiziert nach Pritzel et al., 2003)

Der **amygdaloide Schaltkreis** (vgl. Abb. 9b) ist bei der Enkodierung und Konsolidierung episodischer Gedächtnisinhalte, v.a. emotionaler Erinnerungen maßgeblich (Markowitsch et al., 2000). Er umfasst Verknüpfungen von der Amygdala, über den ventralen amygdalofugalen Trakt zu den mediodorsalen Thalamuskernen. Von dort aus verlaufen über den Pedunculus thalami anterior Projektionen zum basalen Vorderhirn (Area subcallosa) und über die Bandeletta diagonalis zurück zur Amygdala. Die verschiedenen Strukturen des limbischen Systems sind je nach Gedächtnissystem unterschiedlich stark involviert, so spielt z.B. bei episodischen Inhalten der Hippocampus, das Stirnhirn und die basolateral limbische

II Theorie: Gedächtnis

Schleife eine größere Rolle als bei semantischen Gedächtnisinhalten. Durch frühe Beobachtungen an amnestischen Patienten mit Läsionen im medialen Temporallappen, die Defizite beim Erlernen neuen Faktenwissens aufwiesen, wurde erstmalig die Bedeutung dieses Gehirnbereiches ebenfalls für semantische Gedächtnisinhalte beschrieben (Milner, 1959). Vor allem seit dem in Kapitel I 1.1 zitierten Patientenfall H.M. (Scoville und Milner, 1957; Markowitsch, 1985) wird dem Hippocampus bzw. der hippocampalen Formation, welche mit anderen Strukturen verzweigt ist, eine wichtige Funktion beim Erwerb neuer Informationen beigemessen (Reed und Squire, 1998; Verfaellie, Koseff & Alexander, 2000; Manns, Hopkins & Squire, 2003). Bei H.M. entwickelte sich nach der Resektion der bilateralen medialen Temporallappen eine anhaltende anterograde Amnesie. Seine Defizite bei der Einspeicherung neuer Informationen waren sehr ausgeprägt, während er dennoch in der Lage war, Erinnerungen aus dem Altgedächtnis abzurufen. Der Hippocampus wird auch für die Konsolidierung als sehr bedeutsam erachtet. Einige Autoren unterscheiden beim Enkodieren die Beteiligung des anterioren und posterioren Hippocampus. So postulieren Lepage, Habib und Tulving (1998) in ihrem **HIPER Modell** (*Hippocampal encoding retrieval model*), dass der vordere Teil des Hippocampus an der Enkodierung episodischer Gedächtnisinhalte beteiligt ist, der posteriore hingegen beim Abruf episodischer Information (vgl. auch Dolan und Fletcher, 1999). Weniger eindeutige Befunde finden Schacter und Wagner (1999) in ihrer Meta-Analyse über fMRT- und PET-Studien: Beide Studienarten zeigen unterschiedliche Ergebnisse was die anteriore und posteriore Beteiligung des Hippocampus betrifft. PET-Studien zu Einspeicherungsprozessen belegten sowohl anteriore als auch posteriore mediale Temporallappenaktivierungen. Insgesamt wurde in PET-Studien häufiger eine anteriore mediale Temporallappenaktivität gefunden als in fMRT-Studien, so die Folgerung der Autoren. In ihrer eigenen PET-Studie fanden Schacter et al. (1996), dass Enkodierung und Abruf episodischer Inhalte die gleichen Regionen des medialen Temporallappens aktivierten und beide Prozesse eine etwas stärkere Aktivierung im anterioren Teil aufwiesen. Ein direkter Vergleich zwischen episodischen Enkodierungs- und Abrufprozessen erbrachte eine stärkere Beteiligung des posterioren medialen Temporallappens beim Enkodieren. Aus den vorgestellten Befunden wird deutlich, dass über die Aufteilung des Hippocampus bei der Enkodierung noch keine homogene Erkenntnislage herrscht. Gesicherter scheint die Annahme, dass der Hippocampus weitaus stärker bei der Enkodierung episodischer als semantischer Inhalte eine Rolle spielt (Vargha-Khadem et al.,

II Theorie: Gedächtnis

1997). Nach Eichenbaum (2001b) stellt der Hippocampus bei der Einspeicherung persönlicher Erfahrungen einen Bezug zu anderen Erfahrungen her und bettet neue Informationen in ein bestehendes, flexibles System ein. Zahlreiche Studien und neuere Patientenfälle weisen darauf hin, dass sich nicht nur Läsionen im Hippocampus, sondern vor allem Ausdehnungen in den medialen Temporallappen sowie Läsionen in Bereichen außerhalb des medialen Temporallappen massiver auf die Neugedächtnisbildung auswirken können (Kitchener, Hodges & McCarthy, 1998; Westmacott und Moscovitch, 2001; Bayley, Hopkins & Squire, 2006; Bayley, O'Reilly, Curran & Squire, 2008). So wird dem präfrontalen Cortex zunehmend eine wichtige Rolle bei der Enkodierung und Konsolidierung beigemessen (Buckner und Koutstaal, 1998; Wagner et al., 1998). Dabei zeigen zahlreiche Studien, dass vor allem der linke präfrontale Cortex relevant ist (Tulving, Kapur, Craik, Moscovitch & Houle, 1994a; Nyberg et al., 1996; Buckner und Koutstaal, 1998; Fletcher und Henson, 2001). Tulving et al. (1994b) postulieren in ihrem **HERA-Modell** (*Hemispheric- Encoding-Retrieval-Asymmetry*), dass der linke präfrontale Cortex bei der Enkodierung episodischer und semantischer Gedächtnisinhalte stärker involviert sei als der rechte. Das ursprüngliche HERA-Modell basierte auf Untersuchungen mit verbalen Stimuli, daher konnte es keine Aussagen für andersartiges Informationsmaterial treffen. Andere Studienergebnisse zeigen, dass die Lateralität der präfrontalen Cortexaktivierung bei der Enkodierung jedoch materialspezifisch ist und je nach Material auch der rechte präfrontale Cortex beteiligt sein kann (Wagner et al., 1998). So weisen Studien, die verbale Enkodierung untersuchen (z.B. anhand von Wörtern) eine Prädominanz des linken präfrontalen Cortex auf (Kapur et al., 1994), während bei visuellen Stimuli stärker die rechte Hemisphäre aktiviert wird (Frey und Petrides, 2000, 2002). Dementsprechend haben Tulving und Kollegen das HERA-Modell auch für non-verbales Material erweitert (Habib, Nyberg & Tulving, 2003). Funktionell verwaltet der präfrontale Cortex beim Enkodieren und Konsolidieren im Wesentlichen die Organisation und Strukturierung ankommender Informationen. Des Weiteren spielen die Amygdala und das basale Vorderhirn eine Rolle beim Einspeichern. Die Amygdala ist vor allem bei der Enkodierung von emotionalem Informationsgehalt bedeutsam (Zald, 2003) und bildgebende Studien belegen die Rolle der Amygdala bei affektiven Gedächtnisprozessen (Cahill, 2000). Auch bei der Konsolidierung ist die Amygdala von Bedeutung und v.a. bei hierin ablaufenden hormonellen Prozessen (McGaugh, 2002; McGaugh, McIntyre & Power, 2002; McGaugh und Roozendaal, 2002). Darüber hinaus wird das basale Vorderhirn, bestehend aus mehreren

II Theorie: Gedächtnis

Strukturen wie z.B. Nucleus accumbens oder den septalen Kernen, für die Bewertung eingehender Informationen bei der Enkodierung als wichtig erachtet. Auch neurochemische Prozesse innerhalb des basalen Vorderhirns, v.a. die Verwendung von Acetylcholin, sind für Enkodierungsprozesse bedeutsam (vgl. Pritzel et al., 2003, S. 424). Störungen des Neugedächtnisses treten z.B. nach einer Ruptur der anterioren Arteria communicans auf. Schließlich spielen diencephale Strukturen wie Mamillarkörper und Thalamuskern eine Rolle bei der Einspeicherung (vgl. o.g. Schaltkreise in Abb. 9). Über die genaue Bedeutung der Thalamuskern herrscht jedoch keine homogene Befundlage, ebenso verhält es sich mit der Rolle des Gyrus cinguli. Letztere Struktur ist im Verhältnis zu den anderen beschriebenen Hirnbereichen beim Enkodieren eher von geringerer Relevanz. Im nächsten Abschnitt erfolgt die Darstellung neuroanatomischer Strukturen beim Ablagerungsprozess.

1.4.2 Ablagerung

Die Ablagerung von Informationen geschieht auf cerebraler Cortexebene. Vor allem Assoziationscortices und polymodale Cortexgebiete sind für die längerfristige Speicherung entscheidend. Dabei findet eine netzwerkartige Ablagerung statt. Schädigungen im Bereich des Assoziationscortex können zu Verlusten von zuvor gespeicherten Gedächtnisspuren führen. Dies ist beispielsweise bei dementiellen Erkrankungen der Fall (Desgranges et al., 1998; Desgranges et al., 2002). Nach Kandel (2001; 2004) können durch Veränderungen der synaptischen Verbindungen zwischen den Nervenzellen Gedächtnisinhalte repräsentiert werden. Diese langfristigen Veränderungen führen zu so genannten **Engrammen**, die überdauernde Gedächtnisspuren darstellen. Ein Engramm wird umso stärker und überdauernder, je stärker die synaptischen Verbindungen zwischen den Neuronen sind. Für die Ablagerung von prozeduralen Gedächtnisinhalten, Priming- und perzeptuellen Gedächtnisinhalten werden dieselben Areale wie bei der Einspeicherung verwendet (vgl. Abb. 8). Informationen des prozeduralen Gedächtnisses werden vornehmlich im Kleinhirn und Cerebellum abgelagert, während Informationen des Priming und perzeptuellen Systems in Bereichen des uni- und polymodalen Cortex (primärer- und Assoziationscortex) abgelagert werden. Episodische Gedächtnisinhalte können zusätzlich noch in limbischen Regionen, v.a. dem Hippocampus abgelagert sein (Markowitsch 1999a, 2003). Darüber hinaus werden bei der Ablagerung von episodischen und semantischen Informationen die Hemisphären unterschiedlich stark in Anspruch genommen. Die Ablagerung episodischer

Gedächtnisinhalte involviert stärker die rechte Hirnhälfte, die Inhalte des semantischen Gedächtnissystems werden hingegen eher linkshemisphärisch abgelagert. Die Lateralisierung bleibt auch beim Abruf dieser beiden Gedächtnisinhalte erhalten. Dies wird im nächsten Abschnitt näher dargestellt.

1.4.3 Abruf

Der Abruf stellt die letzte der drei prozessbasierten Gedächtniskomponenten dar und beansprucht v.a. bei episodischen und semantischen Gedächtnisinhalten ein Netzwerk verschiedener Hirnstrukturen. Bei jedem erneuten Abruf einer Information erfolgt gleichzeitig eine Re-Enkodierung, die zu einer Veränderung der ursprünglichen Inhalte führt (Tulving, 2001). Der Begriff **Ekphorie** beschreibt das Phänomen, dass der Abruf mit den Reizbedingungen, dem inneren Befinden und der bereits abgespeicherten Information zusammenhängt. Es ist daher schwierig, bei der Erforschung der neuroanatomischen Grundlagen der Abrufprozesse den Einfluss von Einspeicherungsprozessen zu kontrollieren und diese beiden Prozesse deutlich zu trennen. Der Abruf von Inhalten aus dem perzeptuellen, prozeduralen und Priming Gedächtnissystem wird über dieselben Strukturen, die bei den jeweiligen Enkodierungs- und Ablagerungsprozessen involviert sind, gesteuert (vgl. Abb. 8). Beim Abruf semantischer und autobiographischer Gedächtnisinhalte sind vorrangig präfrontale und medial temporale Regionen involviert (Kroll, Markowitsch, Knight & von Cramon, 1997; Buckner, Koutstaal, Schacter, Wagner & Rosen, 1998; Wiggs, Weisberg & Martin, 1999; Markowitsch et al., 2000; Noppeney und Price, 2002; Thompson-Schill, 2003; Douville et al., 2005; Burianova und Grady, 2007). Die präfrontalen Strukturen steuern vor allem die Auswahl von Informationen bei verschiedenen Alternativmöglichkeiten sowie die Initiierung wichtiger Netzwerke. Demgegenüber koordinieren die temporopolen Regionen den Zugang zu Informationseinheiten, die im Assoziationscortex enkodiert werden. Bei kombinierten Schädigungen von präfrontalen und temporalen Regionen tritt eine schwere, persistierende retrograde Amnesie auf, hingegen führen Läsionen in nur einer der genannten Regionen in der Regel zu weniger schweren Amnesien (Markowitsch, 2000). Tulving et al. (1994a) postulieren im Rahmen ihres HERA-Modells, dass beim Abruf anders als beim Enkodieren episodischer und semantischer Informationen Lateralitätsunterschiede vorliegen: Beim Abruf von episodischen Informationen sind stärker rechtshemisphärische temporofrontale Regionen involviert, wohingegen beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte vorwiegend linkshemisphärische, temporofrontale Aktivierungen

II Theorie: Gedächtnis

dominieren. Im Falle einer Läsion im rechten temporofrontalen Netzwerk kommt es dementsprechend vorwiegend zu einer retrograden Amnesie für episodische Inhalte, eine retrograde Amnesie für semantische Gedächtnisinformationen hingegen entsteht, wenn eine linke temporofrontale Schädigung vorliegt. Einige Studien liefern Belege dafür, dass mediale Temporallappenstrukturen (insbesondere der Hippocampus) und diencephale, thalamische Strukturen für den Abruf aus dem semantischen *und* episodischen Gedächtnissystem von zentraler Bedeutung sind und frontale Regionen zusätzlich spezifisch für episodische Inhalte notwendig sind (Shimamura und Squire, 1987; Tulving, 1989; Knowlton und Squire, 1995; Kroll et al., 1997; Squire und Zola, 1998; Manns et al., 2003; Burianova und Grady, 2007). Andere Befunde sprechen hingegen gegen eine relevante Beteiligung medial temporaler, hippocampaler Strukturen beim Abruf semantischer Erinnerungen (Vargha-Khadem et al., 1997; Steinorth, Levine & Corkin, 2005) und sehen gerade in dieser Region eine Differenzierungsmöglichkeit zwischen semantischem und episodischem Gedächtnis. In einem Review über 147 Patientenfälle mit hippocampaler Amnesie (Spiers, Maguire & Burgess, 2001) wurde zusammenfassend dargestellt, dass die Gedächtnisdefizite nach hippocampaler Amnesie zwar sehr unterschiedlich ausgeprägt sein können, dennoch nach bilateralen Hippocampuschädigungen nahezu alle Patienten schwere Beeinträchtigungen im episodischen Gedächtnisabruf aufwiesen. Episodische Erinnerungen sind demnach stärker als andere Gedächtnisinhalte durch hippocampale Schädigungen betroffen. Defizite des semantischen Gedächtnisses nach hippocampalen Schäden konnten die Autoren in ihrem Review nicht eindeutig belegen (Spiers et al., 2001). Die Frage zu welchen Anteilen und unter welchen Bedingungen der mediale Temporallappen, der präfrontale Cortex und auch andere limbische Regionen beim Abruf semantischer und autobiographischer Inhalte beteiligt sind, wird in zahlreichen Forschungsstudien kontrovers diskutiert. Im folgenden Abschnitt erfolgt eine zusammenfassende Darstellung neuronaler Substrate des semantischen Gedächtnisabrufs, da das semantische Gedächtnis im Rahmen der vorliegenden Arbeit als Kontrollbedingung verwendet wurde. In Kap. II 2.5 werden dann die neuronalen Abrufkorrelate des autobiographischen Gedächtnisses detailliert dargestellt. Es werden überwiegend Befunde aus fMRT-Studien beschrieben, handelt es sich um PET-Studien so wird dies explizit erwähnt.

1.5 Neuronale Korrelate des semantischen Gedächtnisabrufs

Zunehmend wird die Ansicht vertreten, dass das semantische Gedächtnis kein einheitliches, undifferenziertes System darstellt, sondern eine Ansammlung mehrerer Systeme, die funktionell und anatomisch spezifisch sind (vgl. Thompson-Schill, 2003). Beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte werden vorwiegend linksseitige, präfrontale und temporale Cortexareale aktiviert (Tulving, 1972; Markowitsch et al., 1999a; Wiggs et al., 1999; Cabeza und Nyberg, 2000; Mayes und Montaldi, 2001; Graham, Lee, Brett & Patterson, 2003; Thompson-Schill, 2003; Bernard et al., 2004; Levine et al., 2004). Graham et al. (2003) fanden beispielsweise in einer PET-Studie mit gesunden Probanden, dass der Abruf von Fakten aus dem semantischen Gedächtnis im Vergleich zum autobiographischen Abruf stärker linksseitige temporale und präfrontale Regionen involviert. Ebenso konnten Markowitsch et al. (1999a) bei einem Patienten mit linkshemisphärischen Schädigungen in inferior lateral präfrontalen sowie lateral temporalen Regionen eine retrograde Amnesie für berühmte Ereignisse des Weltgeschehens bei intaktem autobiographischen Gedächtnisabruf feststellen. In einigen Studien konnten über das frontotemporale Netzwerk hinausgehende Aktivierungen im Bereich des Thalamus gefunden werden (Miller et al., 2001b; Miller, Caine & Watson, 2003; Maguire und Frith, 2004). Miller et al. (2001b) erforschten den Patienten ‚JG‘ nach medial thalamischen Infarkt. Während vorangegangene Testungen zeigten, dass ‚JG‘ eine Amnesie für berühmte Personen und bekannte Ereignisse aus dem Weltgeschehen aufwies (Miller et al., 2001b), konnten Miller et al. (2003) später darlegen, dass JG insbesondere Defizite im Bereich des Abrufs spezifischer, einzigartiger Gedächtnisinhalte hatte, während das allgemeine Faktenwissen (wie z.B. Bedeutungen von Wörtern) nicht beeinträchtigt war. Da JG auch Defizite beim Abruf spezifischer Erinnerungen der eigenen Biographie aufwies, schlussfolgerten die Autoren, dass die Thalamusschädigung die weit verzweigten corticalen Verbindungen zu anterioren temporalen und frontalen Regionen beschädigt habe und daher kein Abruf spezifischer Gedächtnisinhalte mehr möglich sei. Neben den genannten neuronalen Substraten wird vereinzelt auch der anteriore und posteriore Gyrus cinguli beim semantischen Gedächtnisabruf beschrieben (Cabeza, Locantore & Anderson, 2003; Woodard et al., 2007), sowie der linke mediale occipitale Cortex bei Tierwörtern oder prämotorische Areale bei Aktivitäts-/Bewegungsbezogenen Wörtern oder Eigenschaftswörtern (Martin, Wiggs, Ungerleider & Haxby, 1996; Grafton, Fadiga, Arbib & Rizzolatti, 1997). Auch parietale Cortexareale werden im Rahmen des

II Theorie: Gedächtnis

semantischen Gedächtnis-Netzwerks von einigen Autoren beschrieben (Wiggs et al., 1999; Bernard et al., 2004; Levine et al., 2004). Dominierend sind jedoch präfrontale und temporale Strukturen. Zur Frage der Hemisphärenspezifität lassen sich trotz der in zahlreichen Studien belegten linkshemisphärischen Prädominanz frontotemporaler Areale, ebenfalls Belege für eine rechtshemisphärische oder bilaterale Aktivierung beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte finden (z.B. Wiggs et al., 1999). So weist die Studie von Burianova und Grady (2007) mit gesunden Probanden darauf hin, dass beim semantischen Gedächtnisabruf im Vergleich zum autobiographischen und episodischen Abruf differenziell der mittlere frontale Gyrus und inferior temporale Gyrus der rechten Hemisphäre aktiviert sind. Auch in der Studie von Graham et al. (2003) mit Probanden im Alter von 60 Jahren dehnte sich die Aktivierung in den rechten ventrolateralen präfrontalen Cortex aus, wenngleich diese nicht das statistische Signifikanzniveau erreichte. Je nachdem, ob eine unilaterale oder bilaterale Schädigung vorliegt, wird der semantische Gedächtnisabruf unterschiedlich stark beeinflusst. Hodges und Graham (1998) konnten bei fünf Patienten mit semantischer Demenz feststellen, dass Patienten mit einer unilateralen Atrophie des Temporallappens in einem früheren Stadium der Erkrankung noch eine intakte Abrufleistung allgemeiner Fakten (Wiedererkennen der Namen von Berühmtheiten) sowie spezifischer semantischer Informationen über berühmte Personen aufwiesen, während dies bei Patienten mit fortgeschrittener Erkrankung und bilateraler Atrophie nicht mehr der Fall war. Frühe Patientenstudien ließen vermuten, dass verbale und visuelle semantische Stimuli neuronal unterschiedlich verarbeitet werden und dies zum Teil auf eine fehlende Verbindung zwischen visuell semantischem und verbal semantischem Speicher zurückgeführt wurde (Beauvois, 1982). Hingegen konnten andere Autoren (Vandenberghe, Price, Wise, Josephs & Frackowiak, 1996; Cabeza et al., 2003) bildgebender Studien Belege dafür liefern, dass der temporale und präfrontale Cortex beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte modalitäts- und kategorienunspezifisch beteiligt ist. Auch Petersen, Fox, Posner, Mintun & Raichle (1988) bestätigten eine derartige modalitätsunabhängige Beteiligung des linken inferior frontalen Cortex bei semantischen Gedächtnisaufgaben mit visuellem und auditivem Input. Dennoch gibt es innerhalb des beim semantischen Gedächtnis dominierenden frontotemporalen Netzwerks differenziertere Ausprägungen: So schlussfolgerten Cabeza et al. (2003) in ihrer Meta-Analyse über 275 PET- und fMRT-Studien, dass Aufgaben, bei denen Inhalte nach bestimmten Kategorien sortiert werden sollen

II Theorie: Gedächtnis

(*categorisation tasks*), mehr den ventromedialen präfrontalen Cortex in Anspruch nehmen. Aufgaben, in denen aktiv etwas generiert werden soll (*generation task*) involvieren hingegen vermehrt posteriore und dorsale präfrontale Regionen. Letzterer Aufgabentypus benötigt mehr sprachliche Elemente und Prozesse des Arbeitsgedächtnisses, sowie mehr Aufmerksamkeitsprozesse (Abrahams et al., 2003; Cabeza et al., 2003). Darüber hinaus sind präfrontale Aktivierungen je nachdem, ob es sich um Wiedererkenn-Leistungen oder freie Abrufaufgaben handelt, unterschiedlich stark ausgeprägt. Patienten mit frontalen Schädigungen sind bei Wiedererkenn-Aufgaben weniger beeinträchtigt als beim freien Abruf von semantischen Gedächtnisinformationen (Vargha-Khadem et al., 1997; Vargha-Khadem, Gadian & Mishkin, 2001). Beim freien Abruf spielen Frontallappenfunktionen eine wichtige Rolle, da z.B. Abrufstrategien organisiert werden, aber auch exekutive Funktionen, Konfliktmonitoring konkurrierender Antwortalternativen und Arbeitsgedächtnisprozesse zu Tage kommen, während beim Wiedererkennen vermutlich mehr nach Vertrautheitseinschätzungen vorgegangen wird. Das Phänomen der besseren Leistung beim Wiedererkennen im Vergleich zum freien Abruf zeigt sich auch bei Studien mit gesunden Probanden. Mit zunehmendem Alter wird der freie Abruf schneller defizitär als semantische Wiedererkenn-Leistungen (Wingfield und Kahana, 2002). Durch die vielfältigen Funktionen präfrontaler Cortexgebiete ist der spezifische Anteil dieser Gehirnregion für den semantischen Abruf schwer differenzierbar. Nyberg et al. (2003) fanden z.B. ein gemeinsames Netzwerk innerhalb des linken präfrontalen Cortex, was sowohl bei semantischen, als auch bei Arbeitsgedächtnis- und episodischen Abrufbedingungen aktiv ist. Zur Beteiligung des medialen Temporallappens, insbesondere des Hippocampus beim Abruf von Inhalten aus dem semantischen Gedächtnis herrscht bisher ebenfalls noch keine einheitliche Datenlage. Es existieren eine Reihe von bildgebenden Studien, die für eine wichtige Funktion des medialen Temporallappens beim semantischen Gedächtnisabruf sprechen (Reed und Squire, 1998; Kapur und Brooks, 1999; Holdstock et al., 2002; Manns et al., 2003; Bayley et al., 2006). Bright et al. (2006) legten nahe, dass die Ausdehnung von medial temporalen Schädigungen einen Einfluss auf die noch mögliche Abrufleistung semantischer Inhalte hat: In ihrer Studie zeigten die Autoren, dass bei Patienten mit ausgedehnten Schädigungen des medialen Temporallappens, die in laterale Temporalcortexregionen übergehen, schwere Beeinträchtigungen beim Abruf von alten Gedächtnisinhalten (sowohl semantischer als auch autobiographischer Natur) vorlagen,

II Theorie: Gedächtnis

während Patienten mit Läsionen im medialen Temporallappen *oder* Patienten mit frontalen Schädigungen derartige Defizite nicht aufwiesen. Auch O'Kane, Kensinger & Corkin (2004) demonstrierten durch ihre Untersuchung am Fall H.M., dass trotz fehlender Hippocampusfunktion, der intakt gebliebene parahippocampale Cortex und ein Teil des perirhinalen Cortex den Abruf von Berühmtheiten durch Vorgabe unterschiedlicher Arten von Hinweisreizen ermöglichten und stellen damit die Bedeutung des medialen Temporalcortex insgesamt heraus. Des Weiteren demonstrierten Denkova, Botzung & Manning (2006a) und ebenfalls Westmacott und Moscovitch (2003), dass der mediale Temporallappen vor allem dann beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte beteiligt ist, wenn eine persönliche/autobiographische Bedeutung mit dem Faktenwissen (Abruf von Berühmtheiten) in Verbindung steht. Trotz dieser Belege für eine wesentliche Beteiligung medialer Temporallappenstrukturen, insbesondere des Hippocampus beim semantischen Gedächtnisabruf, sprechen andere Studien dieser Gehirnregion keine wesentliche Rolle zu oder belegen, dass zudem noch andere Strukturen von Bedeutung sind (Spiers et al., 2001; Steinvorth et al., 2005; Bright et al., 2006; Squire und Bayley, 2007; Bayley et al., 2008). So illustrierten Steinvorth et al., (2005), dass Patienten mit bilateralen medialen Temporallappenschädigungen schwere Beeinträchtigungen im Abruf autobiographischer Gedächtnisinhalte aufzeigten, wohingegen semantische Abrufleistungen weitestgehend intakt geblieben waren.

Insgesamt scheint das Zusammenwirken frontaler und temporaler Areale stärker den semantischen Abruf zu prägen, als eine der beiden Gehirnregionen allein. Kroll et al. (1997) untersuchten mittels verschiedener Testverfahren die Abrufleistungen zweier Patienten mit kombinierter Läsion im temporopolen und präfrontalen Bereich (überwiegend linksseitig), sowie einen Patienten mit bilateraler präfrontaler Schädigung. Lediglich die kombinierte Läsion von frontalen und temporopolen Regionen, nicht aber die selektive präfrontale Schädigung führte zu Abrufdefiziten aus dem semantischen Gedächtnissystem.

Ebenfalls die Frage der zeitlich limitierten Beteiligung einzelner Strukturen beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte wird bislang kontrovers diskutiert und spielt im Rahmen der vorliegenden Arbeit eine wichtige Rolle, da hierin der semantische Gedächtnisabruf als Kontrollbedingung zum episodisch-autobiographischen Gedächtnisabruf zeitmoduliert untersucht wird. Es existieren Befunde, die eine zeitlich begrenzte Beteiligung des Hippocampus beim Abruf semantischer Informationen aufzeigen (Rempel-Clower, Zola,

II Theorie: Gedächtnis

Squire & Amaral, 1996; Kapur und Brooks, 1999; Manns et al., 2003; Bayley et al., 2006). Rempel-Clower et al. (1996) fanden eine zeitlich modulierte retrograde Amnesie nach Schädigung der hippocampalen Formation und Manns et al. (2003) zeigten bei Patienten mit Hippocampus Läsionen, dass rezenteres Faktenwissen (Abfrage von Ereignissen aus dem Weltgeschehen, sowie Beurteilung von Berühmtheiten) aus den Jahren vor der Hirnläsion beeinträchtigt war, hingegen der Abruf von Informationen aus der Zeit zwischen 11 und 30 Jahren vor der Amnesie intakt geblieben war. Eine stärkere Beteiligung des Hippocampus beim Abruf rezenterer Wissensinhalte im Vergleich zu älteren Inhalten bestätigen ebenfalls die Ergebnisse von (Douville et al., 2005). Die Autoren fanden beim Vergleich der Abrufleistung von berühmten versus nicht-berühmten Namen aus zwei verschiedenen Lebensphasen (90er und 50er Jahre) bei gesunden 70-jährigen Erwachsenen einen zeitlichen Gradienten im rechten medialen Temporallappen. Rezente Namen von Berühmtheiten involvierten diese Region signifikant stärker. In einem Review von Squire und Bayley (2007) stellten die Autoren differenziert dar, dass die zeitliche Modulation des Hippocampus und medial temporalen Regionen beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte mit der Ausprägung der Schädigung zusammenhing. Je umgrenzter die Läsion im Hippocampus oder medialen Temporallappen war, desto stärker zeigte sich eine zeitlimitierte Aktivierung dahingehend, dass ältere Fakten abrufbar bleiben. Die Autoren unterscheiden zwischen Ergebnissen von Gruppen- und Einzelfallstudien: In Gruppenstudien mit Patienten wird überwiegend ein intakter Abruf älterer Inhalte des semantischen Gedächtnisses berichtet, wenn die Schädigung auf den medialen Temporallappen begrenzt ist. In Einzelfallstudien hingegen wird häufig ein beeinträchtigter Abruf aller, auch älterer semantischer Inhalte beschrieben, was Squire und Bayley (2007) auf die Ausdehnung der Schädigung außerhalb des medialen Temporallappens oder unvollständige Beschreibungen der genauen Läsionen zurückzuführen lässt. Hodges und Graham (1998) betrachteten die zeitliche Modulation unter differenzierten Gesichtspunkten, indem sie sowohl verschiedene Aufgaben, als auch Patienten mit unterschiedlichen Läsionen untersuchen. Die Autoren verwendeten eine veränderte Version des ‚Famous Faces Tests‘ (vgl. Kap. 1.6). Die Patienten mit semantischer Demenz sollten zunächst Namen von berühmten Persönlichkeiten aus vier verschiedenen Lebensphasen erkennen, die eine Spanne von mehr als 40 Jahren umfassten. Anschließend sollten möglichst viele spezifische Informationen zu den Berühmtheiten aus dem Gedächtnis abgerufen werden. Alle fünf Patienten zeigten insgesamt eine bessere Wiedererkenn-

II Theorie: Gedächtnis

Leistung von berühmten Namen für die rezente Lebensphase im Vergleich zu allen anderen Phasen. Während ein Patient mit linksseitiger Temporallappen-Atrophie keine Defizite beim Wiedererkennen der Persönlichkeiten aufwies, wiesen vier Patienten mit bilateraler Temporallappen-Atrophie bereits in der Wiedererkenn-Aufgabe deutliche Defizite auf. Auch in der zweiten Teilaufgabe, dem Abrufen spezifischer Informationen zu der jeweiligen Persönlichkeit, zeigte der Patient mit unilateraler Schädigung eine bessere Leistung und zeitmodulierte Abruffähigkeit als die anderen vier Patienten mit bilateraler Ausdehnung. Der Patient mit unilateraler Atrophie des Temporallappens konnte signifikant mehr Erinnerungen zu den Persönlichkeiten der rezenten Lebensphase im Vergleich zu Berühmtheiten aus den anderen Lebensphasen generieren. Die übrigen vier Patienten waren beim Abruf von Informationen über Berühmtheiten insgesamt deutlich beeinträchtigt. Neben der zeitlichen Modulation im Hippocampus beschrieben Woodard et al. (2007) für den retrosplenialen Cortex ebenfalls eine zeitabhängige Aktivierung: Im Rahmen einer fMRT-Studie mit 70-jährigen gesunden Probanden untersuchten die Autoren den Abruf aus dem semantischen Gedächtnis, indem sie Namen von rezenten Berühmtheiten (1990-2000), sowie von Berühmtheiten aus weiter zurückliegenden Phasen (1950-1965) und unbekannte Namen präsentierten. Die Probanden sollten dabei jeweils angeben, ob es sich um eine berühmte Person handelt oder nicht. Der retrospleniale Cortex modulierte mit dem Alter der Stimuli zugunsten einer stärkeren Aktivierung beim Abruf rezenter Berühmtheiten, was die Autoren v.a. durch die Funktion dieses Areals bei der Herstellung und Aufrechterhaltung von Gedächtnisspuren erklären. Auch wenn die bisher genannten Studien Belege für eine zeitmodulierte Funktion bestimmter Strukturen liefern, existieren insbesondere für den Hippocampus ebenfalls kontroverse Befunde. In einer Studie von Bernard et al. (2004) lag beim Wiedererkennen von Berühmtheiten aus zwei verschiedenen Lebensphasen eine Hippocampusaktivierung (posteriorer Anteil) vor und modulierte nicht zwischen rezenter und weiter zurückliegender Lebensphase. Auch Maguire, Henson, Mummery & Frith (2001b) fanden in ihrer Studie keine zeitlimitierte Aktivierung des Hippocampus, sondern zeigen eine lebenslange Bedeutsamkeit dieser Struktur auf. Moscovitch et al. (2005) und Rosenbaum, Winocur & Moscovitch (2001) schlussfolgerten in ihren Review-Studien einerseits, dass beim Abruf semantischer Gedächtniselemente im Gegensatz zu episodischen Inhalten eine zeitmodulierende Beteiligung des Hippocampus vorliegt und erweiterten ihre ursprünglichen Ideen zur *Multiple Trace Theory*, die keine zeitmodulierende Funktion des

Hippocampus vorsah (Nadel und Moscovitch, 1997; Moscovitch und Nadel, 1998, vgl. Kap. 2.3.2). Andererseits präzisierten die Autoren im Sinne ihrer Theorie, dass diejenigen semantischen Erinnerungen, die episodischen Gedächtnisinhalten v.a. durch detaillierten Raumbezug ähneln, nicht zeitabhängig und damit dauerhaft auf die Intaktheit des Hippocampus angewiesen sind.

Insgesamt lässt sich zusammenfassen, dass die Erkenntnisse zu den neuronalen Korrelaten von semantischen Gedächtnisabrufprozessen eine Heterogenität aufweisen. Die Art der Aufgabe (z.B. Abruf von Berühmtheiten oder allgemeiner Fakten), sowie die Abrufmodalität (Wiedererkennen versus freier Abruf) oder auch der persönliche Kontext zu allgemeinen Ereignissen stellen mögliche Einflussfaktoren für die Variabilität des neuronalen Netzwerkes dar. Die bisherigen Studien zu zeitmodulierenden Effekten des semantischen Gedächtnisses haben bisher kaum ein Kontinuum von aufeinanderfolgenden Zeitphasen untersucht und selten frühe Kindheitsphasen miteinbezogen, sowie junge Probandengruppen untersucht. In der vorliegenden Studie wurden erstmalig spezifische Ereignisse des Weltgeschehens von der Kindheit bis hin zur rezenten Lebensphase als Kontrollbedingung für den Abruf autobiographischer Erlebnisse gewählt, um den Vergleich neuronaler Substrate von Experimental- und Kontrollbedingung zu gewährleisten. Im folgenden Abschnitt werden überblicksartig einige der in anderen Studien verwendeten Testverfahren zur Erhebung semantischer Gedächtnisleistungen dargestellt.

1.6 Testverfahren zur Erhebung des semantischen Gedächtnisses

Leistungen des semantischen Gedächtnisses können auf vielfältige Weise untersucht werden. Beispielsweise werden Namen und Kategorien berühmter Personen abgefragt (*famous personality test*) (Stevens, 1979; Kopelman, Wilson & Baddeley, 1989; Mayes et al., 1994). Die Probanden sollen aus einer Liste von erfundenen und berühmten Namen die ihnen bekannten Persönlichkeiten auswählen und sie einem Bereich zuordnen (z.B. Politik, Sport). Im deutschsprachigen Raum gibt es das Verfahren von Vollmer-Schmolck, Garbelotto & Schmidtke (2000), welches ebenfalls Namen, Kategorie und zusätzlich Detailwissen zu Persönlichkeiten aus den Jahren 1961-1995 erfragt. Darüber hinaus werden Inventare verwendet, die bekannte Ereignisse des Weltgeschehens erfassen (*famous event tests*) (Kopelman et al., 1989; Mayes et al., 1994). Es werden entweder Bilder von berühmten

II Theorie: Gedächtnis

Ereignissen gezeigt oder Fragen dazu gestellt mit der Aufgabe, das jeweilige Ereignis zu benennen. Im deutschsprachigen **Kieler Altgedächtnistest** (Leplow, Blunck, Schulze & Ferstl, 1993; Leplow und Dierks, 1997) werden berühmte Ereignisse aus der Zeit von 1938 bis 1993 bzw. 1980 bis 2001 sowohl im freien Abrufmodus als auch in einer Mehrfachwahlaufgabe abgefragt. Zu verschiedenen Zeitspannen werden jeweils Ereignisse erfragt. Des Weiteren wird in einigen semantischen Gedächtnistests das Benennen berühmter Personen anhand von Portraitfotos (*famous faces tests*) als Aufgabe verwendet (z.B. Goldberg et al., 1981; Squire, Haist & Shimamura, 1989). Es werden in der Regel Portraits von Berühmtheiten aus verschiedenen Bereichen wie Politik, Sport oder Film präsentiert. Die Abrufmodalität kann dabei verschiedene Stufen umfassen, so z.B. zunächst den freien Abruf und anschließend durch Abrufhilfen unterstützt (z.B. Anfangsbuchstabe). Als Variante solcher Tests können die Berühmtheiten z.B. verzerrt und unverzerrt dargestellt werden oder die Probanden sollen benennen, ob die Person noch lebt (Kapur, Young, Bateman & Kennedy, 1989). Anstelle von Berühmtheiten werden manchmal auch Serien oder Filme abgefragt (Brandt und Benedict, 1993), sowie berühmte Titel der Popmusik und Schlager (Beatty, 1994). Eine deutsche Variante der *famous faces tests* wurde zunächst von (Schuri, 1988) entwickelt. Als Beispiel soll an dieser Stelle der Bielefelder **Famous Faces Test (FFT)** dargestellt werden (Fast, Fujiwara & Markowitsch, 2004). Mittels FFT kann das semantische Gedächtnis durch den Abruf berühmter Personen aus Politik, Kultur/Medien und Sport aus der Zeit von 1940 bis 2000 überprüft werden. Der Test umfasst schwarz-weiß Fotos von Persönlichkeiten aus verschiedenen Zeitphasen. Insgesamt werden sieben Dekaden eingeschlossen und pro Zeitphase werden je 10 Fotos präsentiert. Die Abfrage der Informationen erfolgt sukzessiv in vier Stufen. Der FFT kann für verschiedene Altersklassen angewandt werden. Schließlich finden Testverfahren Anwendung, welche eher semantische Altgedächtnisinhalte im Sinne von Allgemeinwissen erfassen, so z.B. das Altgedächtnisinventar von Schmidtke und Vollmer-Scholck (1999): Insgesamt umfasst der Test 81 Fragen zu verschiedenen Fachbereichen wie Biologie, Kultur oder Geographie und misst im Vergleich zu Intelligenztests bildungs- und interessensunabhängige Bereiche. Die Ausprägung und Art, sowie die zeitliche Dauer von semantischen Gedächtnisdefiziten beispielsweise bei amnestischen Syndromen oder Demenzerkrankungen können durch die beschriebenen Altgedächtnistests selektiv erfasst werden. Zur Überprüfung von Neugedächtnisleistungen semantischen Inhaltes werden in der Regel Testbatterien eingesetzt. Es werden verbale und non verbale Komponenten

II Theorie: Gedächtnis

erfasst. Im Vergleich zu den beschriebenen Altgedächtnisinventaren handelt es sich dabei um Tests, die einen wesentlich kürzeren Zeitraum umfassen. Die Probanden werden aufgefordert, bestimmte Informationen zu enkodieren und nach kurzer Zeit wieder abzurufen.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit war es von Bedeutung analog zu den episodisch-autobiographischen Ereignissen aus vier Lebensphasen Ereignisse des Weltgeschehens als Kontrollaufgabe zu verwenden. Da junge Erwachsene (21-Jährige) und Adoleszente (16-Jährige) untersucht wurden und zum Zeitpunkt der Testung (2003 und 2004) kein Testverfahren bestand, das auch berühmte Ereignisse ab dem Jahre 2000 enthielt, wurde für jede der beiden Gruppen ein Pool an Ereignissen des Weltgeschehens (Politik, Sport und Medien) zusammengestellt und validiert (vgl. Kap. III 2.2.3 für eine genauere Beschreibung der Methode). Es existieren nur vereinzelt Studien der Arbeitsgruppe um Maguire (Maguire, Vargha-Khadem & Mishkin, 2001; Maguire et al., 2001b), in denen das semantische Gedächtnis als Kontrollaufgabe für autobiographische Abrufleistungen ähnlich wie in der vorliegenden Studie in Form von spezifischen öffentlichen Ereignissen zeitspezifisch untersucht wurde. Die zitierten Studien unterteilten dabei in rezente und ältere Ereignisse und nicht in mehrere Lebensphasen.

Nachdem in den vorangehenden Kapiteln die Grundlagen von Gedächtnissystemen dargestellt wurden und zuletzt das semantische Gedächtnis näher beschrieben wurde, wird im Folgenden zweiten Kapitel auf das episodisch-autobiographische Gedächtnis eingegangen, das den Schwerpunkt der vorliegenden empirischen Arbeit bildet.

2. Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

„Ich habe vergessen, wer ich bin“ lautet der Titel von Remy Eyrauds beeindruckender Geschichte, die über sein Leben nach einem Überfall berichtet, bei dem er als 26-Jähriger sein Gedächtnis und damit all seine Erinnerungen verlor. Nach einem Schlag auf den Kopf fällt er ins Koma, aus dem er nach vier Stunden erwacht und niemanden erkennt, auch engste Angehörige nicht mehr. Alles ist fremd und neu für ihn, alles ist weg und er muss bei Null anfangen. Seine Geschichte stellt exemplarisch dar, welche schwerwiegenden Auswirkungen der Verlust des autobiographischen Gedächtnisses auf das Leben und die Persönlichkeit der Betroffenen haben kann, da diese nicht mehr zuordnen können, wer sie selbst sind und was ihre Vergangenheit ist. Ein Zitat von Remy Eyraud (Eyraud und Caumer, 2000) soll dies veranschaulichen:

Ich wäre gern wie alle anderen. Aber ich bin schlimmer als ein Sonderfall. Ich bin kein normaler Mensch, sondern ein Fiasko, eine Entgleisung. Ich frage mich, ob ich überhaupt existiere. Mir fehlen fünfundneunzig Prozent von mir. Wir existieren, weil eine Vergangenheit uns geformt hat. Ich habe keine Vergangenheit, kein Geheimnis, nichts Persönliches mitzuteilen. Die anderen sagen mir, was sie über mich wissen. Zwischen denen, die sich täuschen, und denen, die die Wahrheit sagen, liegen meine Geheimnisse. Ich habe sie vergessen. (S. 197)

Im folgenden Abschnitt werden zunächst verschiedene Bezeichnungen des autobiographischen Gedächtnisses differenziert und anschließend erfolgt eine detailliertere Definition.

2.1 Terminologie und Definition

Wie in Kapitel 1.3.2 kurz geschildert wurde existieren verschiedene Bezeichnungen, um das komplexeste aller menschlichen Gedächtnissysteme zu beschreiben. Einerseits werden einige dieser Begriffe synonym verwendet, andererseits bezeichnen sie aber auch verschiedene Aspekte desselben Gedächtnissystems. Folgende Bezeichnungen werden überwiegend verwendet: Episodisches Gedächtnis, autobiographisches Gedächtnis,

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

episodisch-autobiographisches Gedächtnis und autobiographisch-semantisches Gedächtnis. Diese Bezeichnungen werden nachstehend genauer erläutert.

2.1.1 Terminologie

Nach Tulvings ursprünglicher Auffassung des episodischen Gedächtnisses (Tulving, 1972, 1983) als ein System, was das bewusste Erinnern eines Ereignisses und den Kontext des Geschehens steuert, wurde das autobiographische Gedächtnis als synonym zu diesem verstanden und keine begriffliche Differenzierung zwischen episodischem und autobiographischem Gedächtnis vorgenommen. Dementsprechend wurde nicht deutlich zwischen dem Abruf von zuvor gelernten Stimuli wie z.B. Wortlisten und spezifischen autobiographischen Ereignissen differenziert. Es existieren jedoch wesentliche inhaltliche Unterschiede z.B. in Bezug auf die persönliche Bedeutsamkeit, Emotionalität, Komplexität oder mentale Zeitreise. Spätere inhaltliche Unterscheidungen von Tulving, Schacter, McLachlan & Moscovitch (1988) zwischen episodischen (spezifischen Ereignissen der Biographie) und semantischen Anteilen (allgemeinere Fakten der Biographie) des autobiographischen Gedächtnisses finden seitdem weitere Bestätigung (Baddeley, 1992; Brewer, 1996; Conway, 1996). Vor allem Studien mit amnestischen Patienten liefern einen Beleg für diese Unterteilung, da häufig semantische Aspekte der Biographie noch wiedergegeben werden können, aber der Abruf spezifischer Erinnerungen von erlebten Ereignissen beeinträchtigt ist (für einen Überblick vgl. Conway, 2000a). Auch Piolino, Desgranges, Benali & Eustache (2002) belegten auf der Basis dieser Unterscheidung, dass der Abruf episodisch-autobiographischer Inhalte stärker durch Alterseffekte beeinflusst wird als der Abruf semantisch-autobiographischer Stimuli. Die Autoren sehen diese unterschiedliche Sensibilität für Alterseffekte als wichtiges Differenzierungsmerkmal semantischer und episodischer autobiographischer Gedächtniskomponenten an. Abgesehen von der Unterscheidung zwischen semantisch-autobiographischen und episodisch-autobiographischen Gedächtnisinhalten finden sich trotz des häufig synonymen Gebrauchs oder der Ansicht, dass das autobiographische Gedächtnis eine spezifische Form des episodischen Gedächtnisses darstellt (Gardiner, 2001; Kopelman und Kapur, 2001) auch Differenzierungen zwischen autobiographischen und episodischen Aspekten per se: Wheeler et al. (1997) betonen, dass das autobiographische Gedächtnis durch den abgerufenen Inhalt bestimmt ist (emotionale, selbstbezogene, persönlich relevante Ereignisse), während episodische Gedächtnisinhalte vor allem durch die Art des Bewusstseins (autonoetisch)

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

definiert sind. Gemeinsam ist episodischen und autobiographischen Inhalten die autooetische Komponente, da man auch beim Abruf von zuvor gelernten Wortlisten sich selbst in die Lernsituation zurückversetzen muss (vgl. weitere Ausführungen zum autooetischen Bewusstsein in Kapitel 2.1.2). Auch Conway und Pleydell-Pearce (2000b; Conway, 2001) unterscheiden zwischen autobiographischem und episodischem Gedächtnis: Letzteres bezieht wesentlich kürzere Zeitspannen (maximal bis zu Stunden) mit ein, ersteres hingegen eine längere Zeitspanne. Außerdem ist ein wichtiges Merkmal des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses im Vergleich zu rein episodischen Anteilen laut Conway vor allem das Selbst (Conway, 2001 vgl. Kap. 2.3). Weiterhin definieren Kopelman und Kapur (2001) das autobiographische Gedächtnis als ein System, das Erinnerungen von vergangenen Ereignissen enthält, die zu einer bestimmten Zeit und an einem bestimmten Ort geschehen sind. Das episodische Gedächtnis ist hingegen eher ein breitgefächertes Begriff, der das autobiographische Gedächtnis umfasst, aber auch Lernaufgaben, wie Erinnern von Wortlisten. Schließlich stellten Newcombe, Lloyd & Ratliff (2007) zusammenfassend dar, dass sich autobiographische Gedächtnisinhalte auf das Selbst beziehen und deshalb emotionaler und persönlich bedeutsamer sind, episodische Inhalte hingegen diese Bedeutsamkeit nicht aufweisen. Insgesamt existieren bisher wenig spezifische Befunde dazu, dass das episodische und autobiographische Gedächtnis auf Gehirnebene wirklich differenzierten neuronalen Korrelaten unterliegt. Erste Studien liefern dennoch Belege dafür, dass es sowohl gemeinsame als auch differenzierte Korrelate episodischer und autobiographischer Ereignisse gibt (Burianova und Grady, 2007; Krueger, Moll, Zahn, Heinecke & Grafman, 2007) und zudem scheinen funktionelle Bildgebungsstudien zunehmend zu bestätigen, dass der autobiographische Abruf stärker als der rein episodische Abruf mit emotionalen Hirnregionen in Verbindung steht (Fink et al., 1996; Piefke, Weiss, Zilles, Markowitsch & Fink, 2003; Markowitsch, Vandekerckhove, Lanfermann & Russ, 2003c). Da in der vorliegenden Arbeit spezifische Erlebnisse der Biographie untersucht werden, die persönlich bedeutsam sind und neben der mentalen Zeitreise ein autooetisches Bewusstsein und einen Selbstbezug erfordern, wird, um dies zu unterstreichen und von reinem episodischen Gedächtnis im Sinne von Wortlisten hervorzuheben, der Begriff episodisch-autobiographisches oder autobiographisches Gedächtnis verwendet. Im Folgenden wird dieses Gedächtnissystem näher definiert.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

2.1.2 Definition

Seit der ursprünglichen Definition des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses (Tulving, 1972) wurde das Verständnis durch neuere Ideen erweitert. Tulvings Definition stellt nach wie vor eine der umfassendsten und populärsten dar. Tulving verwendet bis heute überwiegend den Begriff episodisches Gedächtnis während andere Autoren wie z.B. Conway eher von autobiographischem Gedächtnis sprechen. Wie oben beschrieben wird im Folgenden wie auch schon zuvor einheitlich die Bezeichnung „episodisch-autobiographisch“ oder „autobiographisch“ beibehalten. Tulving und Markowitsch (1998) formulierten, dass das autobiographische Gedächtnis ein Gedächtnis für spezifische, vergangene Ereignisse umfasst und sich der Erinnernde beim Abruf an der Vergangenheit orientiert. Das episodisch-autobiographische Gedächtnis ist im Vergleich zur ursprünglichen Idee von Tulving nicht mehr vor allem auf Ereignisse bezogen, die einen klaren Raum- und Zeitbezug aufweisen, sondern besteht vielmehr aus einer Integration von subjektiver Zeit, auto-noetischem Bewusstsein und Erfahrungen des Selbst (Tulving, 2002, 2005). Die Verbindung dieser drei stellen den Kern des autobiographischen Gedächtnisses dar (Tulving, 2005). Ausgehend von diesen Kernmerkmalen lässt sich Tulvings aktuelle Definition folgendermaßen zusammenfassen: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis entwickelt sich ontogenetisch spät und ist am vulnerabelsten gegenüber Gehirndysfunktionen. Es erlaubt uns eine mentale Zeitreise in die Vergangenheit, erlaubt aber auch das Denken über Erfahrungen in der Zukunft. Tulving und andere Autoren (McCormack und Hoerl, 2001; Tulving, 2001; Suddendorf und Busby, 2003) vertreten die Hypothese der Einzigartigkeit des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses, d.h. dass es dem Menschen eigen ist und damit auch die Fähigkeit ermöglicht, in die Vergangenheit zu „reisen“ (Tulving, 2005). Dadurch können wir anders als andere Spezies erinnern, **wo**, **wann** und **was** geschehen ist. Andere Autoren gehen hingegen von einem dem episodisch-autobiographischen Gedächtnis ähnlichen System bei Tieren, vor allem Primaten aus (Clayton, Griffiths, Emery & Dickinson, 2001; Weiskrantz, 2001; Dere, Kart-Teke, Huston & De Souza Silva, 2006). Die Fähigkeiten des episodischen Gedächtnisses gehen nach Tulving weit über die des semantischen hinaus, wengleich Letzteres bei episodischen Gedächtnisprozessen in Anspruch genommen wird. Vor allem das auto-noetische Bewusstsein unterscheidet das episodisch-autobiographische Gedächtnis von anderen Gedächtnisformen (Wheeler et al., 1997; Markowitsch, 2003a). Unter auto-noetischem Bewusstsein verstehen Wheeler et al. (1997) die Fähigkeit die eigene

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Existenz bzw. das Selbst im Verlauf der subjektiven Zeit mental darzustellen. Durch das Wissen über das Selbst (*self-knowing*) gelingt es uns, einen bestimmten Moment der eigenen Vergangenheit zu erinnern und dieses Erlebnis, so wie es stattgefunden hat, wieder zu erleben. Beim Abruf von autobiographischen Ereignissen werden folglich die erfahrenen Gefühlszustände der ursprünglichen Situation hervorgerufen (Larsen, Thompson & Hansen, 1996). Die Erfahrungen des Selbst können durch das autoethische Bewusstsein in der Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft repräsentiert werden. Nicht nur aufgrund des autoethischen Bewusstseins, sondern auch durch das Selbst und die subjektive Zeit wird dem episodischen Gedächtnis eine Einzigartigkeit zugeschrieben (Tulving, 2005). Das Selbst führt die mentale Zeitreise durch und ist daher für das episodisch-autobiographische Gedächtnis unabdingbar. Unter der subjektiven Zeitkomponente versteht Tulving die Zeit, in der erinnerte Erlebnisse stattfinden. Dadurch ermöglicht das episodisch-autobiographische Gedächtnis das bewusste Wiedererleben vergangener Erfahrungen. Auch Klein, German, Cosmides & Gabriel (2004) heben die Reflektion über das Selbst und die persönliche Zeit als wichtige Merkmale des autobiographischen Gedächtnisses hervor. Neben Tolvings Definition hat die Idee von Conway Bedeutung erfahren, bei der das autobiographische Gedächtnis als eine individuelle Ansammlung von Informationen und Erinnerungen verstanden wird, die man im Laufe seines Lebens erworben hat und die zu einer Identitätskonstruktion und einem Gefühl der Kontinuität führen (Conway und Rubin, 1993; Conway, 1997). Schließlich definieren Newcombe et al. (2007) das autobiographische Gedächtnis als eine Ansammlung von voneinander abhängigen individuellen Fakten, die einzeln betrachtet semantische Erinnerungen darstellen würden. Erst das Zusammenfügen der einzelnen Erinnerungen macht sie zu autobiographischen Gedächtnisinhalten.

Zusammenfassend lässt sich das episodisch-autobiographische Gedächtnis als ein komplexes System beschreiben, das eine mentale Zeitreise in die Vergangenheit und das Wiedererleben von Erfahrungen ermöglicht und von persönlicher Bedeutsamkeit, Selbstbezug und autoethischem Bewusstsein geprägt ist. Im nachstehenden Kapitel wird die Entstehung und Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses erläutert.

2.2 Entstehung und Entwicklung

Das autobiographische Gedächtnis entsteht zwischen dem 3. und 4. Lebensjahr. Es steht eng in Verbindung mit der Entwicklung von Sprache, Selbsterkennung und sozialer Interaktion. Es entwickelt sich im Laufe des Lebens kontinuierlich weiter und steht mit soziokulturellen und neuroanatomischen Aspekten in Zusammenhang (Perner und Ruffman, 1995; Tulving, 2005). Im Folgenden wird die Entstehung im Zusammenhang mit dem Konzept der kindlichen Amnesie näher dargestellt.

2.2.1 Entstehung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses und kindliche Amnesie

Verschiedene Forschungsergebnisse belegen, dass episodisch-autobiographische Gedächtnisleistungen frühestens ab dem 3. Lebensjahr entstehen, in der Regel aber in der Zeit um das 4. Lebensjahr (Nelson, 1992). Da das autobiographische Gedächtnis kontinuierlich ausreift, ist ein exakter Entstehungszeitpunkt schwer zu beschreiben. Das 4. Lebensjahr dient folglich als ein Orientierungswert und ist vor allem durch stabile Befunde an kleinen Kindern festgelegt worden: Während Dreijährige in Tests zu bestimmten Fähigkeiten, die für episodisches Erinnern notwendig sind, noch weitestgehend schlechte Leistungen aufweisen, können Fünfjährige diese in der Regel gut lösen (Perner und Ruffman, 1995; Nelson und Fivush, 2004). Allgemein entsteht das autobiographische Gedächtnis nach dem semantischen Gedächtnis. Kinder **wissen** also Dinge, bevor sie wissen warum und woher sie es wissen, d.h. bevor sie Erlebtes **erinnern** können (Gopnik und Graf, 1988; Wheeler, 2000; Tulving, 2005). Eine Studie von Rubin (2000) veranschaulicht die Entstehung und den Verlauf autobiographischer Erinnerungen sehr bildhaft. In seiner Metaanalyse bezieht Rubin zahlreiche Studien zur Entstehung der frühesten Kindheitserinnerungen von Erwachsenen im Alter von 20 bis 70 Jahren mit ein. Seine Ergebnisse bestätigen, dass die autobiographischen Erinnerungen allmählich ab dem 3. Lebensjahr entstehen (vgl. Abb. 10) und beschreiben, dass ab diesem Alter ein rapider, kontinuierlicher Anstieg der Erinnerungsquantität bis zum 11. Lebensjahr vorliegt. Vor dem 3. Lebensjahr existieren lediglich 1.1 % aller Erinnerungen.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

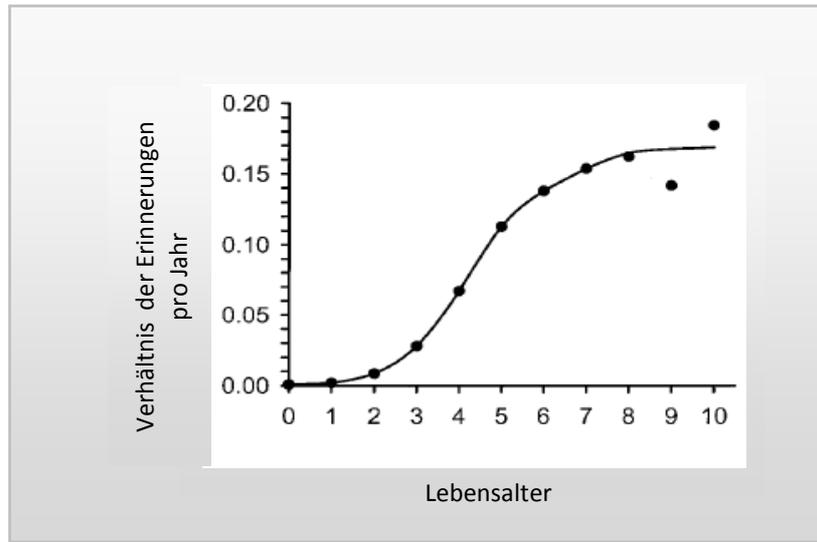


Abb. 10: Verlauf autobiographischer Erinnerungen mit zunehmendem Alter (modifiziert nach Rubin, 2000)

Ein weiteres interessantes Ergebnis von Rubin (2000) ist, dass weder Geschlechts- und Alterseffekte, noch die Abfragemethode einen Einfluss auf die Entstehung von episodisch-autobiographischem Erinnern hat. Bei allen Altersgruppen fanden sich Erinnerungen erst ab dem 3. Lebensjahr; auch der rapide Anstieg an Erinnerungen ab dem 3. Lebensjahr war ein in allen Altersgruppen stabiler Effekt. Lediglich die Interviewmethode wies leicht vermehrte Erinnerungen für die Zeit zwischen dem 3. und 5. Lebensjahr auf. Das Phänomen, dass Erwachsene über keine oder nur wenige und schwache autobiographische Erinnerungen an die ersten Kindheitsjahre verfügen, wird als **kindliche Amnesie** bezeichnet (Pillemer und White, 1989; Howe, 2000; Rubin, 2000; Peterson, Grant & Boland, 2005; Bauer, 2006; Fiske und Pillemer, 2006). Einige Autoren sehen die Entstehung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses als Auflösung der kindlichen Amnesie bzw. letztere als Hinweis dafür, dass dieses Gedächtnissystem bei kleinen Kindern noch nicht existiert (Perner und Ruffman, 1995; Tulving, 2005). Die Forschungsarbeiten zur kindlichen Amnesie beruhen größtenteils auf der Untersuchung Erwachsener. Peterson (2002) hat erstmalig die frühesten Erinnerungen von Kindern untersucht, um zu überprüfen, ob bei jungen Kindern das Phänomen der kindlichen Amnesie auch auftritt. In Rahmen dieser Review-Studie konnte gezeigt werden, dass Kinder ebenso wie Erwachsene auch nur in sehr geringem Ausmaß Erinnerungen aus dieser frühen Zeit berichten können und daher die Vermutung einer kindlichen Amnesie auch im Kindesalter nahe liegt. Peterson et al. (2005) sind der Frage nachgegangen, wann bei verschiedenen Gruppen von Kindern und Adoleszenten im Alter

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

von 6 bis 19 Jahren die frühesten Erinnerungen vorliegen. In ihrer Studie belegten die Autoren, dass die jüngste Altersgruppe (6-9-Jährige) im Vergleich zu den drei älteren Gruppen (10-13 J., 14-16 J. und 17-19 J.) die frühesten Erinnerungen berichteten. Die frühesten Erinnerungen lagen bei diesen Kindern unabhängig vom Geschlecht im Zeitraum von ungefähr 36 Monaten. Die drei anderen Gruppen zeigten keine signifikanten Unterschiede und deren früheste Erinnerungen lagen in der Zeit zwischen dem 42. und 45. Lebensmonat. Die Art der Erinnerung unterschied sich bei Jungen und Mädchen: Letztere berichteten mehr traumatische Erlebnisse und Erinnerungen aus Übergangsphasen (z.B. Kindergartenbeginn), Jungen mehr Spielsituationen. Dieser Effekt blieb über die Altersgruppen hinweg stabil. Darüber hinaus erzählten 86% aller Versuchspersonen individuell bezogene Erlebnisse und nur wenig gruppenorientierte Ereignisse. Hierbei gab es keine Gruppen- oder Alterseffekte. Ein wichtiges Ergebnis fanden die Autoren noch in Bezug auf die emotionale Komponente der Erinnerungen: Die älteste Gruppe (17-19-Jährige) wies die emotional gefärbtesten, aber auch negativsten Erinnerungen auf. Insgesamt wurden viele Erinnerungen als neutral bewertet, es wurden mehr negative als positive berichtet. Die Studie von Peterson et al. (2005) zeigt, dass Kinder im Vergleich zu jungen Erwachsenen zwar frühere Erinnerungen berichten können und diese weniger emotional gefärbt sind, dennoch liegen auch die frühen Erinnerungen der Kinder nicht vor dem 3. Lebensjahr. Ab dem 10. Lebensjahr verändert sich der Zeitpunkt der frühesten Erinnerungen nicht mehr signifikant und der Zeitpunkt der frühesten Erinnerungen entspricht dem von erwachsenen Stichproben. Jack und Hayne (2007) haben die Methode des Abrufs als Einflussfaktor für die kindliche Amnesie genauer untersucht und herausgefunden, dass bei Erwachsenen die Art der Abfrage das Alter der frühesten Erinnerung beeinflusst. Des Weiteren postulieren Newcombe et al. (2007) Parallelen zwischen der kindlichen Amnesie und der Quellenamnesie (source amnesia). Patienten mit einer Quellenamnesie weisen präfrontale Läsionen auf, die kindliche Amnesie hängt vor allem mit noch nicht ausreichend entwickeltem präfrontalen Cortex zusammen. Erst mit der zunehmenden Ausreifung dieser Hirnregion kann ab einem Alter zwischen drei und vier Jahren die Quelle des Erinnerns und das Ereignis an sich erinnert werden und die kindliche Amnesie löst sich auf. Die Entwicklung des Quellengedächtnisses, welches für das autobiographische Erinnern notwendig ist, erfolgt ebenfalls nicht vor dem 3. Lebensjahr. Dies stellt eine weitere Erklärung für die im Vergleich

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

zu impliziten Gedächtnisleistungen späte Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses dar (Newcombe et al., 2007).

Schließlich hängt die späte Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses zwischen dem 3. und 4. Lebensjahr mit der Entwicklung von Sprache, Selbsterkenntnis und Interaktionsvorgängen zusammen. Darüber hinaus spielen biologische Entwicklungen auf neuronaler Ebene eine Rolle, so dass es sich insgesamt um eine bio-psycho-soziale Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses handelt (Welzer und Markowitsch, 2005). Auf die verschiedenen Entwicklungsebenen wird in den nachfolgenden Abschnitten eingegangen.

2.2.2 Zusammenhang des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses mit der Sprach-, Selbst- und Interaktionsentwicklung

Nelson und Fivush (2004) postulieren in ihrer sozio-kulturell orientierten Theorie zur Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses, dass dieses erst mit der Entwicklung von Sprache, Bewusstsein und Selbsterkenntnis/Selbstkonzept (*self-awareness*) entstehen kann. Erst durch die Interaktion und das gemeinsame Erinnern mit Erwachsenen lernt das Kind die Wertschätzung der Bedeutung der Erinnerungen kennen. So lange die Sprachfähigkeiten noch nicht ausreichend entwickelt sind, ist das Erzählen und Abrufen von Erinnerungen vor allem durch die Eltern gesteuert. Je nach Intaktheit und Intensität der Eltern-Kind-Beziehung, sowie je nach kulturellem Hintergrund kann das Kind seine autobiographischen Erinnerungsfähigkeiten früher oder später ausreifen. Erst im Laufe der Vorschulzeit haben Kinder die narrativen Fähigkeiten so weit entwickelt, dass sie eigenständig Erlebtes erzählen können und die soziale Funktion des Austauschs von Erfahrungen und Erlebtem begreifen. Im Folgenden werden die drei genannten wichtigen Elemente, nämlich Selbstkonzept, Sprache und soziale Interaktion im Zusammenhang mit autobiographischer Gedächtnisentwicklung näher erläutert.

Entwicklung des Selbst:

Das Bewusstsein über das Selbst (*self-consciousness*) spielt eine wichtige Rolle bei der Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses und entwickelt sich im Alter um das 3. Lebensjahr (Stuss, 1991; McCormack und Hoerl, 2001). Durch den so genannten Spiegel-Test konnte valide gezeigt werden, dass Kinder sich ab ca. 18 Monaten selbst im

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Spiegel erkennen und anfangen, über sich nachzudenken (Duval und Wicklund, 1973; Lewis und Brooks-Gunn, 1979; Brooks-Gunn und Lewis, 1984). Durch das Erkennen im Spiegel entsteht das Bewusstsein, dass das Spiegelbild zum Kind gehört und zählt als Zeichen dafür, dass Kinder ein Selbstkonzept aufbauen. Es entwickelt sich eine Art kognitives Selbst, was erstmalig ermöglicht, sich selbst wahrzunehmen und sich von anderen getrennt zu betrachten (Howe und Courage, 1993). Erst durch diese Entwicklung ist autobiographisches Erinnern allmählich möglich. Dass die Entwicklung des Selbst mit der Entwicklung von episodisch-autobiographischem Gedächtnis zusammenhängt haben insbesondere Studien zum Selbsterkenn im Spiegel gezeigt: Je früher sich Kinder im Spiegel erkannten, desto robuster und stärker waren die autobiographischen Erinnerungsfähigkeiten (Harley und Reese, 1999; Howe, 2003). Weitaus später entwickelt als das Selbsterkennen, auch das „körperliche Selbst“/*physical self* genannt (Bauer, 2006), ist ein Selbstkonzept, was in Raum und Zeit eingebettet werden kann und emotionale Bewertungen von Ereignissen treffen kann (Nelson, 1989; Povinelli, 1995). Povinelli und Kollegen (1996) konnten darlegen, dass 75% der Vierjährigen, aber nur 25% der drei Jahre alten Kinder und kein zweijähriges Kind nach dem Sticker auf der Stirn fasste, der ihm kurze Zeit vorher beim Spielen heimlich auf die Stirn geklebt wurde. Wenn es diese zuvor erlebte Situation nach einigen Minuten per Foto oder Video präsentiert bekommt und sich dabei auf die eigene Stirn fasst, scheint die Kopplung von sich selbst in der Gegenwart und in der Vergangenheit zu funktionieren. Das Selbst in der Zeit betrachtet (Nelson, 1989; Povinelli, 1995) bildet sich folglich um das 4. Lebensjahr heraus und ist eine wichtige Voraussetzung, um ein vergangenes Ereignis in der Gegenwart als relevant erleben zu können. Der Erinnernde muss verstehen, dass das erinnernde Selbst dasselbe ist, wie das Selbst, was das Ereignis ursprünglich erlebt hat. Erst durch die emotionale Bewertungsfähigkeit der inneren Gefühlszustände während eines Ereignisses wird ermöglicht, Ereignisse als bedeutsam für das Selbst zu erleben und somit Autobiographie-Entwicklung zu bewirken (Fivush, 2001; Welch-Ross, 2001). Außerdem ist das psychologische Selbst relevant, um autobiographisches Erinnern zu ermöglichen (Bauer, 2006). Dieser Aspekt des Selbst beschreibt das Verständnis und die Wertschätzung psychologischer Eigenschaften und Qualitäten und entwickelt sich ähnlich wie der Sinn für das Selbst im Zeitverlauf erst später als das Selbsterkennen im Spiegel. Insgesamt entwickelt sich das Selbstkonzept trotz des Beginns in der frühen Kindheit aus entwicklungspsychologischer Perspektive noch bis in das junge Erwachsenenalter weiter.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Das Selbst etabliert sich zwischen Adoleszenz und jungem Erwachsensein ab dem 18. Lebensjahr und erreicht erst im heranwachsenden jungen Erwachsenen Stabilität (Miller et al., 2001b; Zeman, 2001; Krampen und Reichle, 2002). Das sich über eine lange Zeit entwickelnde und verändernde Selbst hat Einfluss auf die Entwicklung und Veränderung autobiographischer Erinnerungen.

Schließlich sind empathische Fähigkeiten im Sinne der *Theory of mind* oder Mentalisierungsprozesse notwendig, um eigene Erinnerungen emotional zu unterlegen und von Erinnerungen anderer zu erkennen. Unter *Theory of mind* oder Mentalisierungsprozessen versteht man die Fähigkeit, sich in die Gefühle, Meinungen und Erwartungen anderer oder sich selbst hinein zu versetzen und Bewusstseinszustände zu verstehen (Baron-Cohen, Leslie & Frith, 1985; Astington, 1993; Leslie, 2000; Fonagy, Gergely, Jurist & Target, 2004). Ab etwa dem 2. Lebensjahr orientieren sich Kinder an den Affekten einer Bezugsperson und sie beginnen empathisch zu sein. Mit drei Jahren können Kinder auf die subjektive Verfassung (*emotional state*) eines anderen eingehen, aber ihre eigenen Denkinhalte noch nicht von anderen unterscheiden. Ab dem vierten und fünften Lebensjahr können Kinder diese Unterscheidung zwischen der eigenen Meinung und der eines anderen differenzieren und Meinungen können als falsch erkannt werden. Damit ist die *Theory of mind-Fähigkeit* entwickelt. Auch die spätere Entwicklung dieser Fähigkeiten ab dem 4. Lebensjahr erklärt, warum das episodisch-autobiographische Gedächtnis erst in diesem Alter entstehen kann.

Sprachentwicklung:

Neben der Entwicklung des Selbst spielt die Sprachentwicklung für das autobiographische Gedächtnis eine wichtige Rolle. Nelson schildert, dass die Bedeutung von episodisch-autobiographischem Gedächtnis darin liegt, Erinnerungen mit anderen zu teilen. Dafür benötigt man Sprache (Nelson, 1993, 1996). Eltern und Erwachsene sprechen über die vergangenen und zukünftigen Ereignisse in Anwesenheit des Kindes. Durch diese Erzählungen der Erwachsenen, auch *memory talk* genannt (Nelson, 1996), entwickelt das Kind ein Zeitkonzept und lernt wie man Erlebtes verbalisiert. Im Alter zwischen zwei und fünf Jahren entwickeln sich Sprach- und Erzählfähigkeiten beim Kind, die es ihm ermöglichen, sich komplexere Aspekte von Ereignissen bewusst zu machen und über die Ereignisse nachzudenken sowie diese auch in die Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft einzuordnen

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

(Tulving, 2005). Im Laufe der ersten vier Lebensjahre verändert sich die Sprache von einer nonverbalen Ebene zu einer nahezu an das Sprachvermögen eines Heranwachsenden heranreichenden Sprachfähigkeit. Ca. ab dem Alter von 2,5 Jahren beginnen Kinder die Vergangenheitsform in ihre Sprache zu integrieren, jedoch bezieht sich die Vergangenheit in diesem Stadium noch auf eine sehr nah zurückliegende Phase (Nelson und Fivush, 2000). Mit 3,5 Jahren sind Kinder noch selten in der Lage komplex über die Vergangenheit zu berichten, d. h. Aspekte darüber wie, wo, wer und wann etwas geschah, zusammenhängend darzustellen. Diese komplexe Erzählfähigkeit über erlebte Ereignisse ist erst im Alter von ca. 6 Jahren ausgebildet. Erst durch die Fortschritte in der Entwicklung der narrativen Fähigkeiten können somit die Fertigkeiten, über vergangenes Erlebtes zu berichten und damit dieses Erlebte zu speichern und abzurufen, entfaltet werden.

Soziale Interaktion:

Schließlich ist die Entstehung des autobiographischen Gedächtnisses neben Selbst- und neben Sprachentwicklung durch den sozialen Kontext, in welchem das Kind Ereignisse erlebt, geprägt. Die soziale Interaktion zwischen Eltern und Kindern beeinflusst die Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses. Aus soziokultureller Perspektive ist dieses Gedächtnissystem folglich nicht nur ein persönliches, sondern auch eine soziale Konstruktion (Nelson, 1993; Nelson und Fivush, 2000; Welzer, 2002; Nelson und Fivush, 2004). Durch die Kommunikation und in der Interaktion mit anderen kann sich autobiographisches Erinnern entfalten. Durch den *memory talk* führen Erwachsene Kleinkinder in die Art und Weise der Formulierung und Beurteilung von Erinnerungen ein und dadurch wird die soziale Interaktion geprägt. Je elaborierter die Eltern dem Kind über Vergangenes erzählen, desto mehr Erinnerungen weisen Kinder auf (Reese, Haden & Fivush, 1993). Außerdem spielen auch kulturelle Faktoren eine Rolle für die Entwicklung und Art der Erinnerungsfähigkeit (Wang, 2001; Nelson und Fivush, 2004; Wang und Ross, 2005). Harpaz-Rotem und Hirst (2005) haben in ihrer Untersuchung mit jungen Erwachsenen im Alter von 21-24 Jahren bestätigt, dass die frühesten autobiographischen Erinnerungen um ca. ein Jahr verzögert sind (ab dem 4. Lj.), wenn sie als Kinder nicht mit ihren Eltern aufgewachsen waren und somit weniger soziale Interaktion stattfand.

Außerdem spielt die Anzahl der Geschwister eine Rolle in der Ausprägung der autobiographischen Erinnerung: Wang, Leichtman & White (1998) konnten darlegen, dass

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Einzelkinder sich gegenüber Geschwisterkindern unterscheiden. 20-Jährige, die als Einzelkinder aufgewachsen waren, berichteten über frühere Erinnerungen, persönlichere, spezifischere und selbstfokussiertere Erinnerungen als 20-Jährige, die mit Geschwistern aufgewachsen waren. Die Erinnerungsfähigkeit ist demnach mit früher sozialer Interaktion verknüpft.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die im Vergleich zu impliziten Gedächtnisleistungen späte Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses von der Entwicklung von Sprache, Selbsterkennung, sozialer Interaktion und anderen mentalen Funktionen abhängt. Zusätzlich spielt die späte Ausreifung bestimmter Hirnstrukturen bei der Entwicklung des episodisch- autobiographischen Gedächtnisses eine Rolle. Darauf wird nachstehend eingegangen.

2.2.3 Entwicklung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses auf neuronaler Ebene

Die Ausreifung verschiedener Strukturen steht in enger Verbindung zur Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses. Strukturen, die für das episodisch-autobiographische Gedächtnis von Bedeutung sind, entwickeln sich zu verschiedenen Zeitpunkten bis in die Adoleszenz und in das frühe Erwachsenenalter hinein (Hornung, Feldmann, Klingberg, Buchkremer & Reker, 1999; Gogtay et al., 2004; Happaney, Zelazo & Stuss, 2004; Markowitsch und Welzer, 2005; Newcombe et al., 2007). Dabei sind Prozesse der Myelinisierung (Ausbildung isolierender Markscheiden, die Axone umhüllen und die Informationsgeschwindigkeit erhöhen), Synaptogenese (Bildung von Synapsen) und Pruning (Rückbildung von Kontaktstellen an Nervenzellen) von Bedeutung (Markowitsch und Welzer, 2005). Die Entwicklung von Dendriten und die Neubildung von Synapsen vollzieht sich noch mehrere Jahre postnatal (Serres, 2001) und Befunde für bedeutsame Veränderungen der grauen und auch weißen Masse noch während der Adoleszenz, die sich wiederum auf kognitive Funktionen auswirken, liefern z.B. De Bellis et al. (2001) oder Gogtay et al. (2004). Letztere Autoren untersuchten bei 4-21-Jährigen die Entwicklung der grauen Masse über einen Verlauf von 8-10 Jahren. Die Autoren fanden je nach Hirnregion heterogene Entwicklungsverläufe und sehen einen Zusammenhang zwischen der Reihenfolge der Cortexreifung und der funktionellen und kognitiven Entwicklung: Regionen, die mit basalen Funktionen zusammenhängen, reifen schneller, wohingegen Regionen, die mit komplexeren kognitiven Funktionen, wie z.B. Exekutivfunktionen, Aufmerksamkeit, Sprache oder der

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Integration von Gedächtnis zusammenhängen, erst später entwickelt sind (Gibson, 1991). Sensomotorische Regionen sind zuerst ausgereift, die lateralen Temporallappen hingegen weisen die späteste Entwicklung auf. Auch innerhalb des Temporallappens erfolgt eine unterschiedlich schnelle Ausreifung, so entwickeln sich die temporalen Pole früher als andere Regionen des Temporallappens. Der frontale Cortex entwickelt sich von posterior nach anterior, so dass präfrontale und orbitofrontale Regionen sich erst als Letztes entwickeln. Schließlich stellten Gogtay et al. (2004) bei Rechtshändern insgesamt eine frühere Ausreifung der linken Hemisphäre fest. Im Folgenden werden v. a. zwei für die Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses wichtige Gehirnbereiche, das limbische System sowie der Frontallappen näher beschrieben.

Limbisches System

Einige Autoren postulieren, dass der Mangel an Ausreifung limbischer Strukturen in der frühen Kindheit die erst späte Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses erklären könne. Ein noch nicht ausgereiftes limbisches System könne lediglich implizite Gedächtnisprozesse unterstützen (Nadel und Zola-Morgan, 1984; Schacter und Moscovitch, 1984). Dagegen sprechen jedoch Befunde, die bei Säuglingen Gedächtnisleistungen (z.B. Wiedererkennen) feststellen konnten, die ebenfalls vom limbischen System gesteuert werden (Rovee-Collier, Hayne & Colombo, 2001). Auch neuroanatomische Erkenntnisse belegen, dass viele Strukturen des limbischen Systems schon in den ersten Lebensmonaten entwickelt sind (Benes, Turtle, Khan & Farol, 1994; Arnold und Trojanowski, 1996), wobei Veränderungen des Hippocampus auch noch über das 5. Lebensjahr hinausgehend beschrieben wurden (Alvarado und Bachevalier, 2000; Gogtay et al., 2006). Die Entwicklung des limbischen Systems kann dennoch nicht vollständig die späte episodisch-autobiographische Gedächtnisentwicklung erklären.

Frontallappen

Es existieren zahlreiche Arbeiten die zeigen, dass sich der Frontallappen bis in die späte Adoleszenz oder ins junge Erwachsenenalter entwickelt (Huttenlocher, 1979; Huttenlocher und Dabholkar, 1997; Sowell, Delis, Stiles & Jernigan, 2001). Die Entwicklung des Stirnhirns ist auch für das Quellengedächtnis wichtig, was uns ermöglicht, die „Quelle“, d.h. den Ursprung einer Erinnerung zu bestimmen. Die Funktionen des Quellengedächtnisses sind für

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

das episodisch-autobiographische Gedächtnis wichtig und entwickeln sich ebenfalls erst ab dem 3. Lebensjahr (O'Neill und Gopnik, 1991; Perner, 1991; Perner und Ruffman, 1995; Perner, 2001). Außerdem ist der frontale Cortex, hierin insbesondere der orbitofrontale Cortex, auch für *Theory of mind* Fähigkeiten und *Self-Awareness* relevant (vgl. Kap. II 2.2.2). Diese Funktionen entwickeln sich ebenfalls erst in den ersten Lebensjahren mit der langsamen Entwicklung der genannten Hirnstrukturen (Stuss, 1991; Stuss und Anderson, 2004; Markowitsch und Welzer, 2005). Auch das differenzierte Verstehen von Gesichtsausdrücken, was ebenfalls primär eine Stirnhirnfunktion ist, entfaltet sich erst ab dem 14. Lebensjahr vollständig (Kolb, Wilson & Taylor, 1992). Dies belegt wiederum die langandauernden, kontinuierlichen Reifeprozesse des Frontallappens. Strukturelle Veränderungen im Frontallappen erfolgen durch die Entwicklung von Myelin, Dendriten- und Synapsen sowie Veränderungen der kortikalen Dicke (Huttenlocher, 1990; Pfefferbaum et al., 1994; Luciana und Nelson, 1998; Rubia et al., 2000; Thompson et al., 2000; Benes, 2001; Sampaio, 2001). Segalowitz und Davies (2004) konnten bei elektrophysiologischen Untersuchungen von 7-17-jährigen Kindern und 19-25-jährigen jungen Erwachsenen belegen, dass ereigniskorrelierte Potentiale im frontalen Cortex bis in die Adoleszenz hinein ausreifen. Des Weiteren konnten Klingberg, Vaidya, Gabrieli, Moseley & Hedehus (1999) bei einem Vergleich von Kindern (10-jährig) mit Erwachsenen (27-jährig) Unterschiede in der Myelinisierung und Entwicklung der weißen Masse im Frontallappen entdecken. Bei den Kindern fand sich signifikant weniger Myelin als bei den Erwachsenen, was wiederum für eine Ausreifung des Frontalcortex bis in das Erwachsenenalter spricht. Ebenso wächst das Volumen der weißen Masse im Frontalcortex bis ins Erwachsenenalter. Die Autoren schlussfolgern, dass die Entwicklung von Myelin eine Erklärung für die unterschiedlich schnelle Entwicklung diverser präfrontaler Funktionen sein könnte, da Myelin u. a. für die Übertragungsgeschwindigkeit verantwortlich ist (Ritchie, 1984). Weitere Befunde zeigen, dass sich der mittlere frontale Gyrus bis zum 16. Lebensjahr entwickelt und die Dichte der Synapsen erst zu diesem Zeitpunkt ausgereift ist (Huttenlocher, 1990; Huttenlocher und Dabholkar, 1997). Auch wenn bisherige Untersuchungen noch wenig differenzierte Befunde zur neuroanatomischen Entwicklung spezifischer Gehirnareale liefern, so dass ein Zusammenhang von neuronalen Veränderungen auf Gehirnebene und speziellen kognitiven, emotionalen und Gedächtnisfunktionen noch nicht ausreichend erforscht ist, lässt sich folgendes

zusammenfassen: Eine bis in die Adoleszenz und sogar ins frühe Erwachsenenalter hineinreichende Entwicklung von Gehirnstrukturen, die für das autobiographische Gedächtnis und für damit zusammenhängende Funktionen wichtig sind, ist zumindest für den frontalen Cortex und zum Teil für das limbische System belegt. In der vorliegenden Arbeit wurde das episodisch-autobiographische Gedächtnis bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen untersucht, da sich gerade zwischen dem Alter von 16 und 21 Jahren noch Veränderungen auf Gehirnebene zeigen können bzw. es in dieser Zeit zur Vervollkommnung der neuroanatomischen Bereiche kommt, die für das autobiographische Gedächtnis eine Rolle spielen. Nach der Darstellung der Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses werden im nachfolgenden Kapitel theoretische Modelle dargestellt.

2.3 Theorien zum episodisch-autobiographischen Gedächtnis

Bisher existiert keine Theorie, die die Komplexität des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses mit all seinen Facetten umfassend erklärt. Die Ideen von Tulving, die das Verständnis und Wissen über das autobiographische Gedächtnis in besonderer Weise geprägt haben, wurden bereits an unterschiedlichen Stellen mehrfach dargestellt, v. a. in Kapitel 1.3.2 mit der Darstellung der fünf LZG-Systeme und damit zusammenhängend dem SPI-Modell sowie in Kapitel 2.1 und 2.2 mit der Definition und Entwicklungsbeschreibung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses. Im Rahmen der theoretischen Annahmen über das episodisch-autobiographische Gedächtnis ist besonders die fortwährende Debatte zu erwähnen, inwiefern die Beteiligung des medialen Temporallappens kontinuierlich oder aber lediglich zeitabhängig erfolgt. Diese Debatte wird v. a. durch zwei gegensätzliche Theorieperspektiven abgebildet: Durch die Theorie der multiplen Spuren (*multiple trace theory*) einerseits und das Konsolidierungsmodell (*standard consolidation model*) andererseits, die in Kapitel 1.5 bereits kurz erwähnt wurden. Auf beide wird nachfolgend näher eingegangen. Darüber hinaus sollen die Idee der kognitiven Landkarten (*cognitive map theory*), sowie Conways Ansatz kurz erläutert werden. Schließlich endet das Kapitel mit einer neueren und integrativen Theorievorstellung von Markowitsch und Welzer, in der bio-psycho-soziale Faktoren mitberücksichtigt werden und somit einen umfassenderen Blick auf das autobiographische Gedächtnis ermöglichen.

2.3.1 Konsolidierungstheorie (*Standard consolidation model*)

Bereits Marr (1970; 1971) formulierte die ersten Ideen zur Konsolidierung von Gedächtnisprozessen. Er ging davon aus, dass der Hippocampus als Schnellspeicher tägliche Ereignisse speichert, diese im Schlaf erneut durchlaufen werden und dann in den Cortexbereich zur weiteren Verarbeitung weitergegeben werden. Der Hippocampus dient als eine Art zeitlich begrenzte Zwischenstation. Auf diesen Ideen beruhen auch jüngere Konsolidierungstheorien (*standard consolidation model (SCM)*). Alvarez und Squire (1994; 1995a) nehmen an, dass der Hippocampus eine zeitabhängige Funktion hat und bei rezenteren und älteren Erinnerungen nicht gleichermaßen involviert ist. Der Hippocampus speichert eine Gedächtnisspur und hat eine temporäre Funktion. Die Beteiligung des Hippocampus und diencephaler Strukturen nimmt mit zunehmender Verlagerung der Konsolidierung in den Neocortex ab: Während der Hippocampus zu Beginn (laut Autoren bis zu Monaten oder auch Dekaden) der Konsolidierung eine wichtige Rolle spielt, übernehmen später neocorticale Strukturen den Abruf abgelagerter Gedächtnisspuren, so dass der Hippocampus dann nicht länger benötigt wird. Der Hippocampus hat somit die Aufgabe der vorübergehenden Speicherung und des Abrufs, während neocorticale Regionen als permanenter Speicherort für Langzeitgedächtnisinhalte fungieren. Dabei wird von einer starken Vernetzung von medial temporalen und neocorticalen Strukturen ausgegangen (Frankland und Bontempi, 2005). Die Konsolidierungstheorie unterscheidet nicht zwischen semantischen und episodischen Gedächtnisinhalten, sondern geht bei beiden Systemen von einer zeitbegrenzten Funktion medialer Temporallappenstrukturen aus (Squire und Alvarez, 1995a; Bayley, Hopkins & Squire, 2003). Der Hippocampus wird demnach für den Abruf rezenter Gedächtnisinhalte benötigt, nicht aber für ältere Erinnerungen unabhängig davon, um welche Art des Gedächtnisinhaltes es sich handelt. Laut Konsolidierungstheorie führen Läsionen im medialen Temporallappen und insbesondere im Hippocampus zu einer zeitmodulierten retrograden Amnesie, wobei ältere Erinnerungen nicht beeinträchtigt sind. Zeitlich überdauernde Störungen des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses treten folglich nur auf, wenn über den Hippocampus hinaus auch neocorticale Strukturen Schädigungen auftreten. Eine Reihe von Studien belegen die Konsolidierungstheorie (Westmacott, Leach, Freedman & Moscovitch, 2001; Niki und Luo, 2002; Piefke et al., 2003), jedoch zeigen auch zahlreiche Studien, dass der Hippocampus und mediale Temporallappenstrukturen, insbesondere bei autobiographischen Gedächtnisprozessen,

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

über zahlreiche Lebensphasen hinweg stabil aktiviert bleiben. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit auch diese Befunde zu erklären und zwischen verschiedenen Gedächtnissystemen zu differenzieren, was die im Folgenden aufgeführte Theorie multipler Gedächtnisspuren mitberücksichtigt.

2.3.2 Theorie multipler Spuren (*Multiple Trace Theory*)

Nadel und Moscovitch (1997) postulieren in ihrer *multiple trace theory* (MTT), im Gegensatz zur oben beschriebenen Konsolidierungstheorie, dass der Hippocampus eine lebenslange Funktion beim Abruf von Erinnerungen inne hat und damit nicht einer zeitlichen Modulation unterliegt (vgl. auch Moscovitch und Nadel, 1998; Nadel und Land, 2000a; Nadel, Samsonovich, Ryan & Moscovitch, 2000b; Rosenbaum et al., 2001). Wiederum ähnlich zur Konsolidierungstheorie gehen die Autoren davon aus, dass hippocampale Strukturen bei der Einspeicherung und beim Abruf von deklarativen Gedächtnisinhalten mit dem Neocortex interagieren und ein hippocampales-neocorticales Netzwerk bilden. Durch jeden erneuten Abruf bilden sich multiple Spuren im Hippocampus, die mit corticalen Netzwerken verlinkt werden. Anders als die Konsolidierungstheorie gehen die Autoren davon aus, dass episodische Inhalte stärker als semantische Inhalte von medialen Temporallappenstrukturen abhängig sind (Nadel und Moscovitch, 1997; Moscovitch und Nadel, 1999; Nadel et al., 2000b). Bei der Speicherung und beim Abruf episodischer Informationen ist der hippocampale Komplex stets beteiligt, wohingegen semantische Gedächtnisinhalte auch im Neocortex abgelagert und somit unabhängig vom Hippocampus abgerufen werden können, so dass sie von hippocampalen Schädigungen unberührt bleiben, wenn ausreichend Zeit seit der Speicherung vergangen ist. Moscovitch et al. (2005) und Rosenbaum et al. (2001) erweitern die Theorie, die zunächst keine zeitmodulierende Funktion des Hippocampus postulierte genau dahingehend, dass beim Abruf semantischer Gedächtniselemente im Gegensatz zu episodischen Inhalten eine zeitmodulierende Beteiligung des Hippocampus vorliegen kann. Des Weiteren ergänzen die Autoren, dass diejenigen semantischen Erinnerungen, die episodischen Gedächtnisinhalten v. a. durch detaillierten Raumbezug ähneln, nicht zeitabhängig und damit dauerhaft auf die Intaktheit des Hippocampus angewiesen sind. Die Theorie besagt weiterhin, dass die Größe und Ausdehnung des hippocampalen Schadens wesentlich zum Ausmaß des Abrufdefizits beiträgt. Kleinere Schädigungen betreffen zunächst den Abruf rezenter episodischer Erinnerungen, während

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

ältere Erinnerungen durch vermehrte Spurenbildungen resistenter sind. Bei vollständigen und ausgedehnten hippocampalen Schädigungen können autobiographische Informationen nicht mehr abgerufen werden, unabhängig davon wie alt sie sind, wohingegen weit zurückliegende semantische Inhalte noch abrufbar bleiben, weil sie mehr durch neocorticale Areale gesteuert werden können. Es gibt zahlreiche Studien, die die Theorie multipler Spuren bestätigen (Gilboa, Winocur, Grady, Hevenor & Moscovitch, 2004b; Steinvorth et al., 2005). Steinvorth et al. (2005) finden bei zwei Patienten mit bilateralen medialen Temporallappenschädigungen zeitlich überdauernde Beeinträchtigungen, welche bei autobiographischen Gedächtnisinhalten stärker ausgeprägt waren als bei semantischen. Auch Maguire et al. (2001b) finden in ihrer Studie keine zeitlimitierte Aktivierung des Hippocampus, sondern zeigen eine lebenslange Bedeutsamkeit dieser Struktur auf und bestätigen eine stärkere Beteiligung beim autobiographischen als beim semantischen Abruf (vgl. auch Ryan et al., 2001). Die Gemeinsamkeit zur Konsolidierungstheorie besteht darin, dass die erneute Aktivierung von Erinnerungen eine Reorganisation ebnet. Der größte Unterschied beider Theoriekonzepte liegt in der Annahme, dass nach der Konsolidierungstheorie diese Reorganisation in den corticalen Netzwerken stattfindet, hingegen laut MTT innerhalb des Hippocampus, wodurch seine zeitstabile und unabdingbare Funktion deutlich wird.

2.3.3 Theorie der kognitiven Landkarte (*Cognitive map theory*)

Die Theorie der kognitiven Landkarte (*cognitive map theory* O'Keefe und Nadel, 1978) postuliert, dass der Hippocampus räumliche Repräsentationen/Landkarten der Umwelt erstellt. Es werden kognitive Karten der Umgebung und damit von Geschehnissen konstruiert und gespeichert. Erinnerungen an räumliche Positionen können so gespeichert werden. Episodische Ereignisse sind folglich in den Repräsentationen/Landkarten eingebunden (Burgess, Maguire & O'Keefe, 2002). Für die Aufnahme und permanente Speicherung der räumlichen Information aus der Umgebung ist die Aktivität bestimmter hippocampaler Neurone, die als Ortszellen (*place cells*) bezeichnet werden, verantwortlich. Im Rahmen der Theorie wird nicht zwischen rezenten und weiter zurückliegenden kognitiven Landkarten unterschieden. Die Theorie postuliert weiterhin, dass das episodische Gedächtnis vom Hippocampus gesteuert wird, da der Raumbezug einen Aspekt von persönlichen Erlebnissen darstellt. Das semantische Gedächtnis ist hingegen Raum- und Kontextfrei

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

(O'Keefe und Nadel, 1978; Burgess und Hitch, 2005). Besonders die detaillierten und lebhaften Erinnerungen sollten im Falle einer Hippocampuschädigung für die gesamte Lebensspanne beeinträchtigt sein und auch hier scheint wie bei der Theorie multipler Spuren eher die Ausdehnung und Ausprägung der Schädigung eine wichtige Rolle zu spielen als zeitliche Aspekte.

Die drei bisher dargestellten Theorien beinhalten verschiedene Vorhersagen in Bezug auf Läsions- und Bildgebungsstudien. In einem Review der Läsionsstudien konnten Fujii, Moscovitch & Nadel (2000) feststellen, dass die Mehrheit der Studien die Theorie multipler Spuren im Vergleich zur Konsolidierungstheorie bestätigen. Es zeigte sich, dass bei vollständiger Schädigung des medialen Temporallappens alte episodische Gedächtnisinhalte schwer beeinträchtigt waren. Entsprechend der Vorhersage aller drei dargestellten Theorien bestätigten die Studien, die im Review eingeschlossen waren, dass sich bei semantischen Ereignissen ein zeitlicher Gradient zeigte. Bei einer Ausdehnung der Läsion in den Neocortex umfasst die Beeinträchtigung auch beim semantischen Abruf eine weitaus größere Lebensspanne. Inwiefern die Theorie der kognitiven Landkarte in neuronalen Untersuchungen Bestätigung findet, wurde nicht untersucht.

2.3.4 Theorie nach M. Conway

In Conways theoretischem Verständnis des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses (Conway und Pleydell-Pearce, 2000b) geht er von einem engem Zusammenhang zwischen diesem Gedächtnissystem und dem Selbst aus: Das Selbst und vor allem die Ziele des Selbst dienen als Kontrollprozesse, die den Aufbau von Erinnerungen modulieren. Das autobiographische Wissen definiert die Ziele des Selbst und emotionale autobiographische Erinnerungen entstehen aus der Erfahrung von Zielerreichung oder Zielverfehlung. Im Modell von Conway und Pleydell-Pearce (2000b) verstehen die Autoren autobiographische Erinnerungen als vorübergehende, dynamische, mentale Konstruktionen innerhalb eines Selbst-Gedächtnis-Systems (*self-memory-system, SMS*). Autobiographische Erinnerungen werden von einer zugrundeliegenden Wissensbasis (*knowledge base*) erstellt und von zentralen, exekutiven Kontrollprozessen geregelt. Diese Kontrollprozesse innerhalb des SMS stimmen den Zugang zur Wissensbasis ab, indem sie Hinweisreize, die das autobiographische Wissenssystem aktivieren, ausformen und somit spezifische Erinnerungen bilden. Darüber

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

hinaus postulieren die Autoren, dass autobiographische Erinnerungen drei verschiedene Spezifitätslevel besitzen: Lebensphasen (*lifetime periods*), allgemeine Ereignisse (*general events*) und ereignisspezifisches Wissen (*event-specific knowledge*). Diese drei Ebenen stellen gemeinsam die autobiographische Wissensbasis dar und sind hierarchisch angeordnet wie Abb. 11 zeigt:

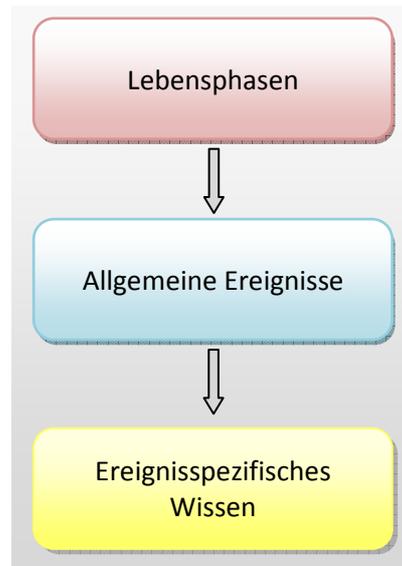


Abb. 11: Die autobiographische Wissensbasis: Hierarchische Unterteilung (modifiziert nach Conway und Pleydell-Pearce, 2000b)

Unter Lebensphasen verstehen die Autoren allgemeines Wissen über wichtige Personen, Orte, Aktivitäten und Pläne sowie Eigenschaften einer Phase. Thematisches Wissen über alltägliche Merkmale der Lebensphase und Wissen über die zeitliche Dauer der Phase sind ebenfalls enthalten (Bsp: als ich an der Uni war, als ich mit Tom zusammen war etc.). Erinnerungen auf Ebene der allgemeinen Ereignisse sind im Vergleich zu solchen auf der Ebene von Lebensphasen spezifischer und heterogener. Sowohl wiederholte Ereignisse (Salsa Kurs jeden Mittwoch) als auch einzelne Ereignisse (meine Reise nach Rom) gehören zu den allgemeinen Ereignissen. Insgesamt enthalten allgemeine Ereignisse lebhaftere Erinnerungen von Erlebnissen, die eine umschriebeneren Zeitphase umfassen. Sie sind thematisch organisiert, dienen der Zielerreichung und Selbstdefinition. Die Ebene des Ereignis-spezifischen Wissens enthält schließlich Erinnerungen, die ereignisspezifische Details umfassen. Lebendigkeit und Bildhaftigkeit (visuelle Vorstellung) kennzeichnen diese Erinnerungsdetails. Zunächst liegen zahlreiche perzeptuelle Hinweise vor, die dann mit allgemeinen Ereignissen und den Lebensphasen in Verbindung gebracht werden. Das

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Ereignis-spezifische Wissen steht im Zusammenhang mit einem allgemeinen Ereignis, das wiederum mit einer oder mehreren Lebensphasen assoziiert ist.

Ein spezifisches autobiographisches Ereignis ist demnach ein stabiles Muster von Aktivierungen der genannten drei autobiographischen Wissens Ebenen. Das Selbst-Gedächtnis-System enthält die autobiographische Wissensbasis und Ziele des Arbeits-Selbst (*working-self*). Die Idee des Arbeits-Selbst ist angelehnt an das Konzept des Arbeitsgedächtnisses von Baddeley (vgl. Kap. II 1.2). Das Arbeits-Selbst enthält Ziele und interagiert mit der Wissensbasis. Gemeinsam stellen sie ein Abrufmodell dar. Zusammenfassend ist das SMS ein übergeordnetes Gedächtnissystem, was aus einer Wissensbasis und einem Arbeits-Selbst mit verschiedenen hierarchisch geordneten Zielen besteht.

Die verschiedenen Bausteine des autobiographischen Gedächtnisses nach Conway sind mit spezifischen Hirnarealen verknüpft, so ist das Arbeits-Selbst eher mit frontalen, anterior temporalen Regionen v.a. der linken Hemisphäre verbunden, während die autobiographische Wissensbasis eher mit rechtshemisphärisch oder bilateralen posterioren Neocortexbereichen verknüpft ist.

2.3.5 Bio-psycho-soziales Entwicklungsmodell

Der Ansatz von Markowitsch und Welzer (Markowitsch und Welzer, 2005; Welzer und Markowitsch, 2005), das autobiographische Gedächtnis in einem integrativen Modell verschiedener Wissenschaftsperspektiven umfassend darzustellen, ist in dieser Form ein ganz neuer und fortschrittlicher Ansatz. Dieser Ansatz beruht vor allem auf einer langjährigen interdisziplinären Zusammenarbeit. Die Basis des Modells stellt die Idee dar, dass das autobiographische Gedächtnis ein Kontinuum darstellt, welches biologische und soziale Entwicklungsdeterminanten umfasst (vgl. Abb. 12).

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

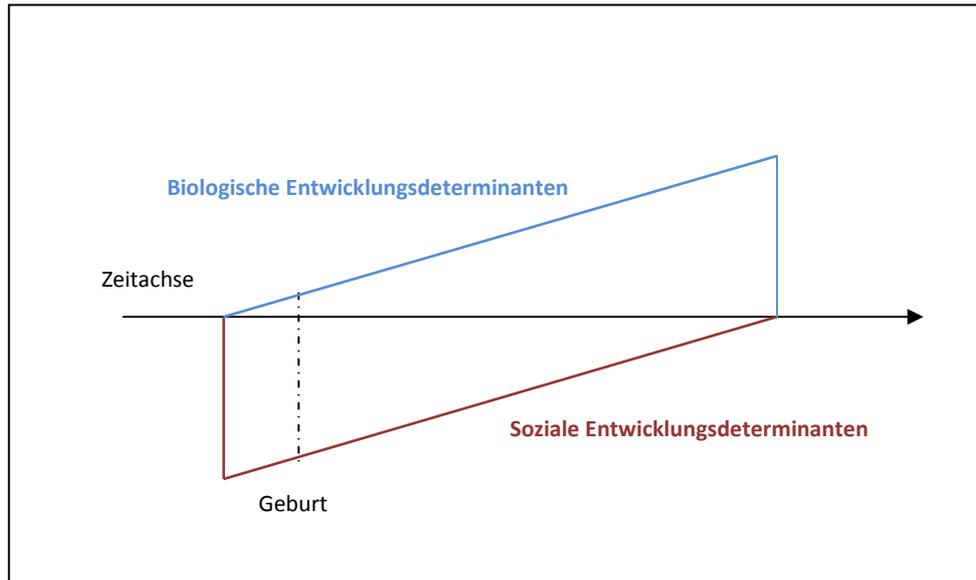


Abb. 12: Das bio-psycho-soziale Entwicklungsmodell des autobiographischen Gedächtnisses (modifiziert nach Markowitsch und Welzer, 2005)

Wie das Modell in Abb. 12 illustriert, spielen in der frühen Kindheit eher biologische Determinanten wie z.B. Hirnreifungsprozesse eine wichtigere Rolle. Mit dem Heranwachsen verlagert sich das Gewicht stärker auf soziale Entwicklungsdeterminanten wie Kommunikation und soziale Interaktion, die kulturell bedingt sind. Beide Faktoren bleiben jedoch lebenslang relevant, wenngleich sich das Gewicht verlagert. Biologische Reifungsprozesse und soziale Umweltbedingungen interagieren lebenslang miteinander, was die Bedeutung einer integrativen, Schulen übergreifenden Konzeption des autobiographischen Gedächtnisses verdeutlicht. In ihrem bio-psycho-sozialen Entwicklungsmodell vereinen die Autoren verschiedene Ideen und Schwerpunkte aus entwicklungspsychologischer Perspektive aber auch neurowissenschaftliche Ansätze und sozialpsychologische Ideen. Die Autoren gehen z.B. davon aus, dass die Ontogenese des autobiographischen Gedächtnisses am Besten durch den kumulativen Erwerb verschiedener Kompetenzen wie z.B. Sprachentwicklung (Nelson, 1993, 1996) und Selbstentwicklung (Howe, 2000; Howe, 2003) zu erklären ist und nicht durch eine der beiden Komponenten allein. Dabei bezeichnen Markowitsch und Welzer (2005) die verschiedenen Kompetenzen als *Formate*: Insgesamt fünf Formate prägen die Ontogenese (vgl. Abb. 13), daher bezeichnen sie ihren Ansatz auch als „formative Theorie der Gedächtnisentwicklung“.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Format I	Kommunikativität	Ab 0 Monaten
Format II	Kommunikationen, protonarrative Sequenzen, mentale Ereignisrepräsentationen	Ab 3 Monaten
Format III	Gemeinsame Aufmerksamkeit	Ab 9 Monaten
Format IV	Verbale Kommunikation, Interaktion	Ab 12 Monaten
Format V	Intersubjektivität	Ab 36 Monaten

Abb. 13: Entwicklung verschiedener Formate nach der formativen Theorie der Gedächtnisentwicklung (modifiziert nach Markowitsch und Welzer, 2005)

Die unterschiedlichen Fähigkeiten lösen sich nicht mit zunehmender Entwicklung einer neuen Kompetenz auf, sondern die früher gewonnenen bleiben erhalten. So passiert es auch auf neuronaler Ebene, mit Ausreifung neuer Strukturen, bleibt die Funktion zuvor ausgereifter Areale dennoch bestehen und interagiert mit den neuen Entwicklungsprozessen. Insbesondere die Tatsache, dass die neuronale Entwicklung und Hirnreifungsprozesse auch postnatal in starkem Maße voranschreiten und dadurch von kulturellen und sozialen Aspekten beeinflusst werden, macht deutlich, dass es einer Integration sozial- und naturwissenschaftlicher Forschung bedarf. Das nachfolgend aufgeführte Entwicklungsmodell stellt zusammenfassend dar, wie die Autoren die neurowissenschaftliche und sozialwissenschaftliche Perspektive verbinden.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

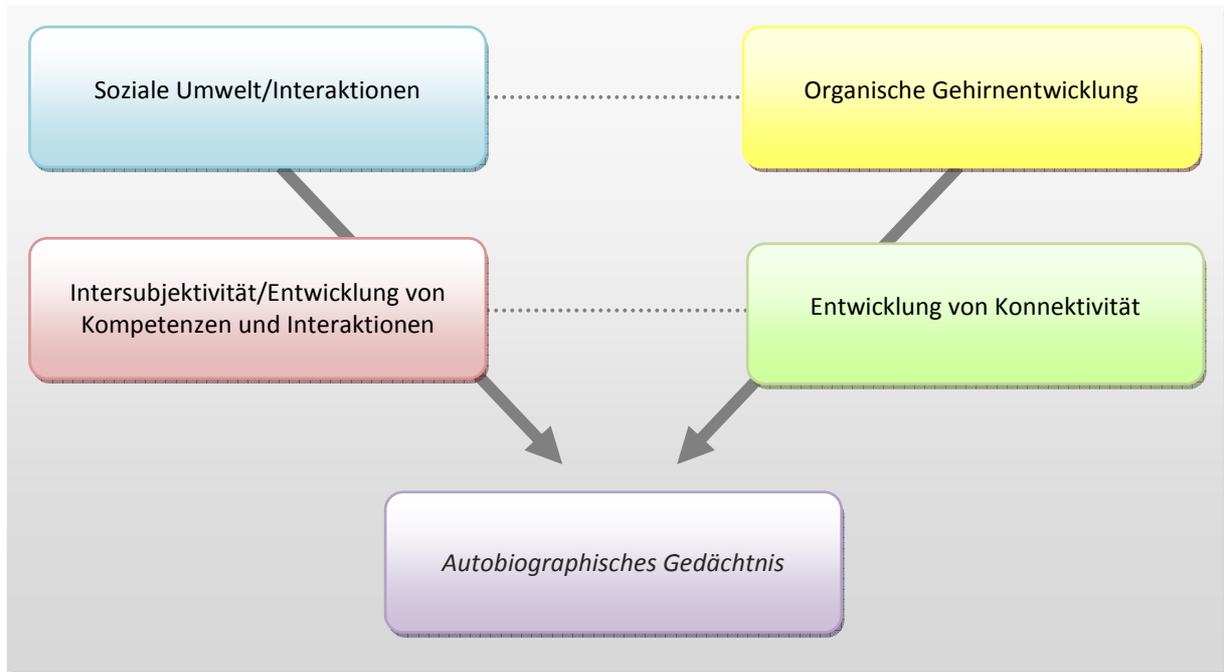


Abb.14: Entwicklungsmodell des autobiographischen Gedächtnisses (Welzer und Markowitsch, 2005) aus der gemeinsamen Betrachtung der neurowissenschaftlichen und sozialwissenschaftlichen Perspektive (modifiziert nach Welzer und Markowitsch, 2005)

Im oberen Teil der Abbildung sind Umweltfaktoren und postnatale Hirnreifungsprozesse als wichtige allgemeine Elemente aufgeführt. Diese Faktoren beeinflussen einerseits die Entwicklung von individuellen Kompetenzen, andererseits die Entwicklung von Konnektivität (mittlere Ebene im Modell), die ebenso das episodisch-autobiographische Gedächtnis prägen. Diese Ebene der Intersubjektivität und Konnektivität stellt die Wechselbeziehung zwischen der Umwelt und genetischen Prädispositionen in der Entwicklung und Ausreifung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses dar. Durch die Ausreifung bestimmter Hirnregionen können sozial relevante Informationen zunehmend gefiltert und bewertet werden, womit die Entwicklung von autobiographischem Gedächtnis zunehmend möglich wird. Die Autoren verstehen das autobiographische Gedächtnis als ein „biokulturelles Relais zwischen Individuum und Umwelt“. Es sorgt für eine subjektive Kontinuität, auch wenn die Umwelt und die individuellen Anforderungen sich verändern. Das episodisch-autobiographische Gedächtnis ist eine bio-psycho-soziale Instanz, die die Verbindung, das Relais zwischen Umwelt und Individuum herstellt.

Nachdem verschiedene theoretische Modelle zum episodisch-autobiographischen Gedächtnis dargestellt wurden, wird im nächsten Kapitel ein Überblick über die Untersuchung und Operationalisierung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses gegeben.

2.4 Erhebungsmethoden und Operationalisierung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses

In diesem Kapitel werden zunächst einige Erhebungsmethoden zur Erfassung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses beschrieben. Anschließend werden die verschiedenen Designs und Darbietungsweisen in fMRT-Untersuchungen dargelegt.

2.4.1 Erhebungsmethoden des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses

Es existieren diverse Methoden, um Erinnerungen des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses zu erfassen und für bildgebende Studien zu operationalisieren. Vor der Etablierung autobiographischer Interviews wurde vorwiegend die Methode der Assoziation angewandt, die auch gegenwärtig noch in einigen Studien Anklang findet. Darüber hinaus besteht die Möglichkeit, über Angehörige, Ereignisse zu erfragen sowie eine prospektive Vorgehensweise. All diese Methoden werden im Folgenden beschrieben. Auf die verschiedenen Interviewverfahren wird dabei das Hauptaugenmerk gelegt, da in der vorliegenden Arbeit die Interviewtechnik zur Erhebung der autobiographischen Stimuli angewandt wurde.

Methode der Assoziation - Crovitz Test

Galton (Galton, 1879) entwickelte ursprünglich die erste Methode, um das episodisch-autobiographische Gedächtnis zu erfassen. Indem er selbst als Versuchsperson fungierte, erstellte er eine Liste von Wörtern und assoziierte zu jedem Wort Erinnerungen aus der eigenen Biographie. Dabei fiel ihm auf, dass er besonders viele Erinnerungen aus der Phase des Teenager- und Jugendalters generierte (ca. 39%) sowie aus dem Erwachsenenalter (46%). Aus der unmittelbarsten Lebensphase erinnerte er lediglich 15%. Zum Zeitpunkt dieser ‚Selbststudie‘ war Galton 57 Jahre alt. Die Auswahl seiner Hinweisreize bestand aus eher unüblichen Wörtern und die Lebensphasen waren willkürlich festgelegt. Außerdem konnte ein Raum-Zeitbezug, sowie der persönliche Bezug schwer kontrolliert werden. Die Methode von Galton wurde erst relativ spät weiterentwickelt: Crovitz und Schiffmann (1974) erweiterten die Assoziationsmethode, indem der Zeit- und Ortsbezug, sowie der Detailreichtum miterfasst und bewertet werden konnte. Durch Familienangehörige wurde eine Verifizierung der autobiographischen Ereignisse gewährleistet. Auf der Crovitz und

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Schiffmann-Technik (Crovitx und Schiffmann, 1974) basierend, wird bis heute das Abrufen autobiographischer Ereignisse durch Wortlisten mit allgemeinen Hinweisreizen (*generic cues*) für bildgebende Studien verwendet (z.B. Conway et al., 1999; Ryan et al., 2001). Der Vorteil der Assoziationsmethode, bei der die Hinweiswörter in der Regel direkt im Scanner präsentiert werden, liegt vor allem in der Vermeidung einer vorausgegangenen Abrufepisode in Form eines Interviews, die die Gehirnaktivierung beeinflussen kann. Außerdem lässt sich durch die freie Assoziation auch der Suchprozess des Gedächtnisses mitverfolgen. Durch das Fehlen von Lebensphaseneinteilungen kann jedoch kaum eine Aussage über das Alter und den Inhalt abgerufener Erinnerungen getroffen werden. Ebenso ist die Einschätzung der Genauigkeit einer Erinnerung nicht erfassbar. Das Assoziieren von Erinnerungen mit bestimmten Worten als Abruf episodischer Inhalte ist eher geeignet, um das episodische Gedächtnis und weniger um spezifische autobiographische Inhalte zu untersuchen, jedoch nicht um autobiographische Inhalte im Sinne der gegenwärtigen Definition von Tulving zu erforschen (vgl. Kapitel II 2.1.2). Daher werden zunehmend halbstrukturierte Interviews zur Erhebung verwendet.

Autobiographische Interviews

Autobiographische Interviews oder auch *Pre-Scan Interviews* erfolgen einige Zeit vor der bildgebenden Untersuchung. Die Zeitabstände variieren in den bisherigen Studien von nur wenigen Tagen vor dem Scan (Rekkas und Constable, 2005a) bis zu mehreren Wochen (Piefke et al., 2003; Maguire und Frith, 2003a). Bei einem autobiographischen Interview berichten die Probanden von Ereignissen aus ihrem Leben. Je nach Verfahren erfolgt das Interview vorwiegend auf freiem Abruf basierend oder strukturierter und umfasst bestimmte Lebensphasen. Eines der standardisiersten und bekanntesten Verfahren zur Erfassung des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses ist das ***Autobiographical Memory Interview (AMI)*** von Kopelman et al. (1989; 1990). Es wurde von Calabrese, Babinsky & Markowitsch (1997) ins Deutsche übersetzt und heißt ***Autobiographisches Gedächtnisinterview (AGI)***. Die folgenden Beschreibungen gelten gleichermaßen für die englische Originalversion von Kopelman und die deutsche Übersetzung. Es handelt sich dabei um ein semi-strukturiertes Interview, anhand dessen autobiographische Fakten (z. B. Adresse, Name der Schule) und autobiographisch-episodische Erlebnisse (z. B. Hochzeit, Ereignis aus der Schule, Erlebnis mit Geschwistern) erfasst werden. Das Autobiographische

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Gedächtnisinterview bezieht drei Lebensphasen mit ein: Kindheit (Vorschulalter bis ca. 18. Lebensjahr), frühes Erwachsenenalter (ab dem 18. Lebensjahr) und jüngere Vergangenheit/aktuelle Lebensumstände (des letzten Lebensjahres). Pro Lebensphase sollen fünf autobiographische Fakten genannt werden, sowie drei autobiographisch-episodische Erlebnisse. Als Abrufhilfe können Stichworte wie z.B. „erster Arbeitstag“, „erster Schultag“, „Erlebnis mit Kommilitonen“ etc. gegeben werden. Für die Beurteilung der persönlichen, autobiographischen Erlebnisse sind Detailreichtum sowie Genauigkeit des Zeitpunktes und Ortes entscheidend. Das AGI oder AMI kann bei Personen ab dem 18. Lebensjahr eingesetzt werden und ist besonders geeignet, um amnestische Patienten von gesunden Kontrollen zu differenzieren. So konnten Kopelman et al. (1989) in einer Studie zur Validierung des AMIs zeigen, dass bei gesunden Kontrollen ein so genannter *Recency Effect* auftrat d.h., dass unmittelbare Erlebnisse besser erinnert werden als weiter zurückliegende, während die amnestischen Patienten eine verminderte Abrufleistungen darin zeigten. Der Vorteil des Autobiographischen Gedächtnisinterviews liegt vor allem in der systematischen und vom Versuchsleiter kontrollierbaren Abrufmodalität, die die gesamte Lebensspanne umfasst. Außerdem existiert ein standardisiertes Auswertungsverfahren mittels Rating-Skala. Des Weiteren bietet das AMI oder AGI die Möglichkeit, autobiographisch-episodische Erlebnisse von autobiographisch-semanticen Inhalten (autobiographische Fakten) zu unterscheiden. Bei einem weiteren Interviewverfahren, dem **Autobiographischen Interview** nach Levine, Svoboda, Hay, Winocur & Moscovitch (2002) werden die Probanden aufgefordert, autobiographische Erinnerungen aus fünf verschiedenen Lebensphasen frei abzurufen. Die fünf Lebensphasen umfassen die frühe Kindheit (bis zum 11. Lebensjahr), die Adoleszenz-Teenager Jahre (11.-17. Lebensjahr), das frühe Erwachsenenalter (18.-35. Lebensjahr), das mittlere Alter (35.-55. Lebensjahr) und das letzte Lebensjahr. Aus jeder Lebensphase soll ein Erlebnis abgerufen werden. Bei jüngeren Versuchspersonen wird die Phase des mittleren Alters z.B. durch den Abruf eines zweiten Ereignisses aus der frühen Kindheit ersetzt. Den Probanden wird eine Liste mit 100 typischen Lebensereignissen als Stichwörter vorgegeben, anhand der sie dann ein eigenes Ereignis abrufen sollen. Das Interview unterscheidet episodische von nicht episodischen Teilen des autobiographischen Gedächtnisses. Zu den nicht episodischen Teilen gehören z.B. semantische Informationen und wiederholte Handlungen. Das Interviewverfahren von Levine et al. (2002) ist ein standardisiertes Bewertungssystem, das eine zusätzliche Erfassung episodischen Wiedererlebens darstellt. Im

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Vergleich zum AMI von Kopelman et al (1989) verwenden Levine et al. (2002) kein getrenntes, strukturiertes Interview zur Erhebung der semantischen Fakten der Biographie, sondern entnehmen die semantischen und episodischen Anteile einem erzählten Erlebnis. Es gibt verschiedene Abrufmodalitäten: Zunächst erfolgt ein freier Abruf (*recall*). In einem nächsten Schritt (*general probe*) ermutigt der Versuchsleiter den Probanden, nochmals nachzudenken. In dem spezifischen, strukturierten Interviewteil stellt der Interviewer Detail-Fragen zum berichteten Ereignis. Die Fragen beziehen sich auf fünf verschiedene Kategorien: Das Ereignis per se, den Zeitpunkt, die zeitliche Einordnung im Kontext vorheriger und nachfolgender Ereignisse, den Ort, die sensorischen Informationen und die Emotionen/Gedanken. Dieser detaillierte Interviewteil wird erst durchgeführt, nachdem für alle fünf Lebensphasen je ein Ereignis frei abgerufen wurde. Bei der Auswertung werden die Ereignisse nach externen Anteilen (nicht-episodischen) und internen (episodischen) unterteilt. Der allgemeine episodische Detailreichtum wird auf einer sechsfach abgestuften Skala bewertet, da diese Bewertung besonders wichtig ist. Das Autobiographische Interview ist insgesamt ein Verfahren, das die Einschätzung episodischer und semantischer Anteile autobiographischer vergangener Erinnerungen ermöglicht.

Das **Bielefelder Autobiographische Gedächtnis Interview (BAGI)** (Fast, Fujiwara & Markowitsch, 2006) ist ein strukturiertes Interview, das auf dem *Autobiographical Memory Interview* von Kopelman et al. (1990) und dem Autobiographischen Interview von Levine et al. (2002) basiert. Es umfasst Fragen zu autobiographisch-episodischen Inhalten (detaillierte Fragen zu bestimmten persönlichen Ereignissen wie z.B. erster Schultag oder Hochzeitstag) und autobiographisch-semantischen Inhalten (Fakten über die eigene Person wie Name der Grundschule oder frühere Adressen). Es werden fünf verschiedene Lebensabschnitte erfragt: Vorschulalter, Grundschulalter, weiterführende Schule, frühes Erwachsenenalter und jüngere Vergangenheit. Am Anfang jeder Lebensphase wird das semantische Wissen über die eigene Biographie abgerufen. Zu jedem Lebensabschnitt erfolgen dann drei abgestufte Abrufarten: freier Abruf, Abruf mit Hinweisen, Rekognition. Pro Lebensabschnitt sollen drei Ereignisse abgerufen werden. Zunächst soll ein persönliches Ereignis frei abgerufen werden, dabei kann ein Stichwort aus einer Auswahlliste gewählt werden (z.B. Erlebnis mit Kindergärtnerin oder erster Kuss) oder frei abgerufen werden. Danach sollen zwei weitere Ereignisse frei abgerufen werden, darunter ein emotional bedeutsames und beide sollen kurz beschrieben werden. Nach dem freien Abruf wird der Proband aufgefordert, eines der

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

beiden zuvor generierten Ereignisse gemäß bestimmter Vorgaben detaillierter zu beschreiben (z.B. Tageszeit, Alter, Wetter, anwesende Menschen). Anschließend wird nach der subjektiven Bewertung der Originalität, der Bildhaftigkeit und Genauigkeit des Ereignisses gefragt, um die Qualität der Erinnerungen zu erfassen. Die beschriebene Abfragemodalität gilt für jeden Lebensabschnitt. Bei der Bewertung wird ein semantischer Index für den Abruf der autobiographischen Fakten errechnet und zwei episodische Indices: Einer zum freien Erinnern, anhand dessen beurteilt wird, ob es sich um die Beschreibung einer Periode über die Lebenszeit hinweg handelt, um ein allgemeines Ereignis oder um ein spezifisches, singuläres Ereignis. Ein zweiter episodischer Index wird aus den erinnerten Details für das ausgewählte Ereignis pro Lebensabschnitt berechnet. Aus dem semantischen und episodischen Index wird ein Gesamtindex berechnet.

Schließlich ist der ***Test Episodique de Mémoire du Passé autobiographique (TEMPau)*** nach Piolino et al. (2006) zu erwähnen: Dabei handelt es sich um einen semi-strukturierten Fragebogen, der die Fähigkeit erfasst, spezifische und detaillierte Ereignisse abzurufen. Bei der Konstruktion wurde die subjektive Erfahrung des Abruferlebens und die Ich-Perspektive berücksichtigt, sowie die Spezifität der Erinnerung miteinbezogen. Der TEMPau umfasst wie der BAGI (Fast et al., 2006) und das Autobiographische Interview von Levine (Levine et al., 2002) Erinnerungen aus fünf Lebensphasen (0-17 Jahre, 18-30 Jahre, älter als 30 Jahre bis zu den letzten fünf Lebensjahren, die letzten fünf Lebensjahre bis auf das letzte Lebensjahr, letztes Lebensjahr). Jüngere Probanden (21-34 Jahre alt) werden aufgefordert, drei anstatt fünf Lebensphasen abzurufen, dabei werden die 2. und 3. Lebensphase weggelassen (Piolino et al., 2006; Piolino et al., 2007b). Zu allen, bis auf die letzte Lebensphase, werden die Ereignisse auf der Basis von vier Erinnerungsthemen erfragt (Treffen oder Ereignis mit einer Person, Schul- oder Berufereignis, Reise, Familienereignis). Die Erinnerungen sollen möglichst detailliert beschrieben werden, außerdem soll jedes Ereignis in einen Zeit- und Ort Kontext eingebettet werden. Jede Erinnerung wird auf einer 4-stufigen Skala hinsichtlich der Spezifität (einzelnes oder wiederholte Erlebnis), Zeit, Raum und Detailreichtum (Wahrnehmungen, Gedanken, Gefühle) beurteilt. Eine Besonderheit des TEMPau im Vergleich zu den anderen Interviewverfahren stellen zwei weitere Bewertungsmodalitäten der Erinnerungen dar: Die Einschätzung der Erinnerungsperspektive (*Field/Observer paradigm*) und die Erinnerungsart (*Remember/Know paradigm*). Das Field/Observer Paradigma dient der Einschätzung der eigenen Perspektive. Nach jedem abgerufenem

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

autobiographischen Erlebnis werden die Probanden gebeten, anzugeben, ob sie das Ereignis mit eigenen Augen wieder sehen, wieder erleben (*Field* Perspektive), oder sie sich selbst eher wie einen externen Beobachter betrachten (*Observer* Perspektive). Das Remember/Know Paradigma ermöglicht eine Aussage über das Bewusstseinslevel von Erinnerungen. Die Probanden geben zu jeder Erinnerung an, ob sie diese als spezifisches Ereignis im Kontext der Einspeicherungssituation abrufen können mit Details wie z.B. Gedanken, Gefühlen oder Bildern (*Remember*) oder sie lediglich wissen, dass es ihnen widerfahren ist, aber keine damit verbundenen Gefühle oder Gedanken abrufen können.

Insgesamt stellen die genannten Interviewmethoden Verfahren dar, um das autobiographische Gedächtnis zu erfassen. Einige der Interviews unterscheiden autobiographische Fakten von spezifischen Erinnerungen, einige auch von semantischem Wissen. In der vorliegenden Studie konnte v.a. aufgrund der jungen Altersgruppen keines der o.g. Interviewverfahren direkt angewendet werden, da die vorgegebenen Zeitspannen der bisherigen Verfahren zu große Zeiträume umfassen (z.B. Kindheit= 0-17 Jahre) und über das 21. Lebensjahr hinausgehen, so dass es insgesamt zu wenig Lebensabschnitte gegeben hätte. Daher wurde zwar ebenfalls ein semi-strukturiertes Interview gewählt, die Lebensphasen wurden aber auf die beiden Altersgruppen von Adoleszenten und jungen Erwachsenen angepasst. In Kap. III 2.2.2 wird das von uns angewandte Interviewverfahren näher beschrieben.

Erfassung der autobiographischen Erinnerungen durch Angehörige

Neben der Interviewmethode mit der zu untersuchenden Person selbst werden die autobiographischen Erlebnisse in einigen Studien auch durch nahe stehende Personen erfasst (Ryan et al., 2001; Gilboa et al., 2004b; Steinvorth et al., 2005). Dies bedeutet, dass die Angehörigen (Eltern, Partner, vertraute Freunde) interviewt werden und aufgefordert werden, zu bestimmten Lebensereignissen wie Hochzeit, Schuleintritt etc. Erlebnisse der Person zu berichten. Ein Vorteil dieser Erhebungsmethode ist im Vergleich zu oben beschriebenen autobiographischen Interviews vor allem in der Vermeidung von Re-Enkodierungseinflüssen zu sehen, außerdem können auch hier verschiedene Lebensphasen untersucht werden. Eine Schwierigkeit besteht jedoch darin, dass der Proband selbst einige Erlebnisse, die von seinen Angehörigen berichtet wurden, selbst nicht oder nicht spezifisch genug erinnern kann oder er Ereignisse auch anders erinnert.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Zudem ist es schwierig, für einen anderen Menschen zu beurteilen, welche seiner Erlebnisse besonders bedeutsam sind, und wie positiv oder negativ ein Ereignis beurteilt wird.

Prospektive Verfahren

Neben der Wortassoziationsmethode, der Interview- oder Angehörigenerhebung gibt es auch Studien, die mit einer so genannten prospektiven Methode arbeiten. Dabei werden die Versuchspersonen vor der fMRT-Untersuchung aufgefordert, einige Ereignisse aus ihrem Leben über einen Zeitraum von in der Regel ein paar Tagen bis hin zu Monaten aufzuzeichnen. Diese Aufzeichnungen werden dann als Hinweisreize im Scanner dargeboten. In einer Studie von Cabeza et al. (2004) wurde beispielsweise ein Photo-Paradigma verwendet: Studenten sollten Photos in spezifischen Campusorten machen. Im Scanner sollten sie dann diese selbst gemachten Photos mit Photos ähnlicher Orte, aber durch andere fotografiert, vergleichen. Ein weiteres Beispiel für die prospektive Erhebungsmethode findet sich in einer Studie zum autobiographischen Gedächtnis von Levine et al. (2004): Die Versuchsteilnehmer wurden gebeten, über Monate spezifische, sich wiederholende Erlebnisse und Weltwissen aufzuzeichnen. Diese Aufnahmen wurden ihnen im fMRT-Experiment dargeboten. Der große Nachteil dieser Methode liegt darin, dass keine älteren Erinnerungen z.B. aus der Kindheit untersucht werden können.

Für die Untersuchung spezifischer autobiographischer Erinnerungen mittels Bildgebung spielt die Operationalisierung der Ereignisse eine große Rolle. Nicht nur die Erhebungsmethode, sondern auch die Auswahl des fMRT-Designs, sowie die Darbietungsweise im MR-Tomographen sind Faktoren, die das Ergebnis einer Untersuchung beeinflussen können. Die bisher weitestgehend heterogenen Forschungsbefunde zu neuronalen Korrelaten autobiographischer Erinnerungen beruhen zum Teil auf sehr unterschiedlichen Operationalisierungsmethoden. Die Ergebnisse der Studien sind daher nicht ohne weiteres vergleichbar. Der folgende Abschnitt wird auf verschiedene Design und Darbietungsweisen eingehen.

2.4.2 Designauswahl und Darbietung der autobiographischen Stimuli

Bei der Planung und Umsetzung der fMRT-Untersuchung bieten sich verschiedene Möglichkeiten an. Wie Maguire (2001) in ihrer Reviewstudie dargelegt hat, können die Unterschiede in den Ergebnissen bildgebender Studien zum autobiographischen Gedächtnis

durch Unterschiede in der Auswahl unterschiedlicher experimenteller Designs und des bildgebenden Verfahrens (fMRT oder PET), sowie der Methode (Event-versus Blockdesign) erklärt werden.

2.4.2.1 Ereigniskorreliertes- versus Block-Design

Grundsätzlich ist bei jeder fMRT-Untersuchung die Entscheidung für ein block- oder ereigniskorreliertes (*Event-related*) Design zu treffen. In Kap. III 2.2.4.2 werden diese beiden Designarten näher beschrieben. Die Auswahl einer Designart bestimmt beispielsweise über die Anzahl der zu erhebenden autobiographischen Ereignisse, über die Länge der Stimuli und ist eng mit der Fragestellung verknüpft. Ist man an der Untersuchung einzelner Ereignisse interessiert, so wählt man ein Ereignis-korreliertes Design und benötigt insgesamt weniger Erlebnisse als bei einem Blockdesign. Die Untersuchung von mehreren Ereignissen aus einer Lebensphase oder der Vergleich von positiven und negativen Erinnerungen sollte eher durch ein Blockdesign untersucht werden. Einige Studien haben bisher eher ein Blockdesign gewählt (Piefke et al., 2003; Viard et al., 2007), andere wiederum ein ereigniskorreliertes Design (Addis, Moscovitch, Crawley & McAndrews, 2004b; Addis, Moscovitch & McAndrews, 2007)

2.4.2.2 Experimentelle Designs

Experimentelle Designs zur Untersuchung des autobiographischen Gedächtnisses mittels funktioneller Bildgebung werden in den bisherigen Studien unterschiedlich konzipiert. Die Designs umfassen verschiedene Arten der Darbietung autobiographischer Reize sowie unterschiedliche Kontroll- und/oder Vergleichsbedingungen.

Darbietungsmodalität: Visuell oder auditiv?

Einige fMRT-Studien verwenden Bildmaterialien wie Photos oder Videos (Cabeza et al., 2004; Gilboa et al., 2004b), andere hingegen Stichwörter, Sätze, kurze Episoden (Piefke et al., 2003; Maguire und Frith, 2003a, 2003b). Die autobiographischen Ereignisse können visuell oder auditiv dargeboten werden. Bei der visuellen Präsentation werden die Stichwörter oder Sätze über einen Beamer und einen an der Kopfspule des MR-Tomographen befestigten Spiegel eingeblendet. Eine weitere Möglichkeit stellt die Präsentation über eine spezielle Videobrille dar. Bei der auditiven Reizdarbietung bekommt der Proband über Kopfhörer die Sätze eingespielt. In der Regel werden die autobiographischen Stimuli vom Versuchsleiter

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

oder einem fremden Sprecher aufgenommen. Neben der Darbietungsweise spielen zwei Eigenschaften autobiographischer Erinnerungen eine wichtige Rolle: Die Lebendigkeit (*vividness*) und der emotionale Gehalt der Erlebnisse. Je nach emotionaler Intensität und Lebendigkeit der autobiographischen Erinnerungen, werden auch unterschiedliche Areale auf Gehirnebene aktiviert (vgl. Kap. II 2.5). So zeigen Studien mit unterschiedlicher emotionaler Ausprägung, dass bei emotionalen autobiographischen Erinnerungen stärker rechtshemisphärische oder bilaterale Aktivierungen auftreten, hingegen neutrale (z.B. fiktive) Erinnerungen eher eine linkshemisphärische neuronale Antwort aufweisen (Fink et al., 1996; Markowitsch et al., 2000). In den bildgebenden Forschungsstudien zum autobiographischen Gedächtnis unterscheiden sich die verwendeten Erlebnisse in den Erinnerungsqualitäten deutlich. So verwenden St Jacques, Rubin, LaBar & Cabeza (2008) beispielsweise Ereignisse, die kurz vor der fMRT-Messung erlebt wurden, während andere Autoren (Fink et al., 1996; Piefke et al., 2003; Maguire und Frith, 2003a; Markowitsch et al., 2003c) emotionale autobiographische Ereignisse einbeziehen.

Außerdem unterscheiden sich die Studien noch in dem Zeitumfang, den die autobiographischen Erlebnisse umfassen. Insbesondere die Festlegung weit zurückliegender Erinnerungen variiert in den bisherigen Studien sehr. Die alten Erinnerungen (*remote memories*) können dabei lediglich jüngstens zwei Jahre zurückliegen (Rekkas und Constable, 2005a), oder aber auch bis zu 30 Jahren (Ryan et al., 2001). Somit wird auch der Umfang der Lebensphasen sehr unterschiedlich ausgelegt. Je nach Alter der Versuchspersonen und spezifischer Fragestellung kann eine Lebensphase nur ein oder wenige Jahre umfassen oder aber auch ein bis zwei Jahrzehnte. Diese Variabilität im Alter der Erinnerungen und der Spanne der Lebensphasen sollte bei der Diskussion über die uneinheitliche Befundlage bildgebender Untersuchungen zum autobiographischen Gedächtnis mit in Betracht gezogen werden.

Unterschiedliche Kontroll- und Vergleichsbedingung/Ruhebedingung

Bei der Planung einer fMRT-Untersuchung zum autobiographischen Gedächtnis ist die Auswahl einer geeigneten Kontrollaufgabe von Bedeutung und kann sich auch auf die neuronalen Daten auswirken. Bei jedem Experiment ist eine Kontrollbedingung notwendig, da die Berechnung der fMRT-Bilder auf Kontrasten beruht. Insbesondere bei Blockdesigns ist es ganz entscheidend, zwischen den einzelnen Blöcken eine Ruhe- oder Kontrollbedingung

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

einzubauen, damit das *BOLD*-Signal (*Blood-Oxygen-Level-Dependent*; vgl. Kap. III 2.2.4.1) wieder den Ausgangswert erreicht, bevor der nächste Experimental-Block dargeboten wird. Eine Möglichkeit besteht in der Auswahl einer so genannten *low-level-baseline* (Ruhebedingung), z.B. in Form von Betrachten eines Fixationskreuzes oder der Aufgabe „an nichts zu denken“. Der Nachteil von Ruhebedingungen ist, dass es keine Kontrolle darüber gibt, was die Probanden in diesen Ruhephasen wirklich denken (vgl. Debatte um Default-mode of brain: Raichle, MacLeod, Snyder, Powers & Gusnard, 2001; Beer, 2007)). Eine andere Möglichkeit geeigneter Kontrollaufgaben bei der Untersuchung des autobiographischen Gedächtnis ist die Wahl kognitiver Aufgaben, wie z.B. das Lautlesen von Zahlenreihen, die Suche nach bestimmten Zahlen (z.B. „Drücken Sie immer, wenn Sie eine 5 aufleuchten sehen“) oder das Entdecken von zwei aufeinander folgenden Buchstaben z.B. mb innerhalb von Pseudowörtern wie es beispielsweise von Viard et al. (2007) durchgeführt wurde, auch das Erkennen, ob das zuletzt gehörte Wort ein oder zwei Silben hat (Maguire und Frith, 2003a). In manchen Studien wird neben einer Ruhe- oder Kontrollbedingung in oben beschriebener Form das autobiographische Gedächtnis mit einer anderen Gedächtnisart verglichen, wie z.B. in der vorliegenden Studie mit dem semantischen Gedächtnis in Form von Ereignissen aus dem Weltgeschehen oder aber semantischen Fakten wie z.B. Paris ist die Hauptstadt von Frankreich; eine Apfelsine ist orange etc. (vgl. z.B. Maguire und Frith, 2003a). Auch eine rein episodische Gedächtnisaufgabe wie das Lernen und anschließende Erkennen oder Zuordnen von Wörtern wird als Kontrollbedingung verwendet Cabeza et al. (2003). Eine gute Übersicht über die verwendeten verschiedenen Kontrollbedingungen/Vergleichsbedingungen in autobiographischen Gedächtnisstudien findet sich in Gilboa (2004a). Piefke et al. (2003) stellten in ihrer Studie zum autobiographischen Gedächtnis verschiedene Valenzarten und Zeitphasen desselben Gedächtnissystems gegenüber. Die Auswahl einer geeigneten Vergleichsbedingung hängt von der Fragestellung ab.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass Erhebungsmethoden, Design- und Darbietungsmodalitäten bei der Planung, Auswertung und Interpretation von fMRT-Studien stets mit in Betracht gezogen werden sollten. Um Effekte der Erinnerungsqualität wie z.B. die persönliche Bedeutsamkeit, positive und negative Valenz, Einzigartigkeit von Ereignissen, Detailreichtum, Bildhaftigkeit u.ä. beurteilen zu können, ist es von immenser Bedeutung während oder/und nach der fMRT-Untersuchung die jeweiligen Erlebnisse bewerten zu

lassen. Durch Ratingskalen mit z.B. fünf bis sieben Abstufungen lassen sich derartige Einschätzungen gut erfassen (Piefke et al., 2003; Addis et al., 2004b; Gilboa et al., 2004b; Vandekerckhove, Markowitsch, Mertens & Woermann, 2005).

Nachdem in diesem Kapitel die Operationalisierungsfacetten des autobiographischen Gedächtnisses bei funktionellen Bildgebungsstudien aufgezeigt wurden, wird im nächsten Kapitel eine Zusammenschau über den bisherigen Forschungsstand neuronaler Korrelate des autobiographischen Gedächtnisses dargelegt.

2.5 Neuronale Korrelate des episodisch-autobiographischen Gedächtnisses

Durch die fortschrittlichen Möglichkeiten der funktionellen Bildgebung ist die Anzahl der Studien im Bereich der autobiographischen Gedächtnisforschung kontinuierlich und insbesondere in den letzten fünf Jahren enorm gestiegen. Einerseits sind neue Erkenntnisse zu neuronalen Mechanismen des autobiographischen Gedächtnisses durch Patienten mit Defiziten gewonnen worden, andererseits sind durch die nicht invasive Anwendung der funktionellen Kernspintomographie vor allem auch fMRT-Studien bei gesunden Probanden kontinuierlich gestiegen und haben zu einer Bereicherung der neurowissenschaftlichen Untersuchungsmöglichkeiten des autobiographischen Gedächtnisses beigetragen. Trotz zahlreicher Studien im Bereich der neuronalen Substrate des autobiographischen Gedächtnisses, existieren nur wenige Studien bei jungen Erwachsenen oder Adoleszenten (Piefke et al., 2003; Rekkas und Constable, 2005a; Rekkas et al., 2005b; Addis und Schacter, 2008; St Jacques et al., 2008), die in der vorliegenden Arbeit untersucht wurden. Vielmehr wurden die Untersuchungen mit Gesunden und mit Patienten mittleren Alters oder Älteren durchgeführt (Ryan et al., 2001; Maguire und Frith, 2003a; Addis et al., 2004b; Steinvorth et al., 2005).

Im Folgenden wird zunächst eine allgemeine Zusammenschau der gegenwärtigen Erkenntnisse aus fMRT- und zum Teil PET-Studien zu den neuronalen Substraten des episodisch-autobiographischen Gedächtnisabrufs dargestellt. Dann werden die Funktionen einiger Gehirnregionen näher beschrieben. Anschließend wird der Schwerpunkt auf die bisher vorhandenen Studien zur zeitlichen Modulation neuronaler Korrelate beim autobiographischen Erinnern gelegt.

2.5.1 Allgemeines neuronales Netzwerk des episodisch-autobiographischen Gedächtnisabrufs

Zahlreiche Studien belegen, dass der Abruf episodisch-autobiographischer Gedächtnisinhalte ein ausgedehntes Netzwerk umfasst, was verschiedene Gehirnebenen des Tel-, Di- und Mesencephalon einschließt. Medial und laterale präfrontale sowie temporale Cortexareale, retrospleniale Cortexregionen und das Cerebellum stellen das Basisnetzwerk für autobiographisches Erinnern dar (Markowitsch, 1995; Cabeza und Nyberg, 2000; Maguire, 2001; Piefke et al., 2003; Markowitsch et al., 2003c; Piefke und Fink, 2005a; McKinnon, Black, Miller, Moscovitch & Levine, 2006). Svoboda, McKinnon & Levine (2006) bezeichnen diese Strukturen in ihrer Metaanalyse auch als den Kern des autobiographischen Netzwerks (*core AM network*). Während früher die Annahme überwog, dass vornehmlich rechtshemisphärische präfrontale und limbische Strukturen für den autobiographischen Abruf verantwortlich seien (Markowitsch, 1995; Calabrese et al., 1996; Fink et al., 1996; Nyberg et al., 1996; Desgranges et al., 1998), lieferten Studien in den letzten Jahren auch zunehmend Belege für eine bilaterale Involviertheit oder auch linkshemisphärische Aktivierungen (Maguire, 2001; Cabeza und Nyberg, 2003; Piefke et al., 2003; Vandekerckhove et al., 2005; Svoboda et al., 2006; Cabeza und St Jacques, 2007; Viard et al., 2007). Darauf wird im nächsten Kapitel detaillierter eingegangen. Das genannte Netzwerk verschiedener Areale ist in den meisten Studien relativ konstant aktiviert, wenngleich je nach Schwerpunkt der Untersuchung, die ein oder andere genannte Struktur des Basisnetzwerks unterschiedlich stark involviert sein kann. Wie in Kapitel 2.1.2 dargestellt, ist es auch für die Zuordnung des Netzwerks von autobiographischen Inhalten wichtig, zwischen episodischen Inhalten (wie z.B. Lernen von Wortlisten mit anschließendem Abruf) und spezifischen Ereignissen der eigenen Vergangenheit, d.h. eher autobiographischen Anteilen, zu differenzieren. Neuere Studien legen dar, dass zwar für beide Arten ein gemeinsames Netzwerk aktiviert ist, welches überwiegend die o.g. Basisstrukturen umfasst, jedoch existieren auch spezifische neuronale Korrelate je nach episodischen oder autobiographischen Inhalten (Gilboa, 2004a; Burianova und Grady, 2007). Vor allem in temporalen und frontalen Arealen finden sich je nach Inhalten Unterschiede. So finden Autoren in Studien mit rein episodischen Inhalten z.B. Aktivierungen im rechten dorsolateralen präfrontalen Cortex, andererseits existieren Befunde zu vorwiegend linkshemisphärisch medial präfrontalen Aktivierungen bei spezifischeren autobiographischen

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Erlebnissen (Gilboa, 2004a; Burianova und Grady, 2007; Cabeza und St Jacques, 2007). Außerdem involvieren einzigartige autobiographische Erinnerungen den medialen PFC, sowie medialen Temporallappen und retrosplenialen Cortex stärker als sich wiederholende persönliche Erlebnisse (Levine et al., 2004), was mit einem stärkeren Selbstbezug und räumlicher Vorstellung bzw. Bildhaftigkeit erklärt wird.

In den folgenden Abschnitten werden gegenwärtige Erkenntnisse aus Studien berichtet, in denen das autobiographische Gedächtnis überwiegend in Form von spezifischen Ereignissen der persönlichen Vergangenheit untersucht wurde.

2.5.2 Funktionen bestimmter Gehirnregionen beim Abruf episodisch-autobiographischer Gedächtnisinhalte

Präfrontaler Cortex

Der präfrontale Cortex ist für einer Reihe wichtiger und komplexer Funktionen relevant so z.B. für das Zusammenspiel von Emotionen, für selbstbezogene-, sowie metakognitive Prozesse (Damasio, 1996; Bechara, Damasio & Damasio, 2000; Johnson et al., 2002; Phan, Wager, Taylor & Liberzon, 2002; Amodio und Frith, 2006). Darüber hinaus sind Teile des präfrontalen Cortex wie z.B. der anteriore cinguläre Cortex für die Integration von Kognitionen und Emotionen verantwortlich (Pessoa, 2008) und spielen eine Rolle bei Aspekten der Persönlichkeit (Berlin, Rolls & Kischka, 2004; Driessen et al., 2004). Außerdem wird dem PFC vereinzelt eine Funktion bei der Verarbeitung von zeitlichen Aspekten von Gedächtnisprozessen zugeschrieben (McAndrews und Milner, 1991; Tranel und Jones, 2006) (vgl. Kapitel 2.5.3) sowie eine wichtige Funktion bei sozialkognitiver Verarbeitung (Amodio und Frith, 2006) und Empathiefähigkeit (Vogeley et al., 2001; Stuss und Anderson, 2004; Hynes, Baird & Grafton, 2006). Viele der genannten Funktionen spielen bei autobiographischen Gedächtnisprozessen eine wichtige Rolle. Eslinger, Flaherty-Craig & Benton (2004) schilderten am Beispiel von Patienten, die in der Kindheit oder Adoleszenz eine Schädigung im präfrontalen Cortex erlitten, welche vielseitigen Defizite auf verschiedenen kognitiven und emotionalen Ebenen daraus folgen. Eine besonders zentrale Rolle spielen präfrontale Areale für elementare Komponenten des autobiographischen Gedächtnisses, nämlich für das autoethische Bewusstsein (vgl. Kapitel 2.1.2) und das bewusste Wiedererleben der eigenen Vergangenheit (Wheeler et al., 1997; Tulving, 2002).

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Desweiteren konnten Piolino et al. (2007a) zeigen, dass Patienten mit einer frontalen Variante der frontotemporalen Demenz durch Störungen im orbitofrontalen Bereich des PFC in Kombination mit temporalen Regionen weniger detaillierte Erinnerungen hervorbrachten, so dass diese Regionen wohl auch den Detailreichtum der Erinnerungen koordinieren. Eine präfrontale Aktivierung ist in zahlreichen Studien zum autobiographischen Gedächtnisabruf stabil belegt. Es sollen hier exemplarisch zunächst zwei Studien dargestellt werden, die eine Involviertheit bei emotional geladenen autobiographischen Erinnerungen zeigen, da im Rahmen der vorliegenden Arbeit sowohl positive als auch negative Erinnerungen einbezogen wurden. Markowitsch et al. (2003c) verglichen in ihrer Studie traurige und glückliche autobiographische Erinnerungen von 13 gesunden Probanden im Alter von 30 Jahren und fanden dabei eine starke Beteiligung des orbitofrontalen Cortex bei beiden Arten von Erinnerungen. Glückliche Erinnerungen aktivierten dabei mehr den medialen Teil, traurige hingegen eher den lateralen Teil dieser Region. Darüber hinaus konnten Piefke et al. (2003) bei der Untersuchung des Effektes von emotionaler Beteiligung und Alter der Erinnerungen bei 20 gesunden Probanden (10 Männer, 10 Frauen) im Alter von 26 Jahren eine medial präfrontale Cortexaktivierung v.a. beim Abruf positiver Erinnerungen aus der eigenen Biographie feststellen. Die von Markowitsch et al. (2003c) und Piefke et al. (2003) gefundene differenzierte Beteiligung von Teilen des PFC (lateral versus medial) an emotional unterschiedlich gefärbten Erinnerungen ist nur ein Beispiel dafür, warum die Funktion dieser Gehirnregion beim autobiographischen Gedächtnisabruf zunehmend differenziert betrachtet wird. Da beim autobiographischen Gedächtnisabruf verschiedene kognitive Prozesse, selbstbezogene und emotionale Verarbeitung, sowie zeitliche Aspekte, Alter und Geschlecht zum Tragen kommen, werden je nach Ausprägung dieser Faktoren auch unterschiedliche Anteile des präfrontalen Cortex involviert. Brand und Markowitsch (2008) liefern einen sehr detaillierten und umfassenden Überblick über die Funktion verschiedener lateraler und medialer Anteile des PFC beim autobiographischen Gedächtnisabruf. Abbildung 15 zeigt Ansichten und Unterteilungen aus (Brand und Markowitsch, 2008).

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

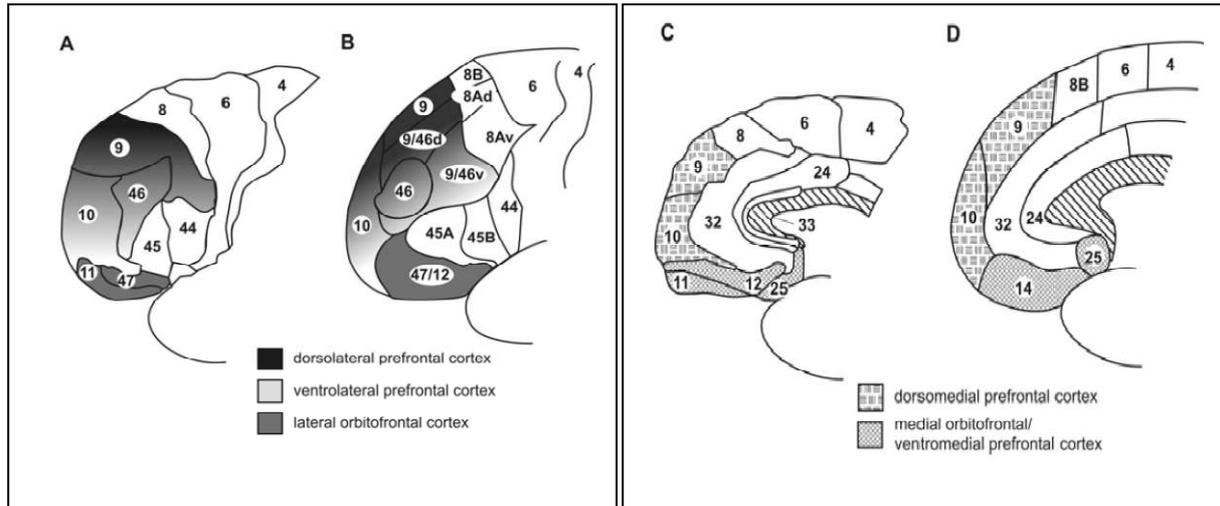


Abb. 15: Laterale und mediale Anteile des präfrontalen Cortex (Brand und Markowitsch, 2008)

Während laterale Anteile mehr die Abrufstrategie, Abrufleistung, Auswahl und Verifizierung des abzurufenden Inhaltes, Arbeitsgedächtnisprozesse sowie die Synchronisation von emotionalen und Faktenaspekten persönlicher Ereignisse koordinieren, scheinen mediale Anteile für die emotionale Bedeutsamkeit, Empathiefähigkeit und die Integration der mit den Erinnerungen zusammenhängenden Gefühlen, sowie für selbstbezogene Prozesse verantwortlich zu sein. Auch eine Reihe weiterer Studien liefern Belege für eine derartige Differenzierung des PFC beim Abruf autobiographischer Inhalte. So existieren Befunde für eine eher laterale Aktivierung präfrontaler Areale (Maguire et al., 2001b; Piolino et al., 2004; Brand et al., 2009). Die Studie von Brand et al. (2009) stellt die erste Gruppenstudie zu möglichen funktionellen Gehirnveränderungen dissoziativ amnestischer Patienten mittels PET dar. Die Ergebnisse dieser Studie lieferten ein differenziertes Hirnkorrelat im rechten inferolateralen Cortex in Form eines Hypometabolismus in diesem Areal. Im Gegensatz zu lateralen PFC Aktivierungen weisen andere Studien eher auf eine mediale Beteiligung des PFC beim autobiographischen Abruf hin (Nyberg, Forkstam, Petersson, Cabeza & Ingvar, 2002; Piefke et al., 2003; Burianova und Grady, 2007). Insgesamt lässt sich zur Differenzierung präfrontaler Areale schlussfolgern, dass bestimmte Areale des PFC aktiviert sein können, je nachdem welche experimentellen Aufgaben, Abrufstrategien und wie stark weitere Gedächtnisfunktionen wie z.B. Arbeitsgedächtnisprozesse, oder auch das Ausmaß anderer beteiligter Funktionen wie selbstbezogene Verarbeitung, Bewusstsein und emotionale Beteiligung in den jeweiligen Untersuchungen involviert sind (Fletcher, Shallice, Frith, Frackowiak & Dolan, 1998; Cabeza und Nyberg, 2000; Cabeza, Dolcos, Graham &

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Nyberg, 2002; Nyberg et al., 2003; Dolcos, LaBar & Cabeza, 2004; Ranganath, Heller & Wilding, 2007). Schließlich spielen auch das Alter der Versuchspersonen und das Geschlecht eine Rolle und können differentielle Aktivierungen innerhalb des PFC erklären (Fujita, Diener & Sandvik, 1991; Maguire und Frith, 2003a; Piefke und Fink, 2005a; Piefke, Weiss, Markowitsch & Fink, 2005b).

Insbesondere für den präfrontalen Cortex wird seit der Entwicklung des HERA-Modells (Tulving et al., 1994a) die Lateralisierungsfrage verstärkt diskutiert (vgl. Kapitel II 1.4.3). Die Annahme des HERA-Modells, dass beim Abruf autobiographischer Inhalte eine rechtshemisphärische Prädominanz besteht, kann durch bildgebende Forschungsergebnisse nicht einheitlich bestätigt werden. Es existieren neben Studien, die eine rechtshemisphärische Dominanz zeigen (Tulving et al., 1994a; Tulving et al., 1994b; Markowitsch, 1995; Fink et al., 1996; Fink, 2003) einige Studien, die auch bilaterale sowie linksseitige präfrontale Aktivierungen berichten (Maguire, 2001; Markowitsch et al., 2003c; Svoboda et al., 2006; Burianova und Grady, 2007; Krueger et al., 2007). Studien, die eine Aktivierung des rechten präfrontalen Cortex beim Abruf verbaler, autobiographischer Stimuli beobachten (Lepage et al., 1998; Cabeza und Nyberg, 2000), wurden ergänzt durch Befunde, in denen der rechte präfrontale Cortex ebenso bei non-verbalen Stimuli involviert ist (McDermott, Buckner, Petersen, Kelley & Sanders, 1999; Grady, McIntosh, Beig & Craik, 2001). Das HERA-Modell sieht keine Differenzierung des PFC vor, so dass es die oben beschriebenen, unterschiedlichen Funktionen von PFC-Teilen beim Abruf autobiographischer Inhalte nicht ausreichend erklären kann. Mögliche Erklärungsansätze, weshalb auch linkshemisphärische oder bilaterale Aktivierungen des PFC prädominieren, lassen sich in der Komplexität von Aufgaben, in der Abrufart (Erkennen versus freier Abruf) oder der Abrufanstrengung (*retrieval effort*) (Madden et al., 1999) finden (vgl. Cabeza und Nyberg, 2000 für einen Überblick). Linkshemisphärische Aktivierungen werden zudem häufiger bei älteren Erwachsenen beobachtet als bei jüngeren, was für eine kompensatorische Funktion des linken PFC sprechen könnte (Cabeza et al., 1997; Cabeza, Anderson, Houle, Mangels & Nyberg, 2000). Der rechte PFC sorgt durch die Integration von emotionalen und Fakten persönlicher Ereignisse v.a. für einen erfolgreichen Abrufprozess auf selbstbezogenem Bewusstsein (vgl. Brand et al., 2009). Insgesamt bedarf jedoch die Lateralitätsfrage des autobiographischen Gedächtnisabrufes gerade bei einer derartig vielseitig beteiligten Gehirnregion wie dem PFC noch weiterer Untersuchungen, die spezifische Altersgruppen,

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Abrufmodalitäten und verschiedene Aufgabenmodi (als Kontrollbedingung) vergleichen und detaillierter eruieren.

Die verschiedenen Funktionen des PFC, von denen zumindest für Erwachsene mittleren Alters und höheren Alters die Bedeutung beim autobiographischen Erinnerungsabruf bekannt ist, werden vielfältig belegt. So stellten Phan et al. (2002) in ihrem Review über 55 bildgebende Studien zu neuronalen Korrelaten von Emotionen in über 50% aller Studien eine besondere Rolle des medialen präfrontalen Cortex bei der Verarbeitung verschiedenster Emotionen heraus. Dies bestätigten auch Hynes et al. (2006), indem sie bei der Übernahme einer emotionalen Perspektive eine höhere medial präfrontale Aktivierung zeigen konnten als bei der Übernahme einer kognitiven oder neutralen Perspektive. Die Autoren kombinierten die Untersuchung von Emotionen und Empathie (*theory of mind*-Fähigkeit) anhand von kurzen Geschichten. Die Bedeutung des medial präfrontalen Cortex bei Empathieverarbeitungsprozessen konnte auch in weiteren Studien bestätigt werden (Vogel et al., 2001; Stuss und Anderson, 2004) ebenso wie dessen differenzierte Rolle bei sozial kognitiven Funktionen (Amodio und Frith, 2006). Schließlich ist durch eine Reihe von Studien die zentrale Relevanz medialer präfrontaler Areale bei selbstbezogenen und selbstrelevanten Prozessen gut belegt (Johnson et al., 2002; Macrae, Moran, Heatherton, Banfield & Kelley, 2004). In einem Review Artikel verglichen Northoff et al. (2006) neuronale Korrelate von selbstbezogenen und nicht-selbstbezogenen Stimuli und bestätigten neben anderen beteiligten Strukturen, dass der MPFC eine der kortikal, medialen Strukturen (*cortical midline structures*) darstellt, die für den Selbstbezug bedeutsam sind (vgl. Abb.16). Insgesamt wird deutlich, dass der PFC durch seine komplexen und vielseitigen Funktionen für den Abruf autobiographischer Erinnerungen eine wichtige Rolle spielt. Auch die Verbindung zur Amygdala macht den präfrontalen Cortex zu einer für den autobiographischen Gedächtnisabruf wichtigen Struktur. Auf die Bedeutung der Amygdala wird im nächsten Abschnitt kurz eingegangen.

Amygdala

Die Amygdala hat besonders bei der Verbindung von Emotion und Gedächtnis eine wichtige Bedeutung (Cahill, Babinsky, Markowitsch & McGaugh, 1995; Fink et al., 1996; Markowitsch et al., 1999b; Cabeza und St Jacques, 2007) und ist bei emotional gefärbten Erinnerungen besonders involviert (Smith, Henson, Dolan & Rugg, 2004; Buchanan, Tranel & Adolphs,

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

2005). Generell spielt die Amygdala eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von affektiven Inhalten (Markowitsch, 1998; Zald, 2003), vor allem bei negativen Inhalten (Maratos, Dolan, Morris, Henson & Rugg, 2001; Driessen et al., 2004). Sie ist bei zahlreichen psychischen Erkrankungen durch ihre Dysfunktion Grund für eine mangelnde Emotionsregulation (Herpertz, 2003; Driessen et al., 2004). Driessen et al. (2004) konnten bei Borderline Patienten mit posttraumatischer Belastungsstörung bei der Konfrontation mit negativen Schlüsselwörtern eine Aktivierung der Amygdala feststellen. Darüber hinaus postulierte Markowitsch (1998), dass die linke Amygdala mehr bei der Enkodierung von emotionalen Inhalten beteiligt ist und stärker mit Sprache und der Filterung von detaillierten Merkmalen der Informationen zusammenhängt, während die rechte Amygdala eher beim Abruf emotionaler Inhalte eine Bedeutung hat, vor allem bei bildhaftem Material. In einer weiteren Studie, bei der autobiographische Erlebnisse mit fiktiven, aber ebenfalls emotionalen Ereignissen bei Gesunden verglichen wurden, konnten Markowitsch et al. (2000) neben gemeinsamen Aktivierungen ein spezifisches neuronales Korrelat für die wahren, eigenen Erinnerungen in der rechten Amygdala sowie im rechten ventralen präfrontalen Cortex finden. Die Aktivierung lag auf Höhe des Fasciculus uncinatus, der ein verbindendes Element zwischen präfrontalen und temporopolen Arealen darstellt. McGaugh et al. (2002) schlussfolgerten in ihrem Review über die Funktion der Amygdala, dass diese Gehirnregion eine elementare Bedeutung bei der Konsolidierung dauerhafter Erinnerungen von bedeutsamen Erlebnissen ausübt. Schließlich liegen Befunde dafür vor, dass die Beteiligung der Amygdala beim autobiographischen Gedächtnisprozessen Geschlechtsunterschieden unterliegt. Cahill et al. (2001) untersuchten mittels einer Positronen-Emissions-Tomographie (PET) die Gehirnaktivität beim Betrachten emotional negativer im Vergleich zu neutralen Filmen. Bei den männlichen Probanden wurde eine rechtshemisphärische Amygdalabeteiligung für das Gedächtnis der emotionalen Filme gefunden, bei den Frauen hingegen eine linkshemisphärische Beteiligung. Insgesamt ist die Beteiligung der Amygdala im Zusammenspiel mit anderen Strukturen bei emotional bedeutsamen Erfahrungen gut belegt.

Medialer Temporallappen, insbesondere Hippocampus

Der Hippocampus als Teil des limbischen Systems und allgemeiner der mediale Temporallappen wurden gemeinsam mit präfrontalen Arealen in zahlreichen Studien mit gesunden Probanden als bedeutsame Struktur für den autobiographischen Gedächtnisabruf erforscht (Buckner et al., 1998; Wiggs et al., 1999; Markowitsch et al., 2000; Noppeney und Price, 2002; Piefke et al., 2003; Douville et al., 2005; Burianova und Grady, 2007; Viard et al., 2007) vgl. auch (Svoboda et al., 2006). Ebenso existieren viele Studien mit Patienten, die eine Läsion im hippocampalen Bereich in Kombination mit anderen Schädigungen oder auch selektive Läsionen aufweisen und häufig autobiographische Gedächtnisdefizite zeigen, wengleich die betroffenen Zeitphasen variieren und die Defizitprägung in Abhängigkeit von der Ausdehnung der Schädigung verschieden sein kann (Markowitsch et al., 1993; Rempel-Clower et al., 1996; Kroll et al., 1997; Nadel und Moscovitch, 1997; Bayley et al., 2006; Addis et al., 2007) vgl. auch (Squire und Bayley, 2007; Kirwan, Bayley, Galvan & Squire, 2008). In einem Review über 147 Fälle aus über 150 Studien mit amnestischen Patienten nach einer Schädigung im Hippocampus oder Fornix konnten Spiers et al. (2001) zusammenfassend darlegen, dass zumindest bilaterale Schädigungen im Hippocampusbereich zu schwerwiegenden Defiziten im Abruf autobiographischer Inhalte führen, wengleich auch hier gezeigt wurde, dass die Defizite variieren können. Nach dem HIPER-Modell (Lepage et al., 1998) scheint der posteriore Teil des Hippocampus stärker als der anteriore Teil beim Abruf autobiographischer Informationen relevant zu sein (vgl. Kapitel 1.4.1). Diese Dissoziation konnte jedoch in anderen Studien nicht eindeutig bestätigt werden.

Über die spezifische Funktion des Hippocampus beim Abruf autobiographischer Erlebnisse wird in aktuellen, bildgebenden Forschungsstudien noch kontrovers debattiert und zunehmend erfolgen differenziertere Untersuchungen. Insbesondere die zwei unterschiedlichen Hypothesen der Konsolidierungstheorie und der Theorie multipler Spuren (vgl. Kapitel 2.3.1 und 2.3.2) liefern Anlass für zahlreiche Studien zur Frage der zeitabhängigen Modulation des Hippocampus. Im nächsten Kapitel werden die wesentlichsten Befunde dieser Diskussion näher dargestellt.

Neben Befunden zur zeitabhängigen Diskussion des Hippocampus, existieren zunehmend Studien, die ähnlich wie bei der Erforschung differentieller Funktionen des präfrontalen Cortex beim Abruf autobiographischer Erinnerungen auch andere Komponenten, wie die

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Ausdehnung der Läsion (im Falle von Patientenstudien), die Stärke der Emotionen, die Valenz und Lebendigkeit von Erinnerungen als wesentliche Punkte untersuchen und diskutieren (Addis et al., 2004b; Cabeza und St Jacques, 2007). Diese Faktoren können zu einer differenzierteren Aktivität des Hippocampus und allgemeiner medial temporaler Strukturen führen. Gilboa et al. (2004b) zeigten z.B., dass die hippocampale Aktivierung vielmehr mit der Stärke des Wiedererlebens eines Ereignisses (vividness) zusammenhängt als mit dem Alter der Erinnerungen. Bezüglich der Ausdehnung von Hirnschädigungen konnten Bayley et al. (2006) beim Vergleich von zwei Patienten mit ausgedehnten Schädigungen im medialen Temporallappenbereich und sechs Patienten mit umschriebenen Läsionen im Hippocampus herausstellen, dass die selektive Hippocampusschädigung eher zu geringeren und zeitlich begrenzten Defiziten im autobiographischen Abruf führte, wohingegen die Patienten mit ausgedehnteren Störungen weitaus größere und zeitlich überdauernde Defizite aufwiesen. Buchanan et al. (2005) bestätigten, dass die Ausdehnung über den Hippocampus hinaus (v.a. Amygdala) vor allem den Abruf emotionaler autobiographischer Erlebnisse beeinträchtigt, während bei selektiver Läsion des Hippocampus diese Funktion nicht beeinträchtigt war. Auch in Einzelfallstudien, in den autobiographische Gedächtnisdefizite vorlagen, waren die Schädigungen über den hippocampalen Bereich hinausgehend (Kapur und Brooks, 1999; Rosenbaum et al., 2001; Vincent et al., 2004).

Einige Untersuchungen belegten die Relevanz des emotionalen Gehalts von Erinnerungen für die Beteiligung des Hippocampus oder medial temporaler Strukturen am autobiographischen Gedächtnisabruf bei Gesunden (Piefke et al., 2003; Addis et al., 2004b; Denkova, Botzung, Scheiber & Manning, 2006b). Piefke et al. (2003) fanden bei positiven im Kontrast zu negativen Erlebnissen eine bilaterale Aktivierung medial temporaler, orbitofrontaler Areale sowie des temporalen Pols, wobei das Maximum der Aktivität im enthorhinalen Cortex lag. Beim Gegenkontrast negative versus positive Erinnerungen zeigte sich hingegen eine rechtshemisphärische Aktivierung des mittleren temporalen Gyrus. Die Bedeutung rechtshemisphärischer medialer Temporallappenstrukturen bei negativen, emotionalen Erinnerungen bestätigten auch Buchanan, Tranel & Adolphs (2006), die bei Patienten mit rechtshemisphärischer Läsion des medialen Temporallappens einen defizitären Abruf derartiger Erinnerungen aufzeigten. In einer weiteren Studie von Addis et al. (2004b) mit gesunden 28-jährigen Erwachsenen untersuchten die Autoren neben dem Einfluss des Alters

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

der Erinnerungen, vor allem auch den Einfluss der Erinnerungsqualität (Detailreichtum, emotionaler Gehalt und persönliche Bedeutsamkeit), sowie die Spezifität von Erinnerungen (generelle versus spezifische Erlebnisse). Sie verwendeten im Scanner 20 Schlüsselwörter zu bestimmten Ereignissen, die zuvor in einem Interview erfragt wurden. Die Autoren stellten fest, dass eine stärkere linkshemiphrische Hippocampus- und Amygdalaaktivierung vorlag, je detaillierter die Erinnerungen waren. Außerdem korrelierte eine stärkere persönliche Bedeutsamkeit mit einer bilateralen Hippocampusaktivität. Die Autoren schlussfolgern aus ihren Ergebnissen, dass Erinnerungsqualitäten wie Detailreichtum, Emotionalität und persönliche Bedeutsamkeit wichtigere Modulatoren der Hippocampusaktivität bei autobiographischen Erinnerungen darstellen als das Alter der Erlebnisse. Ähnliches konnten Addis und Schacter (2008) in einer aktuellen Studie mit gesunden 23-Jährigen replizieren, in der sie nicht nur vergangene Erlebnisse untersuchten, sondern diese mit prospektiven Erinnerungen kontrastierten. Auch hier korrelierte der linke Hippocampus sowie der parahippocampale Gyrus mit detaillierterem Erinnerungsvermögen. Schließlich zeigten auch Denkova et al (2006b) die Bedeutung emotionaler Einflussfaktoren in Bezug auf die Hippocampusbeteiligung beim autobiographischen Gedächtnisabruf auf. Sie untersuchten 10 gesunde Probanden im Alter von 40 Jahren anhand von Fotos der eigenen Verwandten, fremder Personen und von Berühmtheiten als Vergleichsbedingung. Beim Erinnern von eigenen Erlebnissen mit Verwandten konnten die Autoren, im Vergleich zu den nicht emotional involvierenden anderen Kategorien ohne Selbstbezug, eine rechtslateralisierte Aktivierung im medialen Temporallappen feststellen.

Neben dem Einfluss von Emotionalität und Erinnerungsqualität kann nicht zuletzt auch die Auswahl des Stimulusmaterials die Aktivierungsaupprägung und die Lateralisierung beim autobiographischen Abruf relevant sein. Jedoch liegen auch zu diesem Punkt noch nicht ausreichend homogene Daten vor, vielmehr gibt es sowohl Studien, die eine mediale Temporallappenaktivität unabhängig von der Materialwahl bestätigen (Denkova et al., 2006a; Denkova, Botzung, Scheiber & Manning, 2006c), als auch Studien die einen Einfluss der Stimuliwahl aufweisen (Cabeza et al., 2004). Letztere Autoren untersuchten Studenten mit einem Photodesign. Die Studenten sollten Fotos an bestimmten Orten des Campus machen (autobiographische Bedingung) und schauten sich anschließend ähnliche Fotos des Campus an, die aber von anderen Studenten gemacht worden waren (Laborbedingung). Im darauffolgenden fMRT-Teil wurden beide Arten von Erinnerungen gezeigt. Es fanden sich

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

sowohl gemeinsame Netzwerke in medial temporalen und präfrontalen Regionen, als auch spezifische Areale für die autobiographischen, „echten“ Erinnerungen in Bereichen des Hippocampus, parahippocampalen Gyrus, sowie in medial präfrontalen Arealen. Die zwei Arten von Stimuli triggerten folglich unterschiedlich spezifische Aktivierungen. Die eigenen, persönlich durchlebten autobiographischen Reize stellten laut der Autoren stärker den Selbstbezug, sowie Abruf- und visuell-räumliche Fähigkeiten in den Vordergrund. Dieser Befund verdeutlicht exemplarisch, wie wichtig die Konstruktion persönlicher, echter Erlebnisse bei einer Untersuchung ist und wie sehr im Labor konstruierte und nicht selbstbezogene autobiographische Inhalte davon abweichen können (vgl. auch Cabeza und Nyberg, 2003).

Wie aus den bisher dargestellten Erkenntnissen deutlich wurde, ist auch die Lateralitätsverteilung des Hippocampus beim autobiographischen Abruf nicht eindeutig erforscht. Auch hierbei existieren sowohl Befunde zu links- als auch zu rechtshemisphärischer Prädominanz. Es liegen zwar mehr bildgebende Studienergebnisse, die eine linksseitige Hippocampus-/mediale Temporallappenprädominanz beschreiben (Maguire, 2001; Gilboa, 2004a; Svoboda et al., 2006), jedoch liegen auch Befunde für rechtshemisphärische Beteiligung oder bilaterale Aktivierung vor (Fink et al., 1996; Tsukiura et al., 2002; Levine et al., 2004; Piolino et al., 2004; Gilboa et al., 2004b). Fink et al. (1996) untersuchten bei Gesunden mittels PET die neuronalen Korrelate emotionshaltiger autobiographischer Erinnerungen, indem sie eigene Erinnerungen (persönliche Erlebnisse) mit Erinnerungen fremder Personen (unpersönliche Erlebnisse) verglichen. Während beide Stimulibedingungen eine Temporallappenbeteiligung zeigten, waren persönliche Erlebnisse stärker rechtshemisphärisch lateralisiert. Die Autoren schlussfolgern, dass ein rechtshemisphärisches Netzwerk aus temporalen und präfrontalen und retrosplenialen rechtsseitigen Arealen den Abruf affektgeladener autobiographischer Erinnerungen steuert. Neben der Steuerung emotionshaltiger autobiographischer Erinnerungen postulierten Piolino et al. (2004), dass die rechtshemisphärische Aktivierung eher mit der Abrufzeit zusammenhängt, die für das Abrufen detaillierterer Erinnerungen länger ist. Damit stimmen auch die Befunde von Gilboa et al. (2004b) überein, die beobachteten, dass der rechte Hippocampus und parahippocampale Gyrus im Vergleich zum linksseitigen Pendant länger benötigt (ca. 6-8 Sek), um ein Maximum an Aktivierungsniveau zu erreichen. Denkova et al. (2006b) untersuchten in diesem Zusammenhang die Abrufzeit, in dem sie die Probanden

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

selbst deren Umfang entscheiden ließen. Die Probanden bekamen als autobiographische Bedingung, wie oben an anderer Stelle erwähnt, Fotos von Verwandten und dazu ein Stichwort. Als semantische Kontrollbedingung wurden Bilder von Berühmtheiten präsentiert. Dabei beobachteten die Autoren, dass die mittlere, selbstbestimmte Abrufzeit bei ca. fünf Sekunden lag und sich eine rechtslateralisierte mediale Temporallappenaktivität beim Abruf der persönlichen autobiographischen Ereignisse zeigte. Die Autoren interpretieren diesen Befund vor allem anhand von Designaspekten: Der rechte hippocampale Bereich sei vor allem dann beim autobiographischen Abruf dominant beteiligt, wenn die Ereignisse nicht vor dem fMRT-Experiment schon einmal abgerufen wurden, so dass vor dem eigentlichen fMRT-Experiment die Gedächtnisspur aktiviert/“aufgefrischt“ wurde. Die Autoren begründen ihre Interpretation auch durch vier weitere Studien, die ebenfalls eine rechtshemipärische Hippocampusaktivierung bei zuvor nicht erfolgter Reaktivierung der eigenen Erlebnisse vor dem fMRT-Scan gefunden haben (Tsukiura et al., 2002; Levine et al., 2004; Piolino et al., 2004; Gilboa et al., 2004b). Denkova et al. (2006b) argumentierten, dass persönliche Erinnerungen, die zuvor noch nicht reaktiviert wurden, stärker emotionshaltig sind und daher eher die rechtsseitige Aktivierung im medialen Temporallappen erklären. Die Studie von Denkova et al. (2006b) zeigte insgesamt auf, dass sich die Auswahl des Designs auf die neuronalen Netzwerke beim Abruf autobiographischer Erinnerungen auswirken kann. Um jedoch den differenzierten Einfluss der Abrufzeit und der Reaktivierung zu erheben, sind weitere Studien notwendig, die beispielsweise einen direkten Vergleich verschiedener Abrufzeiten und Reaktivierung versus nicht Reaktivierung der Erinnerungen durchführen. Abschließend lässt sich für die Beteiligung des medialen Temporallappens und insbesondere des Hippocampus schlussfolgern, dass die Relevanz dieser Struktur für den autobiographischen Abruf vielfältig belegt wurde und es auch erste differenziertere Befunde zur unterschiedlichen Prädominanz dieser Region gibt. Die Art des Designs, der persönliche Bezug und die Emotionalität der Erinnerungen, können die Hippocampusaktivität modulieren. Im Falle von heterogenen Befunden bei Patientenstudien kann auch die Ausdehnung der Schädigung, sowie die Beteiligung anderer Strukturen eine Erklärung darstellen.

Retrosplenialer Cortex

Die Region um den retrosplenialen Cortex und hierin vor allem der hintere Anteil, der retrospleniale Cortex ist beim Abruf autobiographischer Erinnerungen in vielen Studien als Teil des Netzwerks bestätigt worden (Maguire et al., 2001; Maguire, 2001c; Desgranges et al., 2002; Piefke et al., 2003; Gilboa et al., 2004b). Auch diese Gehirnregion weist eine Reihe verschiedener Funktionen auf, die in ihrem Zusammenspiel beim Abruf autobiographischer Erinnerungen eine mehr oder weniger große Bedeutung innehaben. So ist der retrospleniale Cortex vor allem bei räumlichen Navigations- und Orientierungsprozessen beteiligt (Maguire, 2001c) ebenso bei emotional bedeutsamen Stimuli (Maddock und Buonocore, 1997; Maddock, 1999), bei Familiaritätsurteilen (Maddock, Garrett & Buonocore, 2001; Shah et al., 2001; Sugiura, Shah, Zilles & Fink, 2005) sowie bildhaftem Imaginieren. Die bildhafte Vorstellung ist vor allem im Precuneus verankert (vgl. Cavanna und Trimble, 2006). Schließlich spielt der retrospleniale eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von selbstrelevanten Stimuli. Northoff et al. (2006) beschrieben den retrosplenialen Cortex mit Anteilen des Precuneus in ihrem Review als eines der drei wesentlichen Cluster für selbstbezogene Verarbeitungsprozesse. Dieses Areal ist wie der medial präfrontale Cortex in das so genannte Netzwerk der *cortical midline structures* eingebunden, welches in Abb. 16 dargestellt ist.

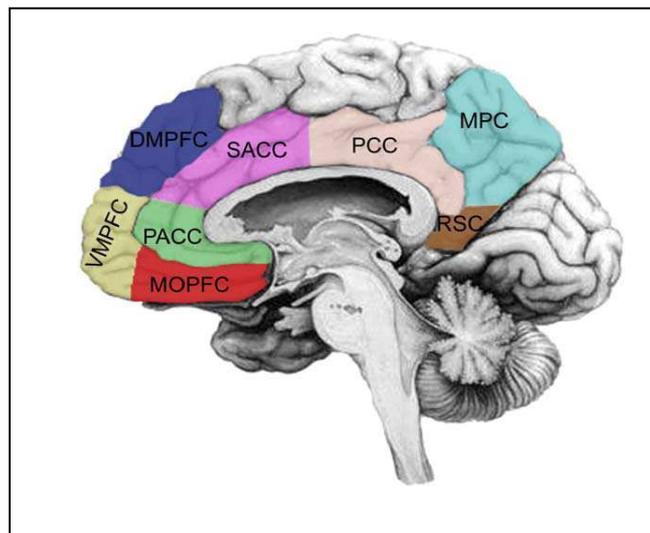


Abb. 16: Darstellung der *cortical midline structures*, die bei selbstbezogenen Prozessen eine wichtige Rolle spielen (aus Northoff et al., 2006 mit freundlicher Erlaubnis vom Elsevier-Verlagshaus sowie vom Erstautor G. Northoff).

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

In Kapitel 2.5.3 wird auf die Funktion des retrosplenialen Cortex beim zeitabhängigen autobiographischen Gedächtnisabruf eingegangen, die in den letzten Jahren zunehmend an Bedeutung gewonnen hat.

Cerebellum

Der spezifische Beitrag des Cerebellums wird selten diskutiert, wenngleich diese Struktur in vielen Studien zum episodisch-autobiographischen Gedächtnisabruf als ein Teil des neuronalen Netzwerks aktiviert ist. Eine mögliche Erklärung für die Cerebellum-Beteiligung liegt in seiner allgemein wichtigen Funktion bei kognitiven Vorgängen (Leiner, Leiner & Dow, 1995; Cabeza und Nyberg, 2000), in der Anstrengung beim Abruf (*retrieval effort*) sowie dem Modus des Abrufs. Außerdem ist das Kleinhirn bei selbst-initiiertem Abruf involviert (vgl. Cabeza und Nyberg, 2000).

Sonstige Areale

Außer den beschriebenen Strukturen, die in den meisten Studien ein stabiles Korrelat der autobiographischen Erinnerungen darstellen, sind vereinzelt auch weitere Gehirnregionen beteiligt. So werden Thalamusaktivierungen (Desgranges et al., 1998; Wiggs et al., 1999; Miller et al., 2003; Addis, McIntosh, Moscovitch, Crawley & McAndrews, 2004a; Burianova und Grady, 2007), Insulaaktivität (Fink et al., 1996; Buckner et al., 1998; Piefke et al., 2005b), ebenso wie Aktivitäten im Bereich des inferioren Parietallappens und mittleren frontalen Gyrus beschrieben (Eustache et al., 2004; Burianova und Grady, 2007).

Zusammenfassend besteht das Netzwerk neuronaler Strukturen, die beim Abruf autobiographischer Ereignisse beteiligt sind, überwiegend aus medialen und lateralen präfrontalen, medial temporalen, retrosplenialen sowie cerebellären Gehirnregionen. Jede dieser Gehirnregionen zeigt zum Teil differenzierte und lateralisierte Beteiligung, je nachdem wie spezifisch, emotional, selbstbezogen und komplex die autobiographischen Inhalte sind.

Nachdem zunächst die allgemeine Bedeutung der wichtigsten Regionen für den autobiographischen Gedächtnisabruf beschrieben wurden, sollen im Folgenden Studien dargestellt werden, die sich speziell mit dem Abruf autobiographischer Erinnerungen entlang eines zeitlichen Kontinuums beschäftigen.

2.5.3 Zeitabhängige neuronale Korrelate des autobiographischen Gedächtnisses

In den letzten Jahren sind zunehmend bildgebende Befunde zur neuronalen Aktivierung von autobiographischen Erinnerungen aus verschiedenen Zeitphasen vorgelegt worden. Wie insgesamt in der bildgebenden Forschung zum autobiographischen Gedächtnis existieren auch zur zeitmodulatorischen Frage vor allem Untersuchungen bei Patienten oder Probanden im Alter von ca. 35 Jahren und 70-Jährigen (Ryan et al., 2001; Maguire und Frith, 2003a; Eustache et al., 2004; Gilboa et al., 2004b; Steinvorth et al., 2005; Steinvorth, Corkin & Halgren, 2006; Piolino et al., 2007a; Viard et al., 2007) sowie einige Befunde bei Erwachsenen zwischen 25 und 35 Jahren (Maguire et al., 2001b; Piefke et al., 2003; Maguire und Frith, 2003a; Addis et al., 2004b; Piolino et al., 2004). Jedoch liegen lediglich vereinzelt bildgebende Studien vor, die den Zeitfaktor spezifischer, autobiographischer Erlebnisse als kontinuierliche Variable bei jungen Erwachsenen im Alter von ca. 21 Jahren untersuchen (Niki und Luo, 2002; Tsukiura et al., 2002; Rekkas und Constable, 2005a; Addis und Schacter, 2008) und keine zeitspezifischen Befunde zu Adoleszenten. In den meisten Studien wurden zwei Lebensphasen unterschieden: weiter zurückliegende (*remote*) und rezente (*recent*) Erinnerungen. Lediglich Gilboa et al. (2004b) und Tsukiura et al. (2002) haben drei bzw. fünf Lebensphasen unterschieden. Darüber hinaus variieren die Zeitspannen der einzelnen Lebensphasen in diesen Studien. Beispielsweise fassten (Rekkas und Constable, 2005a) Erinnerungen aus der Lebensphase zwischen dem 8. und 18. Lebensjahr als alte Erinnerungen zusammen und verwendeten als rezente Zeitspanne die letzten drei Tage. Hingegen verwendeten Piefke et al. (2003) die ersten 10 Kindheitsjahre als zurückliegende Erinnerungen und schließen in die unmittelbare Phase die letzten fünf Jahre ein.

Allgemein weisen die bisherigen bildgebenden Erkenntnisse der oben zitierten Studien zum Einfluss des Alters der Erinnerungen darauf hin, dass vor allem der Hippocampus bzw. medial temporale Regionen, so wie der retrospleniale Cortex eine zeitabhängige Funktion aufweisen. Neuere Arbeiten schreiben darüber hinaus auch vereinzelt präfrontalen Strukturen eine zeitrelevante Erinnerungsfunktion zu. Im Folgenden wird auf die drei wichtigsten zeitmodulierenden Gehirnregionen näher eingegangen.

Hippocampus

Nachdem frühe Studien bereits gezeigt haben, dass Patienten mit Schädigungen im medialen Temporallappen zeitabhängige Defizite beim Abruf rezenter Erinnerungen aufweisen, weit

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

zurückliegende autobiographische Gedächtnisinhalte jedoch nicht beeinträchtigt sind (Scoville und Milner, 1957; Damasio, Eslinger, Damasio, Van Hoesen & Cornell, 1985), bestätigen auch neuere Patientenstudien diese zeitbegrenzte Beeinträchtigung (Bayley et al., 2006; Bright et al., 2006; Squire und Bayley, 2007; Kirwan et al., 2008). Derartige Befunde sprechen eher für die Konsolidierungstheorie (Alvarez und Squire, 1994). Auf der anderen Seite existieren zahlreiche Studien, die zeitlich überdauernde autobiographische Gedächtnisdefizite nach Schädigungen im medialen Temporallappen berichten (Westmacott et al., 2001; Gilboa et al., 2005; Steinvorth et al., 2005; Addis et al., 2007; Piolino et al., 2007a). Letztere Studien bestätigen die Theorie multipler Spuren (Nadel und Moscovitch, 1997).

In den Studien mit Patienten wurde in der Regel eins der in Kapitel 2.4.1 beschriebenen Interviews zum autobiographischen Gedächtnis angewendet, um die Fähigkeiten desselben Systems nach Hirnschädigungen zu erfassen (Bayley et al., 2006; Kirwan et al., 2008). In einem Review über Patientengruppenstudien kommen Squire und Bayley (2007) zum Konsens, dass umschriebene mediale Temporallappen-Läsionen (v.a. Hippocampuschädigungen) ältere Erinnerungen nicht beeinträchtigen, während der Abruf rezenter Erinnerungen betroffen ist. Auch weitere Patientenuntersuchungen und Review-Artikel besiegeln den Befund, dass weit zurückliegende Gedächtnisinhalte trotz Läsion im medialen Temporallappen abrufbar bleiben, hingegen der Abruf unmittelbarer Ereignisse beeinträchtigt ist (Bayley et al., 2003; Eustache et al., 2004; Bayley et al., 2006; Kirwan et al., 2008). Eustache et al. (2004) fanden bei 72-jährigen Alzheimer-Patienten zeitabhängige Unterschiede in den neuronalen Korrelaten: Nur rezente Erinnerungen standen mit dem rechten Hippocampus in Zusammenhang. Das Ergebnis, dass die hippocampale Region mit dem Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen einhergeht, während Erinnerungen, die älter als fünf Jahre waren, eine immer stärkere Losgelöstheit des Hippocampus zeigten, steht wiederum in Einklang mit der Annahme der Konsolidierungstheorie, dass der Hippocampus unbeteiligt ist, je älter die Erinnerungen zurückliegen, da diese im Laufe der Zeit besser konsolidiert sind.

Neben den beschriebenen Studien mit Patienten liefern bildgebende Studien mit gesunden Probanden bisher kontroverse Befunde zur Funktion des medialen Temporallappens und speziell des Hippocampus beim Abruf von Erinnerungen verschiedenen Alters. Einerseits liegen Belege für eine zeitabhängige Rolle des Hippocampus beim Abruf autobiographischer

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Erinnerungen vor (Niki und Luo, 2002; Tsukiura et al., 2002; Piefke et al., 2003; Eustache et al., 2004; Piefke und Fink, 2005a), andererseits sprechen eine Reihe von Studien für eine zeitstabile Involviertheit des Hippocampus (Ryan et al., 2001; Maguire et al., 2001b; Addis et al., 2004b; Gilboa et al., 2004b; Rekkas und Constable, 2005a; Viard et al., 2007).

Piefke et al. (2003) untersuchten mittels fMRT 26-jährige Probanden beim Erinnern positiver und negativer Kindheits- sowie aktueller autobiographischer Ereignisse, die sie im Rahmen eines semi-strukturierten Interviews erhoben. Die Autoren stellten eine stärkere bilaterale Beteiligung des Hippocampus bei rezenten im Vergleich zu Kindheitserinnerungen fest. Ferner berichteten auch Niki und Luo (2002) und Tsukiura et al. (2002) stärkere Aktivierung des parahippocampalen Gyrus beim Abruf rezenter im Vergleich zu älteren Erinnerungen. Die drei genannten Studien verwendeten unterschiedliche Methoden zur Erfassung der autobiographischen Ereignisse wie z.B. ein Interview (Piefke et al., 2003), die Crovitz-Technik (Tsukiura et al., 2002) oder die Abfrage von Erinnerungen anhand von vier Orten (Niki und Luo, 2002), verschiedene Kontrollaufgaben sowie leicht andere Altersgruppen, die zwischen 20 Jahren und 26 Jahren variieren. Schließlich umfassten die rezenten und älteren Erinnerungen ein verschiedenes Zeitspektrum. Trotz dieser Unterschiede fand sich die Hippocampusaktivierung bei allen drei Studien stärker bei rezenten Erinnerungen.

Im Gegensatz zu diesen zeitabhängigen Befunden des Hippocampus konnten Addis und Kollegen (Addis et al., 2004b; Addis und Schacter, 2008) in zwei Studien eine zeitstabile Beteiligung des Hippocampus feststellen. Sie untersuchten zum einen spezifische versus generelle autobiographische Ereignisse bei 28-jährigen Probanden (Addis et al., 2004b), zum anderen vergangene und zukünftige Erlebnisse bei 23-Jährigen und fanden, dass die Detailstärke und andere Erinnerungsqualitäten, wie das Ausmaß an persönlicher Bedeutsamkeit der Ereignisse, jedoch nicht das Alter der Erinnerungen, die Aktivität vor allem im linken Hippocampus modulierten.

Basierend auf den diskrepanten Befunden zur zeitabhängigen versus zeitstabilen Aktivierung des Hippocampus beim autobiographischen Gedächtnisabruf betrachten einige Autoren (Addis et al., 2004b; Gilboa et al., 2004b; Cabeza und St Jacques, 2007; Addis und Schacter, 2008) zunehmend andere Faktoren wie Lebhaftigkeit, Emotionalität und persönliche Bedeutsamkeit als wichtig (vgl. Kap. II 2.5.2). Des Weiteren deuten einige Befunde darauf hin, dass innerhalb des Hippocampus in Bezug auf zeitlich unterschiedliche Erinnerungen eine Dissoziation vorliegen kann. Maguire und Frith (2003b) verglichen bei Probanden im

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Alter von 53 Jahren persönliche autobiographische mit öffentlichen Ereignissen, die eine Zeitspanne vom 4.-5. Lebensjahr bis zur unmittelbaren Lebensphase umfasste. Sie stellten fest, dass der rechte Hippocampus und die linke Amygdala eine zeitmodulierte Funktion aufwiesen, da sich die Aktivität der beiden Strukturen mit zunehmendem Alter der Erinnerungen verringerte. Der linke Hippocampusteil hingegen folgte dieser Modulation nicht. In einem anderen Teil der Studie (Maguire und Frith, 2003a) unterteilten die Autoren die Stichprobe in jüngere (32-Jährige) und ältere (74-Jährige) Probanden und konnten hierbei einen altersspezifischen Effekt im Hippocampus ermitteln: Die älteren Probanden zeigten beim Abruf autobiographischer Ereignisse eine stärkere Aktivierung im rechten Hippocampus als die jüngeren Probanden. Die Ergebnisse der Autoren weisen darauf hin, dass bei der Diskussion um die zeitabhängigen Korrelate autobiographischen Erinnerns Lateralitäts- und Altersaspekte eine Rolle spielen können. Darüber hinaus fanden Gilboa et al. (2004b), dass verschiedene Teile des Hippocampus bei Erinnerungen unterschiedlicher Lebensphasen involviert waren: Ältere Erinnerungen beanspruchten die rostrocaudale Achse des Hippocampus, die rezenten Erlebnisse hingegen den anterioren Teil des Hippocampus. Andere Autoren schlussfolgern, dass eher die Kombination aus temporofrontalen Arealen für den Abruf von alten Erinnerungen wichtig sei. Auf Studien, die eine zeitabhängige Modulation des frontalen Cortex beschreiben, wird im Folgenden eingegangen (Calabrese et al., 1996; Kroll et al., 1997).

Präfrontaler Cortex

Im Vergleich zu der Vielzahl an Studien, die sich mit der zeitabhängigen Modulation der hippocampalen Region beschäftigen, liegen nur vereinzelt Befunde vor, die eine Spezifität des präfrontalen Cortex in Abhängigkeit vom Alter der Erinnerungen beim autobiographischen Gedächtnisabruf beschreiben.

Eustache et al. (2004) untersuchten mittels PET autobiographische Erinnerungen aus drei verschiedenen Zeitphasen bei 17 Patienten mit Alzheimer-Demenz. Die Zeitspannen umfassten die rezentesten fünf Jahre, das mittlere Erwachsenenalter und schließlich das Teenager- und Kindheitsalter. Die Autoren stellten eine Dissoziation innerhalb des PFC fest: Während rezente Erinnerungen vorwiegend den rechten präfrontalen Cortex involvierten, aktivierten ältere autobiographische Erlebnisse stärker den linken Bereich des PFC. Die Autoren sehen diese Lateralisierung in Abhängigkeit vom Alter der Erinnerungen als Beleg

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

für die stärkere Semantisierung von Erinnerungen mit zunehmendem Zeitintervall. Des Weiteren konnten Maguire et al. (2001b) bei gesunden 31-Jährigen mit einem Design, in dem autobiographische Ereignisse, öffentliche Ereignisse, autobiographische Fakten und Allgemeinwissen differenziert untersucht wurden, sichtbar machen, dass der laterale präfrontale Cortex je nach Alter der autobiographischen Erinnerungen eine veränderte Aktivität zeigt. Dieses Areal wies ein gesteigertes Aktivitätsniveau bei rezenten autobiographischen Ereignissen auf, was mit zunehmendem Alter der Erinnerungen abnahm. Die Autoren interpretierten ihren Befund anhand einer aktiveren Integration von Gedächtnisspuren mit wichtigen Kontextinformationen bei rezenten Gedächtnisinhalten.

Schließlich ist die Untersuchung von Piolino et al. (2004) zu nennen, die bei Männern im Alter zwischen 25 und 28 Jahren autobiographische Erinnerungen aus zwei Lebensphasen untersuchten (rezente Erinnerungen lagen 0-12 Monate zurück, alte Erinnerungen hingegen 5-10 Jahre). Die Forscher lieferten einen weiteren Hinweis dafür, dass lateral präfrontale Cortexregionen bei rezenten Erinnerungen stärker aktiviert sind als bei weiter zurückliegenden Ereignissen, was die Autoren durch einen stärkeren Selbstbezug und autoethisches Bewusstsein erklären.

Neben diesen drei beschriebenen Bildgebungsstudien, die als bisher einzige eine wichtige Funktion des präfrontalen Cortex beim Abruf zeitlich unterschiedlicher, autobiographischer Ereignisse aufweisen, liegen Befunde vor, dass der präfrontale Cortex insgesamt wichtig für eine zeitliche Einordnung bzw. für die Bestimmung der Reihenfolge von Ereignissen ist. Studien mit gesunden Probanden z.B. von Krueger et al. (2007) legten nahe, dass verschiedene Anteile des medial präfrontalen Cortex bei der zeitlichen Einordnung von Alltagsereignissen in Abhängigkeit von der Auftretenshäufigkeit beteiligt sind. St Jacques et al. (2008) fanden außerdem in Bezug auf die zeitliche Einordnung einen Lateralitätsunterschied innerhalb des präfrontalen Cortex: Die Probanden sollten im MRT die zuvor auf dem Campus gemachten 480 Fotos zeitlich einordnen, dabei wurde der Abstand zwischen den Fotos unterschiedlich groß verteilt. Der linke dorsolaterale PFC war stärker bei der zeitlichen Einordnung von Fotos beteiligt, die in kurzem Zeitabstand voneinander gemacht wurden, der rechte Anteil hingegen stärker bei Fotos mit längeren zeitlichen Abständen zueinander. Schließlich bestätigten auch Konishi et al. (2002) sowie Dudukovic und Wagner (2007) die Bedeutung präfrontaler Areale bei der Einordnung zeitlicher Abfolgen von Ereignissen.

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Klinische Beobachtungen liefern ebenfalls Belege dafür, dass der präfrontale Cortex und vor allem mediale Anteile bei der zeitlichen Ordnung von Ereignissen oder auch zuvor gelernten Wortlisten eine wichtige Rolle spielt. So konnten Milner et al. mehrfach zeigen, dass Patienten mit rechts- oder linksseitigen Schädigungen im Bereich von medialen frontalen Regionen Defizite bei der zeitlichen Einordnung von zuvor präsentierten Wörtern oder Objekten aufwiesen (Milner, Petrides & Smith, 1985; McAndrews und Milner, 1991; Milner, Corsi & Leonard, 1991). Dies konnten auch Shimamura, Janowsky & Squire (1990) für die zeitliche Einordnung von Ereignissen und Wörterabfolgen bestätigen. Darüber hinaus belegten auch neuere Studien von Tranel und Jones (2006) bei Patienten mit Läsionen im ventromedialen Cortex, dass diese im Vergleich zu Patienten mit Läsionen im medialen Temporallappen sowie Patienten mit anderen Ätiologien und gesunden Kontrollprobanden Defizite bei der zeitlichen Einordnung ihrer eigenen autobiographischen Ereignisse aufweisen.

Abschließend wird im nächsten Absatz die Studienlage zur zeitlichen Funktion des retrosplenialen Cortex beim autobiographischen Gedächtnisabruf aufgezeigt.

Retrosplenialer Cortex

Die bereits an anderen Stellen des Kapitels 2.5 zitierte Studie von Piefke et al. (2003) konnte neben der geschilderten stärkeren Aktivierung des Hippocampus bei rezenten im Vergleich zu älteren autobiographischen Erinnerungen auch eine zeitliche Modulation im linken retrosplenialen Cortex finden. Diesen Befund erklären die Autoren anhand der größeren Vertrautheit rezenter Ereignisse, sowie mit der stärkeren Beteiligung dieser Region bei emotionalem im Vergleich zu neutralem Reizmaterial.

Ebenso fanden Gilboa et al. (2004b) eine stärkere Aktivierung des linken retrosplenialen Cortex beim Abruf unmittelbarer Erlebnisse im Vergleich zu alten Erinnerungen und konnten zeigen, dass dies unabhängig von der Lebendigkeit („vividness“) der Erinnerungen auftrat. Sie verwendeten bei der Untersuchung Fotos, die sie durch Angehörige rekrutierten und die insgesamt Erlebnisse aus 5 verschiedenen Lebensphasen abbildeten. Die Autoren schlussfolgerten aus ihren Ergebnissen, dass der retrospleniale Cortex unabhängig von der Lebendigkeit und der Gedächtnisart für den rezenten Erinnerungsabruf relevant sei.

Schließlich konnten Steinworth et al. (2006) beim Vergleich von zwei Zeitphasen (die letzten 1-2 Jahre versus die letzten 8-10 Jahre) ebenfalls durch Rekrutierung der autobiographischen

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Stimuli durch Angehörige herausstellen, dass der retrospleniale Cortex (bilateral mit stärkerer linksseitiger Ausprägung) eine spezifische Zeitmodulation zugunsten der unmittelbaren Lebensphase aufwies, was die Autoren ähnlich wie Piefke et al. (2003) mit dem höheren Familiaritätsgrad rezenter Erinnerungen erklären.

Insgesamt lässt sich festhalten, dass es zwar, insbesondere was die zeitspezifische Funktion des Hippocampus anbelangt, noch kontroverse Befunde gibt, aber dennoch zahlreiche Studien mit Patienten und Gesunden eine zeitlich abhängige Beteiligung des Hippocampus, des präfrontalen Cortex und des retrosplenialen Cortex belegen. Die Heterogenität der Befunde ist sicherlich multikausal bedingt, da Unterschiede in der Altersspanne, Geschlecht, Designauswahl, sowie eine oftmals geringe Anzahl von Probanden (weniger als 10) einflussreiche Faktoren für das neuronale Outcome darstellen können.

2.5.4 Vergleich der neuronalen Korrelate des semantischen und episodisch-autobiographischen Gedächtnisses: Gemeinsamkeiten und Unterschiede

Durch die Möglichkeiten der bildgebenden Verfahren konnte in den letzten Jahren zunehmend auch neuroanatomisch untersucht werden, inwiefern semantische und autobiographische Gedächtnisinhalte gemeinsame oder auch differenzierte Substrate aufweisen. Die neuronalen Korrelate des semantischen und autobiographischen Gedächtnisabrufs wurden in Kapitel 1.5 und 2.5. bereits differenziert erläutert und innerhalb dieser beiden Kapitel wurde bei der Darstellung einiger Studienergebnisse auch zum Teil auf Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen beiden Systemen hingewiesen. Daher soll an dieser Stelle lediglich auf Arbeiten eingegangen werden, die spezifisch die Gemeinsamkeiten und Unterschiede beider Gedächtnissysteme untersucht haben. Gilboa (2004a) geben einen Überblick darüber, in welchen Studien das semantische Gedächtnis als Kontrollbedingung für das autobiographische Gedächtnis verwendet wurde.

Wie aus den Darstellungen in Kapitel 1.5 und 2.5 deutlich geworden ist, gibt es bestimmte Gehirnregionen, die beim Abruf aus beiden Systemen eine zentrale Rolle spielen, so vor allem präfrontale und temporale Areale. Einerseits existieren Belege dafür, dass für den Abruf aus dem semantischen *und* episodischen Gedächtnissystem mediale Temporallappenstrukturen (insbesondere der Hippocampus) und diencephale, thalamische Strukturen von zentraler Bedeutung, frontale Regionen hingegen spezifisch für den Abruf

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

autobiographischer Inhalte notwendig sind (Shimamura und Squire, 1987; Tulving, 1989; Knowlton und Squire, 1995; Kroll et al., 1997; Squire und Zola, 1998; Manns et al., 2003; Burianova und Grady, 2007). Andererseits existieren auch gegenteilige Befunde, die eine relevante Beteiligung medial temporaler, hippocampaler Strukturen beim Abruf semantischer Erinnerungen widerlegen und gerade in dieser Region eine Differenzierungsmöglichkeit zwischen semantischem und episodischem Gedächtnis sehen (Vargha-Khadem et al., 1997; Steinvorth et al., 2005).

Auch innerhalb der präfrontalen und temporalen Regionen scheint es beim Abruf aus den zwei Gedächtnissystemen Unterschiede zu geben, sowohl was die Lateralisierung angeht als auch die differenzierte Beteiligung spezifischer Anteile dieser Regionen. In einigen Studien konnte gemäß dem HERA-Modell (Tulving et al., 1994a) gezeigt werden, dass semantische Gedächtnisinhalte vor allem linkshemisphärische Bereiche des präfrontalen und temporalen Cortex aktivieren, während autobiographische Inhalte eine rechtshemisphärische Prädominanz oder eine bilaterale Aktivität in diesen Regionen aufweisen. Markowitsch et al. (1999a) konnten beispielsweise bei einem Patienten eine retrograde Amnesie für berühmte Ereignisse des Weltgeschehens aber intaktem autobiographischen Gedächtnisabruf nach linkshemisphärischer Läsion in inferior lateral präfrontalen sowie lateral temporalen Regionen feststellen. In der bildgebenden Metaanalyse von Cabeza und Nyberg (2000) bestätigten die Autoren die unterschiedliche Hemisphärenspezifität in präfrontalen und temporalen Bereichen (Mayes und Montaldi, 2001; Rajah und McIntosh, 2005). Auch Graham et al. (2003) lieferten durch ihre PET-Studien mit 60-jährigen gesunden Probanden, bei denen sie verschiedene Inhalte des semantischen Gedächtnisses, u.a. auch spezifische Ereignisse, mit autobiographischem Gedächtnisabruf vergleichen eine Bestätigung für differentielle Aktivierungen. Während autobiographische Inhalte im direkten Kontrast mit der semantischen Abrufmodalität bilateral den medial frontalen und mittleren Temporallappenbereich aktivierten, lieferte der entgegengesetzte Kontrast eine höhere Aktivierung in linkshemisphärischen, stärker posterioren temporalen, sowie dorsolateralen präfrontalen Regionen. Die Autoren erklärten ihre Ergebnisse im Wesentlichen mit der Tatsache, dass die Aufgabenstellung ausreichend Zeit für den detaillierten Abruf lieferte und dass konzeptuelles Wissen beim Abruf autobiographischer Inhalte notwendig war, was mit einer bilateralen Temporallappenaktivierung korrespondierte. Darüber hinaus konnten Maguire und Frith (2003a) beim direkten Vergleich von spezifischen autobiographischen

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Ereignissen mit spezifischen öffentlichen Ereignissen bei den jüngeren Probanden im Alter von 32 Jahren ein stärkere linkshemisphärische Aktivierungen im Hippocampus, medial frontalen und retrosplenialen Cortex finden, wohingegen der Gegenkontrast keine Mehraktivierung erbrachte.

In einer Studie von Wiggs et al. (1999) wurde das semantische Gedächtnis, anders als in den soeben beschriebenen beiden Studien, in Form von Farbbenennungen und das episodische Gedächtnis als Abruf zuvor gelernter Wortlisten operationalisiert, so dass keine spezifischen Ereignisse untersucht wurden. Die Autoren fanden dennoch auch hierbei eine stärkere linkshemisphärische Aktivität in temporalen und frontalen Regionen für semantische Inhalte im Vergleich zu episodischen. Die episodische Abrufbedingung stand hingegen mehr mit medial parietalen, retrosplenialen Cortex, sowie Thalamus, Cerebellum und anteriorem Cingulum in Verbindung. Die Autoren diskutieren vor allem die fehlende rechtshemisphärische Aktivierung im PFC beim Abruf episodischer Inhalte und erklären diese durch die in der Aufgabe begründete geringe Anstrengungsleistung (*effort*).

Während die bisher genannten Studien differenzierte Aktivierungen beider Gedächtnissysteme belegen, zeigte sich in einer Studie von Nyberg et al. (2002) eine gemeinsame neuronale Aktivität für den stichwortgeleiteten Abruf von Fakten und autobiographischen Erlebnissen in linkshemisphärischen inferior frontalen und mittleren Temporallappenregionen, sowie im rechten Cerebellum. Die Autoren verglichen verschiedene Aufgabenarten des episodischen, semantischen und Arbeitsgedächtnisses mittels PET bei Gesunden im Alter zwischen 24 und 28. Sie schlussfolgern aufgrund der gemeinsamen neuronalen Aktivität, dass auch beim autobiographischen Abruf durch die stichwortgeleitete Aufgabe vorwiegend semantische Informationen hervorgebracht wurden. Des Weiteren bestehen Hinweise darauf, dass der Thalamus beim Abruf aus beiden Gedächtnissystemen wichtig ist, vor allem dann, wenn es um hochspezifische Erinnerungen geht, ganz gleich welcher Natur. Thalamische Läsionen zerstören nach Ansicht mancher Autoren die Koordination des diffusen Netzwerks, das für spezifischen Erinnerungsabruf notwendig ist (Miller et al., 2003).

Abschließend sind die aktuellen Erkenntnisse von Burianova und Grady (2007) zu nennen, die sowohl gemeinsame als auch distinkte neuronale Aktivierungen von autobiographischem, episodischem und semantischem Gedächtnisabruf untersuchten. Allgemeinwissenfragen stellten die semantische Bedingung dar, Fragen zu zuvor gesehenen

II Theorie: Das episodisch-autobiographische Gedächtnis

Bildern bildeten die episodische Abrufkondition, wohingegen spezifische autobiographische Ereignisse zu vorgegebenen Stichworten abgerufen werden sollten. Während alle drei Bedingungen gemeinsam Aktivität im linken medialen Temporallappen aufwiesen, zeigten sich innerhalb dieser Regionen auch spezifische Korrelate. Semantischer Gedächtnisabruf war mit einer erhöhten Aktivierung des rechten inferioren Temporallappens verbunden, während autobiographische Ereignisse mediale Frontalcortexaktivität hervorriefen und rein episodische Inhalte Aktivität im rechten mittleren frontalen Bereich. Trotz des gemeinsamen Netzwerks waren für die verschiedenen Arten von Stimuli spezifische Anteile differentiell involviert. Im Gegensatz zu den oben genannten Studien zeigten sich beim Abruf semantischer Inhalte in der Studie von Burianova und Grady (2007) jedoch rechtshemisphärische anstelle von linkshemisphärischen Temporallappenkorrelaten. Diese Diskrepanz macht deutlich, dass die derzeitige Erkenntnislage zur differentiellen Aktivierung semantischer und autobiographischer Gedächtnisinhalte weitestgehend heterogen ist.

Insgesamt sprechen die bisherigen Forschungserkenntnisse dafür, dass für den Abruf aus dem semantischen und autobiographischen Gedächtnissystemen sowohl gemeinsame neuroanatomische Substrate vorliegen, als auch spezifische Aktivierungen zusätzlich eine Rolle spielen. Verschiedene Faktoren können für die heterogene Erkenntnislage verantwortlich sein, so z.B. die Abrufmodalitäten und Operationalisierungsarten. Wie aus den dargelegten Studien ersichtlich, existieren nur vereinzelt Studien, in denen das semantische Gedächtnis ähnlich spezifisch wie das autobiographische Gedächtnis untersucht wird (Maguire und Frith, 2003a, 2003b), so dass eine Beurteilung der differentiellen neuronalen Substrate schwierig ist, wenn die Bedingungen nicht gleichwertig operationalisiert sind. In der vorliegenden Arbeit wurde diesem Ungleichgewicht versucht Rechnung zu tragen, indem analog zu der autobiographischen Gedächtnisbedingung eine ähnlich spezifische semantische Gedächtniskondition konstruiert wurde (vgl. Kapitel III 2.2.3).

III Empirieteil

1. Fragestellungen und Hypothesen

1.1 Fragestellungen

Wie im vorherigen Kapitel II 2.5 beschrieben, liegen über das allgemeine und speziell das zeitabhängige neuronale Netzwerk des Abrufs autobiographischer Erinnerungen bei jungen Erwachsenen im Alter von 21 Jahren nur vereinzelt Studien vor, hingegen gibt es bei Adoleszenten bisher keine Erkenntnisse.

Bisherige Arbeiten, die entweder aufgrund des Alters der Probanden oder des Designs der vorliegenden Studie am ähnlichsten sind (Piefke et al., 2003; Maguire und Frith, 2003a, 2003b; Piefke und Fink, 2005a), haben ein Netzwerk aus präfrontalen und medial temporalen, retrosplenialen und cerebellären Strukturen beim Abruf autobiographischer Erinnerungen nachgewiesen. Im Vergleich zu semantischen Erinnerungen scheint beim Abruf autobiographischer Erinnerungen eine stärkere rechtshemisphärische oder bilaterale Beteiligung frontaler und medial temporaler Strukturen wichtig zu sein, wobei die Studienlage insgesamt heterogen ist. Erinnerungsqualitäten wie Detailreichtum, emotionale Bedeutsamkeit und Spezifität von Erinnerungen werden ebenso als mögliche Einflussfaktoren für unterschiedliche Befunde diskutiert, wie zeitliche Faktoren, Alter und Geschlecht (Piefke et al., 2003; Maguire und Frith, 2003a; Addis et al., 2004b; Piefke und Fink, 2005a; Piefke et al., 2005b). Die in weitaus geringerer Anzahl vorliegenden Studien zu zeitabhängigen Korrelaten des autobiographischen Gedächtnisabrufs haben vor allem den Hippocampus, präfrontalen Cortex und retrosplenialen Cortex als zeitmodulierende Strukturen erforscht. In der Regel zeigen diese Regionen eine erhöhte Aktivierung bei rezenten im Vergleich zu älteren Erinnerungen. Auch hier variieren die neuronalen Substrate jedoch zwischen den Studien. Lediglich in zwei Studien wurden mehr als zwei Lebensphasen untersucht (Tsukiura et al., 2002; Gilboa et al., 2004b), so dass die umfassten Zeiträume in den anderen Studien teilweise sehr große Lebensphasen und inhaltlich unterschiedliche Lebensabschnitte umfassen. Ferner existieren kaum Studien, die den Abruf aus dem semantischen Gedächtnis als Kontrollbedingung zum autobiographischen Gedächtnisabruf anhand spezifischer Ereignisse aus dem Weltgeschehen zeitabhängig operationalisiert haben (Maguire et al., 2001b; Maguire und Frith, 2003a, 2003b). Für das semantische Gedächtnis

liegen daher auch nur vereinzelt Befunde zu zeitabhängigen neuronalen Korrelaten vor, die auf eine stärkere Hippocampus- und retrospleniale Cortexaktivität bei rezenten im Vergleich zu älteren Inhalten hinweisen (Manns et al., 2003; Douville et al., 2005; Woodard et al., 2007). Es werden außerdem selten zwei Altersgruppen mit demselben Design untersucht (Maguire und Frith, 2003a) und die Stichprobenanzahl umfasst oftmals weniger als 12 Teilnehmer, die beide Geschlechter enthält (Maguire et al., 2001b; Niki und Luo, 2002; Piolino et al., 2004; Gilboa et al., 2004b).

Inwiefern das in Kap. II 2.5 beschriebene Basisnetzwerk autobiographischen Erinnerns und vor allem die zeitmodulierenden Strukturen aus bisherigen Studienerkenntnissen auch bei 16- und 21-Jährigen involviert sind, ist zentraler Gegenstand der vorliegenden zwei Untersuchungen. Die beiden Altersgruppen wurden insbesondere gewählt, da frontale Areale, die beim Abruf autobiographischer Ereignisse eine besondere Rolle spielen und mit zahlreichen emotional-kognitiven Funktionen verankert sind, noch bis ins Erwachsenenalter ausreifen (Huttenlocher, 1979, 1990; Pfefferbaum et al., 1994; Luciana und Nelson, 1998; Rubia et al., 2000; Thompson et al., 2000; Benes, 2001; Sampaio, 2001; Segalowitz und Davies, 2004). Außerdem durchläuft das Selbstbild zwischen dem 16. und 20. Lebensjahr ebenfalls weitere Entwicklungsschritte und kann das selbstbezogene autobiographische Gedächtnissystem beeinflussen (Miller et al., 2001b; Zeman, 2001; Krampen und Reichle, 2002). Inwiefern derartige Entwicklungsprozesse und generell das Alter der Probanden das neuronale Netzwerk beeinflussen können, kann durch die Anwendung desselben Designs bei zwei Altersgruppen untersucht werden. Des Weiteren zeigen bisherige Untersuchungen, dass die Art der autobiographischen Erinnerungen einen wichtigen Einfluss auf das neuronale Netzwerk haben kann (Addis et al., 2004b; Burianova und Grady, 2007; Krueger et al., 2007). Der Einsatz spezifischer, persönlicher autobiographischer Erinnerungen aus vier verschiedenen Lebensphasen, die im Rahmen von semi-strukturierten Interviews erhoben wurden, ermöglicht die Abgrenzung von rein episodischen Inhalten. Zudem erlaubt die Kontrollbedingung mit spezifischen semantischen Gedächtnisinhalten eine weitere Spezifizierung der neuronalen Korrelate des autobiographischen Gedächtnisses und darüber hinaus auch neue Erkenntnisse zum zeitabhängigen Abruf semantischer Gedächtnisinhalte. Der Einfluss der Valenz (positiv versus negativ) sowie des Geschlechts wurden bewusst kontrolliert, indem vorerst nur weibliche Probanden untersucht wurden und sowohl positive als auch negative Erlebnisse in gleichem Ausmaße einbezogen wurden. Durch eine

Befragung nach der fMRT-Messung ist zudem der Einfluss des Abruferfolgs, sowie der emotionalen Bedeutsamkeit aller verwendeten Stimuli überprüft worden. Die Probandenanzahl von 16 pro Gruppe lässt für die jeweilige Altersklasse repräsentative Rückschlüsse zu.

Insgesamt stellt die vorliegende Arbeit die erste fMRT-Untersuchung zu neuronalen Korrelaten und speziell zeitabhängigen Korrelaten des autobiographischen Gedächtnisabrufs über vier verschiedene Lebensphasen im Vergleich zu zeitlich analog gegliederten, spezifischen Ereignissen aus dem Weltgeschehen bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen dar.

1.2 Hypothesen

Zu den oben dargestellten Fragestellungen wurden folgende Hypothesen formuliert. Die Hypothesen werden zum Teil für beide Untersuchungsgruppen (Adoleszente und junge Erwachsene) aufgestellt, andernfalls ist es entsprechend getrennt formuliert.

Hypothese 1

1a) Der Abruf von Erinnerungen aus dem autobiographischen Gedächtnis umfasst beim Vergleich mit semantischen Gedächtnisinhalten unabhängig von verschiedenen Zeitphasen ein komplexes neuronales Netzwerk aus medial präfrontalen und temporalen Cortexgebieten (v.a. Hippocampus), retrosplenialem Cortex und Cerebellum. Das Netzwerk ist überwiegend bilateral ausgeprägt.

Die genannten Strukturen stellen das Basisnetzwerk autobiographischen Erinnerns dar und werden in sehr vielen Studien bestätigt ((Svoboda et al., 2006) und (vgl. Kap. II 2.5.1)). Dieses Netzwerk beinhaltet wichtige Strukturen des limbischen Systems, welches für die emotionale Verarbeitung und vor allem den Abruf emotionaler Erinnerungen, wie sie in der vorliegenden Studie verwendet wurden, wesentlich ist. Wie in Kap. II 2.5.1 dargestellt, existieren sowohl Befunde, die eine stärkere rechtshemisphärische Prädominanz frontaler Regionen aufweisen (Markowitsch, 1995; Fink et al., 1996), als auch solche, die für eine linkshemisphärische Prädominanz oder bilaterale Aktivität sprechen (Piefke et al., 2003; Vandekerckhove et al., 2005). Für die vorliegende Studie sollten bei beiden Gruppen beide

Hemisphären involviert sein, da es sich zum einen um emotionale Verarbeitungsprozesse handelt, die eher rechtshemisphärisch verankert sind, andererseits aber auch um eine sehr komplexe, verbale Aufgabe, die auch die linke Hemisphäre beansprucht (Cabeza und Nyberg, 2000).

Im Bereich des präfrontalen Cortex ist vor allem eine Aktivierung des medialen Anteils zu erwarten, da dieser besonders mit spezifischen, detailhaltigen, emotionalen autobiographischen Erinnerungen in Verbindung steht (Markowitsch et al., 2003c; Levine et al., 2004; Cabeza und St Jacques, 2007; Piolino et al., 2007a; Brand und Markowitsch, 2008) und generell eine wichtige Rolle bei der Emotionsverarbeitung und selbstbezogenen Prozessen spielt (Phan et al., 2002; Northoff et al., 2006). Innerhalb der präfrontalen Cortexaktivierung können sich in beiden Gruppen Abweichungen zeigen, da diese Struktur sich noch bis zum 21. Lebensjahr anatomisch verändert (vgl. Kap. II 2.2.3 und Kap. II 2.5.2). Darüber hinaus wird eine bilaterale Hippocampusaktivität erwartet: Der Hippocampus ist beim Abruf autobiographischer Erinnerungen vor allem im Zusammenhang mit emotionalem Gehalt und „lebendigem Wiedererleben“ (*vividness*) der Ereignisse beteiligt. Der linke Hippocampus wird vor allem mit Detailreichtum autobiographischer Erlebnisse in Verbindung gebracht (Addis et al., 2004b; Addis und Schacter, 2008) und mit der Reaktivierung von Erinnerungen. Rechtshemisphärische mediale Temporallappenaktivierung finden sich eher bei negativen Erlebnissen, bilaterale hingegen bei positiven (vgl. Kap. II 2.5.2). Da in unserer Studie beide Arten von Ereignissen, sowie detaillierte Erlebnisse einbezogen wurden, sollten eher bilaterale Aktivierungen in diesem Bereich vorliegen. Schließlich wird beim Abruf der autobiographischen Studie bei beiden Gruppen von einer retrosplenialen Cortexaktivierung ausgegangen, weil es sich um vertraute Erinnerungen der eigenen Biographie handelt, Navigationsprozesse notwendig sind, um den Raum- und Ort Kontext des Erlebnisses wieder zu erleben und zudem handelt es sich um selbstrelevante Stimuli, die besonders gut visuell imaginiert werden können (vgl. Kap. II 2.5.2).

1b) Der Vergleich von semantischen Gedächtnisinhalten mit autobiographischen Erinnerungen liefert in beiden Gruppen keine Mehraktivierung in emotional relevanten Arealen wie dem Hippocampus oder retrosplenialer Cortex zugunsten des semantischen Gedächtnisses. Lediglich in stärker kognitiv verankerten Regionen des präfrontalen und temporalen Cortex finden sich geringfügig höhere Aktivitäten.

Insgesamt belegt bisher keine Studie eine stärkere emotionalere Beteiligung des semantischen Gedächtnisabrufs im Vergleich zum Autobiographischen, was aufgrund der Definition beider Gedächtnissysteme naheliegend ist (vgl. Kap. II 1.3). Gemäß dem HERA-Modell ist zwar beim semantischen Gedächtnisabruf im Vergleich zum autobiographischen Abruf mit einer stärker linkshemisphärischen frontotemporalen Aktivierung zu rechnen, was durch einige Studien bestätigt wird (vgl. Kap. 1.5 und 2.5.4). Jedoch belegen Maguire und Frith (2003a), die spezifische semantische Ereignisse als Bedingung untersuchen, keine stärkere oder anders lateralisierte Aktivierung für spezifische Ereignisse des Weltgeschehens im Vergleich zu autobiographischen. Burianova und Grady (2007) zeigen, dass der Abruf semantischer Gedächtnisinhalte im Vergleich zu rein episodischen und autobiographischen Informationen Strukturen wie den mittleren frontalen Gyrus und inferior temporalen Gyrus der rechten Hemisphäre aktiviert, welche stärker mit kognitiven Prozessen in Verbindung stehen (vgl. Kap. 2.5.2 und 2.5.4) und daher auch in der vorliegenden Studie zu erwarten sind.

Hypothese 2

Beim Vergleich der vier Lebensphasen zeigen sich Unterschiede in der neuronalen Aktivität sowohl beim Abruf autobiographischer als auch beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte: Unmittelbare Ereignisse unterscheiden sich neuronal am stärksten von frühen Erlebnissen aus der Kindheit.

Wie in Kap. II 1.5 und II 2.5.3 dargestellt, liefern bisherige Studien Befunde dafür, dass ein zeitlich modulierender Abruf sowohl semantischer als auch autobiographischer Gedächtnisinhalte zwischen rezenter und weit zurückliegender Lebensphase der Kindheit (Phase 1 und Phase 4 vgl. Kap. III 2.2.2) vorliegt. Nachfolgend werden detailliertere zeitspezifische Unterhypothesen unabhängig von der Gedächtnisart sowie zu jeder der beiden Gedächtnisarten formuliert. Inwiefern sich die anderen Lebensphasen neuronal unterscheiden, kann auf der Basis bisheriger Forschungsergebnisse nicht vorhergesagt werden, da keine Studie existiert, in der die Zeitspanne innerhalb der Lebensphasen spezifiziert wird. Daher werden alle Lebensphasen im explorativen Sinne miteinander kontrastiert, sowohl für den semantischen als auch für den autobiographischen Abruf.

2a) Der Abruf aktiviert *unabhängig von der Gedächtnisart* bei beiden Gruppen den retrosplenialen Cortex stärker bei rezenten Erinnerungen als bei weit zurückliegenden Ereignissen.

Gilboa et al. (2004b) lieferten einen Beleg dafür, dass der retrospleniale Cortex stärker beim rezenten Erinnerungsabruf involviert ist, unabhängig von der Lebendigkeit der jeweiligen Gedächtnisart (vgl. Kap. II 2.5.3).

Da die Phase zwischen Adoleszenz und Erwachsensein eine Phase mit vielen neuen Eindrücken und Veränderungen (z.B. Wahlrecht, Volljährigkeit, Führerschein, eigener Verdienst, erste Beziehung, Abitur, Studium) ist, sollten bei den hiesigen zwei Untersuchungsgruppen sowohl die Weltgeschehnisse als auch die eigenen Erlebnisse des letzten Jahres besonders intensiv und wichtig sein. Durch den Fokus dieser Altersgruppen auf die unmittelbare Lebensphase ist von einer stärkeren visuellen Imagination, stärkerem Selbstbezug und mehr Vertrautheitsgefühlen beim Abruf rezenter Ereignisse auszugehen. Dies alles sind Funktionen, die vor allem im retrosplenialen Cortex ausgeführt werden, wie Studien von (Shah et al., 2001; Piefke et al., 2003; Gilboa et al., 2004b; Sugiura et al., 2005; Northoff et al., 2006; Woodard et al., 2007) gezeigt haben (vgl. Kap. II 1.5, II 2.5.2 und II 2.5.3).

2b) Der Abruf aus dem *autobiographischen Gedächtnis* zeigt ein zeitlich moduliertes Muster über die vier Lebensphasen hinweg: Der Hippocampus, präfrontale Cortex und retrospleniale Cortex sind bei jüngeren Erlebnissen stärker involviert als bei Kindheitserlebnissen. Der präfrontale Cortex, v.a. der mediale Bereich, zeigt dabei eine besonders starke Aktivierung.

Die drei genannten Areale stellen wichtige Ankerpunkte des limbischen Systems dar und stehen daher allgemein eng in Verbindung mit emotionalen Prozessen und darüber hinaus mit emotionalem Gedächtnisabruf (vgl. Kap. II 2.5.1). Eine zeitlich modulierte Aktivierung des retrosplenialen Cortex und Hippocampus zugunsten rezenter autobiographischer Ereignisse der letzten fünf Lebensjahre im Vergleich zu Kindheitserlebnissen konnten bisher u.a. Piefke et al. (2003) bei 26-Jährigen gesunden Probanden belegen (vgl. Kap. II 2.5.3). Das semi-strukturierte Interview der Autoren ist dem Vorliegenden ähnlich, ebenso wie die

untersuchte Altersgruppe, so dass bei den Adoleszenten und jungen Erwachsenen Ähnliches erwartet wird. Weitere Studien bestätigen die differentielle Aktivierung des retrosplenialen Cortex beim Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen bei verschiedenen Altersgruppen (Gilboa et al., 2004b; Steinvorth et al., 2006 vgl. Kap. II 2.5.3). Belege für die stärkere Hippocampusaktivität bei rezenten Erlebnissen belegen insgesamt sowohl Studien an Gesunden als auch an Patienten (vgl. Kap. II 2.5.3). Als theoretisches Modell steht hinter der Hypothese die Konsolidierungstheorie (vgl. Kap. II 2.3.1).

Dass der präfrontale Cortex generell eine wichtige Funktion bei der zeitlichen Einordnung von autobiographischen Erlebnissen inne hat, belegen Studien an Patienten mit Schädigungen in medialen Bereichen des PFC, aber auch Studien mit gesunden Probanden (vgl. Kap. II 2.5.3). Neben der Funktion beim zeitlichen Einordnen sollte der präfrontale Cortex vor allem aufgrund seiner Funktion bei selbstbezogenen, emotionalen Ereignissen und autonometischem Bewusstsein stärker bei der letzten Lebensphase aktiviert sein, da diese z.B. bei den 21-Jährigen eine besonders emotionale, selbstbezogene Phase (Studiumbeginn) einschließt. Im Vergleich zu den 21-Jährigen sollte der PFC jedoch bei den 16-Jährigen weniger stark für rezente Erinnerungen aktiviert sein, da diese Struktur noch weiter neuroanatomisch ausreift (vgl. Kap. II 2.2.3) und das Selbstkonzept ebenfalls noch zwischen dem 16. und 20. Lebensjahr eine Entwicklung zeigt (vgl. Kap. II 2.2.2).

2c) Der retrospleniale Cortex zeigt bei beiden Untersuchungsgruppen eine stärkere Aktivierung für rezente *semantische Gedächtnisinhalte* (Ereignisse des Weltgeschehens) im Vergleich zur Phase der Kindheit.

Zeitabhängige neuronale Korrelate des semantischen Gedächtnisses wurden bisher wenig untersucht. In der vorliegenden Studie wurden gesunde Probanden untersucht und die existierenden Studien an Gesunden (Maguire et al., 2001b; Woodard et al., 2007) stützen die Hypothese, dass nicht der Hippocampus, sondern eher der retrospleniale Cortex bei rezenten Ereignissen aus dem Weltgeschehen stärker involviert ist als bei weiter Zurückliegenden. Die rezente Lebensphase sollte dabei in den beiden Altersgruppen besonders lebhaft erinnert werden, da Heranwachsende erst ca. ab dem 16. Lebensjahr beginnen, sich mit politischen Dingen wie z.B. dem Wahlrecht auseinanderzusetzen. Ab diesem Alter fängt das Interesse am Weltgeschehen an, kontinuierlich zu wachsen. Dadurch

ist für Ereignisse aus der rezenten Lebensphase in den beiden Altersgruppen eine stärkere visuelle Imagination und Vertrautheit zu erwarten.

Hypothese 3

In den Post-fMRT-Befragungen zeigt sich bezüglich des Abruferfolgs und der emotionalen Bedeutsamkeit folgendes:

3a) Beide Gruppen erinnern nahezu alle eigenen *autobiographischen Ereignisse* unabhängig von der Lebensphase gleich gut.

Einige Wochen vor der Messung haben die Probanden im Rahmen eines semi-strukturierten Interviews die Ereignisse persönlich berichtet. Daher ist davon auszugehen, dass alle Erinnerungen gut abgerufen werden können, auch wenn die präsentierten autobiographischen Stimuli für die fMRT-Untersuchung vom Versuchsleiter in Form von Sätzen aufgesprochen wurden. Piefke et al. (2003) lieferten zudem einen Beleg für den nicht variierenden Abruferfolg von Ereignissen aus verschiedenen Lebensphasen.

3b) Aus den Post-fMRT-Befragungen resultiert weiterhin, dass semantische Ereignisse von beiden Gruppen zwar überwiegend erinnert werden, jedoch insgesamt etwas schlechter als die autobiographischen Ereignisse.

Die ausgewählten Stimuli wurden zuvor in einer altersgematchten Stichprobe validiert. Jedoch kann davon ausgegangen werden, dass ein prozentualer Anteil (10-20%) nicht erinnert werden kann, da das Faktenwissen interindividuell unterschiedlich gut gespeichert sein kann und die Stimuli nicht wie die autobiographischen zuvor abgefragt wurden. Vor allem ältere Ereignisse aus der Phase der frühen Kindheit und Grundschulzeit können weniger gut abrufbar sein als aktuellere.

3c) In beiden Gruppen zeigt sich aus den Ergebnissen der Post-fMRT-Fragebögen eine stärkere emotionale Bedeutung der autobiographischen im Vergleich zu den semantischen Ereignissen.

Insgesamt liegen nur wenig Befunde zum Vergleich der emotionalen Bedeutsamkeit von semantischen und autobiographischen Ereignissen vor (Maguire und Frith, 2003b; Steinvorth et al., 2006). Die Definition und Abgrenzung beider Gedächtnissysteme liefert per se eine Begründung dieser Hypothese, da autobiographische Erinnerungen im Gegensatz zu semantischen Gedächtnisinhalten besonders durch eine emotionale Komponente und Selbstbezug gekennzeichnet sind (vgl. Kap. II 1.3.2 und 2.1). Um derartige Stimuli handelt es sich in der vorliegenden Studie und die semantischen Gedächtnisinhalte umfassen hingegen Ereignisse, die zwar ebenfalls einmalig aufgetreten sind, jedoch von vielen Menschen gleichermaßen erlebt wurden und nicht emotional bedeutsam sind. Für beide Gruppen sollten die Erinnerungen der letzten Lebensphase am bedeutsamsten sein, da, wie in Hypothese 1 und 2 erwähnt, das letzte Jahr bei derartig jungen Probanden besonders präsent ist.

2. Stichproben und Methoden

2.1 Stichproben und Kontrollgruppen

An der fMRT-Studie nahmen zwei gesunde weibliche Probandengruppen teil: Junge Erwachsene im Alter von 20-22 Jahren sowie Adoleszente im Alter von 16-17 Jahren. Alle Versuchspersonen waren rechtshändig und wiesen keine psychiatrische Vorgeschichte auf. Es wurden lediglich weibliche Probandinnen untersucht, um die normale Variabilität von Gehirngröße und -form gering zu halten. Ein entsprechendes Ethikvotum lag bei beiden Versuchsgruppen vor. Die Probandengruppen setzten sich im Einzelnen wie folgt zusammen:

Gruppe 1: Junge Erwachsene (21-Jährige)

Es wurden 16 junge Erwachsene im Alter von 20-22 Jahren untersucht ($M = 20.8$ Jahre), von denen eine Person aufgrund technischer Störungen während der Kernspinnmessung nicht in die Auswertung einbezogen werden konnte. Insgesamt gingen folglich 15 Probandinnen in die Auswertung mit ein. Die Versuchspersonen waren Studentinnen im Grundstudium verschiedener Fakultäten an der Universität Bielefeld.

Gruppe 2: Adoleszente (16-Jährige)

Die Gruppe der Adoleszenten umfasste 16 Gymnasiastinnen aus Jülich im Alter von 16-17 Jahren ($M = 16.07$). Eine Versuchsperson dieser Gruppe konnte in der Auswertung ebenfalls nicht beachtet werden, da ihre Kopfbewegungen im Kernspin die erlaubten Millimetergrenzen überschritten. Insgesamt gingen demnach 15 Probandinnen mit in die Auswertung ein. Die Schülerinnen wurden aus zwei verschiedenen Gymnasien, sowie aus mehreren Klassen eines Jahrgangs rekrutiert, um Klassen- oder Schuleffekte weitgehend auszuschließen.

Alle Probandinnen wurden von mir untersucht.

In Tabelle 1 werden die Ausschlusskriterien aufgelistet.

Tab. 1: Ein- und Ausschlusskriterien

Einschlusskriterien
- Weiblich
- Rechtshändig
- Gesund
- 16-17-Jährige bzw. 20-22-Jährige
- Gymnasiastinnen bzw. Studentinnen
- Deutsche Muttersprachler
- SCL-90-R-Score mit T-Werten zwischen 40 und 60
Ausschlusskriterien
- Platzangst
- Metall im oder am Körper (feste Zahnsplangen, Piercings, Schrauben etc.)
- Tattoos
- Herzschrittmacher
- Hörfehler
- Neurologische und psychiatrische Vorerkrankungen

Die beiden Versuchsgruppen sind in Tab.2 zusammenfassend beschrieben.

Tab. 2: Beschreibung der Versuchsgruppen

		Gruppe 1 (n=15)	Gruppe 2 (n=15)
Alter in Jahren	Mittelwert (<i>SD</i>)	20.8	16.1
Geschlecht	Weiblich	15	15
Bildungsstand	Abitur	15	0
	10.Klasse	0	15
Händigkeit	Rechtshänder	15	15

Zur Validierung der semantischen Stimuli (vgl. Kap. III 2.2.3) wurden zwei alterskorrelierte Kontrollgruppen rekrutiert:

Kontrollgruppe 1:

Analog zu den jungen Erwachsenen der Gruppe 1, handelte es sich um 14 gesunde, weibliche 20-22-Jährige ($M = 20.8$ Jahre, Range: 20-22) Studentinnen der Universität Bielefeld.

Kontrollgruppe 2:

Entsprechend der Gruppe 2 wurden hier 14 gesunde, weibliche 16-Jährige ($M = 16.1$ Jahre; Range: 15-17) Schülerinnen von Gymnasien in Jülich und Bielefeld befragt.

Diese beiden Gruppen waren für die Zusammenstellung und Validierung semantischer Stimuli (Fakten der Vergangenheit) wichtig, nahmen aber an der im Folgenden näher beschriebenen fMRT-Studie per se nicht teil.

2.2 Methoden

In den folgenden Abschnitten werden die in der vorliegenden Studie verwendeten Methoden beschrieben. Ausführlicher wird dabei auf das autobiographische Interview, sowie die fMRT-Durchführung eingegangen.

2.2.1 Vortests

Beide Versuchsgruppen wurden mit zwei kurzen Vortests untersucht, um die Händigkeit und den psychischen Gesundheitszustand zu überprüfen. Die Überprüfung der Händigkeit bzw. der daraus folgende Ausschluss von Linkshändern ist vor allem deshalb wichtig, um die Varianz der Hirnanatomie geringer zu halten und somit die Händigkeit als Einflussgröße zu kontrollieren. Eine Intelligenztestung wurde nicht durchgeführt, da diese zum einen den für die Versuchspersonen sehr zeitaufwendigen Untersuchungsrahmen gesprengt hätte, zum anderen aufgrund des gleichen Schulbildungsniveaus in den Gruppen von einer vergleichbaren Intelligenzleistung aller Probandinnen ausgegangen werden kann. Zudem war die Bestimmung des genauen Intelligenzquotienten im Rahmen der Fragestellung der vorliegenden Studie nicht von Bedeutung.

Händigkeit

Zur Erfassung der Händigkeit wurde das Edinburgh Händigkeitinventar (Oldfield, 1971) verwendet. Bei diesem Testverfahren wird erfragt, welche Hand für die Ausführung von zehn alltäglichen Tätigkeiten bevorzugt eingesetzt wird. Die Händigkeit wird als Prozentwert

erfasst, der mittels einer Formel errechnet wird. Der Range liegt zwischen +100% und -100%.² Ein positiver Wert von +100% liegt vor, wenn die Probandin alle Handlungen mit rechts ausübt, hingegen erreicht man den Wert von -100% bei ausschließlicher Verwendung der linken Hand. Ein Prozentwert von Null entspricht einer Beidhändigkeit.

SCL-90-R

Um psychische Störungen, welche die Gehirnaktivität beeinflussen könnten, auszuschließen, wurde im Vorfeld die deutsche Version der Symptom-Checkliste von Derogatis (SCL-90-R) durchgeführt (Franke, 2002). Dieser Test misst die subjektiv empfundene Beeinträchtigung körperlicher und psychischer Symptome innerhalb der letzten sieben Tage. Die Checkliste umfasst 90 vorgegebene Symptome verteilt auf neun Skalen (Somatisierung, Zwanghaftigkeit, Unsicherheit im Sozialkontakt, Depressivität, Ängstlichkeit, Aggressivität/Feindseligkeit, Phobische Angst, Paranoides Denken, Psychotizismus). Dabei ergeben sich drei globale Kennwerte zur Beurteilung: Der **GSI** (*global severity index*) misst die grundsätzliche psychische Belastung, der **PSDI** (*positive symptom distress index*) misst die Intensität der Antworten, der **PST** (*positive symptom total*) gibt Auskunft über die Anzahl der Symptome, bei denen eine Belastung vorliegt. Die Rohwerte werden in T-Werte transformiert (Standardisierungsstichprobe N = 1006 normale Gesunde). Kriterien für die Normierung sind die demographischen Variablen Bildung und Geschlecht. Ein T-Wert zwischen 60 und 70 zeigt eine deutlich messbare psychische Belastung an. Zwischen 70 und 80 eine sehr hohe Belastung.

² Beispiel: „Mit welcher Hand benutzen Sie die Gabel?“; Mit welcher Hand putzen Sie sich die Zähne?“

2.2.2 Autobiographisches Interview

Zwei Monate vor der fMRT-Untersuchung wurde mit jeder Probandin ein semi-strukturiertes Interview durchgeführt. Zunächst wurden die Versuchspersonen aufgefordert, persönlich bedeutsame positive und negative Lebensereignisse von der Kindheit bis zur Gegenwart frei abzurufen. Die Instruktion beinhaltete die Aufforderung lediglich solche Erlebnisse zu berichten, die sie selbst erinnerten und nicht etwa aus Erzählungen der Familie oder von Fotos kannten.

Nach dem freien Abruf erfolgte anhand einer von mir konstruierten ‚Lebenslinie‘ eine Zuordnung der Erinnerungen in vier Lebensphasen. In Tabelle 3 werden die vier Phasen (nachfolgend genannt P1 bis P4) für die beiden Versuchsgruppen näher beschrieben.

Tab. 3: Einteilung der vier Lebensphasen *(Lj.)

<u>Gruppe 1: Junge Erwachsene</u>	<u>Gruppe 2: Adoleszente</u>
P1: 3. Lebensjahr* bis Schulbeginn (6./7.Lj.)	P1: 3. Lebensjahr bis Schulbeginn (6./7.Lj.)
P2: Schulbeginn (6./7.Lj.) – 15.Lj.	P2: Schulbeginn (6./7.Lj.) – 10.Lj.
P3: 15. bis 18.Lj.	P3: 11. bis 14.Lebensjahr
P4: Rezente Erinnerungen des letzten Lebensjahres (19./20.Lj.)	P4: Rezente Erinnerungen des letzten Lebensjahres (15.Lj.)

Im strukturierten Teil des Interviews wurden die Versuchspersonen gebeten, für jede der vier Phasen weitere autobiographische Erinnerungen detailliert zu berichten. Zwischen den Phasen P4 und P3 wurde in beiden Gruppen ein Jahr ausgelassen, um die Trennung zwischen Alt- und Neugedächtnis herzustellen. An Stellen des erschwerten Abrufs wurden Stichwörter eingeworfen wie z.B. „Bedeutsamer Kuss“, „Erster Schultag“ etc. Alle Interviews wurden per Tonband aufgezeichnet und anschließend transkribiert, um bei der Vorbereitung der Stimuli für die MRT-Untersuchung auf jedes individuelle Interview zurückgreifen zu können.

Für jede Lebensphase wurden insgesamt 18 persönliche, detaillierte Erlebnisse rekrutiert (9 positive, 9 negative). Es wurden gezielt gleich viel positive und negative Erinnerungen mit einbezogen, da die emotionale Ausprägung von Erinnerungen nicht als weiterer Faktor in die Studie mit eingehen sollte. Aus jedem Ereignis konnten aufgrund des Detailreichtums zwei

autobiographische Stimuli-Sätze konstruiert werden, die ganz unterschiedliche Elemente des Ereignisses umfassten, so dass Wiederholungseffekte ausgeschlossen werden konnten. Pro Lebensphase ergaben sich daraus 36 autobiographische Stimuli, also insgesamt 144 pro Probandin (4 x 36). Für die spätere auditive Präsentation im Scanner wurden die Sätze mit meiner Stimme über ein Audio-Programm (Gold Wave) einzeln aufgenommen. Alle Sätze wurden in der Gegenwartsform formuliert, damit das Ereignis möglichst lebendig wieder erlebt werden konnte. Alle Sätze hatten dieselbe Sprachlänge. Nachfolgend wird ein Beispielsatz aufgeführt:

„Ich spiele mit meinem Cousin im Garten, als Mama kommt und mir sagt, sie trennt sich von Papa.“

Im Anhang wird beispielhaft dargestellt, wie aus einem ausführlich berichteten Erlebnis zwei Stimuli-Sätze konstruiert wurden.

2.2.3 Semantische Stimuli

Für die Konstruktion der semantischen Stimuli wurde eine umfangreiche Sammlung an öffentlichen Ereignissen aus der Vergangenheit zusammengestellt. Die Ereignisse umfassten analog zu den autobiographischen Erinnerungen die Zeitspanne von der frühen Kindheit bis zur Gegenwart der Probandinnen. Zur Erstellung dieses Itempools mit ca. 300 (pro Gruppe) öffentlichen, vergangenen Ereignissen aus Politik, Kultur, Film und Musik wurde auf Internetquellen, Lexika und Jahresrückblicke zurückgegriffen. Die Ereignisse wurden der jeweils alterskorrelierten Kontrollgruppe in Form eines Fragebogens mit den Antwortmöglichkeiten „Ja, ich erinnere das Ereignis“ oder „Nein, ich erinnere das Ereignis nicht“ ausgehändigt. Die Ereignisse waren nach Jahreszahlen geordnet. Die Instruktion lautete, anzugeben, welche Ereignisse sie erinnern und welche nicht.

Aus dem Fragebogen wurden dann diejenigen öffentlichen Ereignisse für das Kernspinexperiment selektiert, die von allen Kontrollprobandinnen der jeweiligen Gruppe erinnert wurden. Diese wurden dann ebenfalls in die in Tab. 3 aufgeführten Lebensphasen eingeteilt. Insgesamt wurden 144 semantische Stimuli (36 pro Lebensphase) gebildet. Ein Stimulus lautete beispielsweise:

„Nach dem Start stürzt ein Flugzeug der Air France in ein Hotel“.

Im Anhang sind für jede Lebensphase pro Gruppe einige Beispielsätze aufgeführt.

2.2.4 fMRT-Untersuchung

Im Folgenden werden zunächst einige Grundlagen zur funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) erläutert. Anschließend erfolgt eine Beschreibung des experimentellen Designs und der fMRT-Darbietung.

2.2.4.1 Grundlagen der funktionellen Magnetresonanztomographie

Die funktionelle Magnetresonanztomographie, auch funktionelle Kernspintomographie genannt, zählt zu den nicht-invasiven, bildgebenden Verfahren, welches die Messung der Gehirnaktivität aufgrund von Veränderungen der Gewebsdurchblutung (*rCBF: regional cerebral blood flow*) in verschiedenen Hirnregionen erlaubt. Die fMRT ist eine Weiterentwicklung der Magnetresonanztomographie (MRT). Der entscheidende Entwicklungsfortschritt liegt in der Abbildung des Blutflusses in den Gehirnarealen über die Zeit, während die MRT-Bilder (*Scans*) lediglich physiologische Strukturen darstellen. Durch die lokal erhöhte neuronale Aktivität wird die lokale Durchblutung verstärkt. Damit ist es möglich, **funktionelle** Abläufe im Gehirngewebe in Form von Schnittbilderserien darzustellen. Im Gegensatz zur Computertomographie (CT) und Positronenemissionstomographie (PET) erfordern weder anatomische noch funktionelle Aufnahmen mit der MRT radioaktive Strahlen oder die Injektion von Substanzen, sondern machen sich Magnetfelder zu Nutze. Kernspintomographen haben in der Regel Magnetfeldstärken von 1,5 bis 3 Tesla. 1,5 Tesla entsprechen ungefähr dem 30.000-fachen des Erdmagnetfeldes. In einigen Labors wird das menschliche Gehirn derzeit mit bis zu 7-Tesla Geräten gemessen.

Die funktionelle Magnetresonanztomographie basiert auf dem von Ogawa (Menon et al., 1992; Ogawa et al., 1992; Ogawa et al., 1993) entdeckten BOLD-Effekt (*Blood-Oxygen-Level-Dependent*). Für den BOLD-Effekt sind die unterschiedlichen magnetischen Eigenschaften von sauerstoffreichem (oxygeniertem) und sauerstoffarmen (desoxygenierten) Blut relevant. Oxygeniertes Blut (Oxyhämoglobin) entsteht, wenn Sauerstoff mit Hilfe des Eisenmoleküls an das Blut-Hämoglobin bindet, und ist diamagnetisch. Die Eisentome des Desoxyhämoglobin sind hingegen nicht an Sauerstoff gebunden, behalten daher ihre aktiven magnetischen Eigenschaften. Somit ist Desoxyhämoglobin paramagnetisch. Die unterschiedlichen magnetischen Eigenschaften haben Einfluss auf das MR-Signal: Deoxyhämoglobin führt zu

einer Reduktion der Homogenität des magnetischen Feldes im Kernspintomographen und kann dadurch in spezifischen Magnet Resonanz (MR)-Sequenzen einen Signalabfall herbeiführen, Oxyhämoglobin beeinflusst die Homogenität des magnetischen Feldes dagegen nicht. Wird ein Gehirnareal stimuliert, führt dies zu einer lokalen Stoffwechselsteigerung und zu einem erhöhtem cerebralen Blutfluss. Durch den Überschuss an Sauerstoff verändert sich schließlich das Verhältnis von Desoxyhämoglobin und Oxyhämoglobin zu Gunsten des Oxyhämoglobins, was wiederum zu der oben erwähnten Signalveränderung führt. Durch die erhöhte Durchblutung lassen sich so Areale identifizieren, die bei einer bestimmten Aufgabe beteiligt sind. Der BOLD-Effekt führt in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt zu einer Veränderung der Helligkeit und des Kontrastes des durchbluteten Gewebes. Den Verlauf eines BOLD-Signal veranschaulicht Abbildung 17.

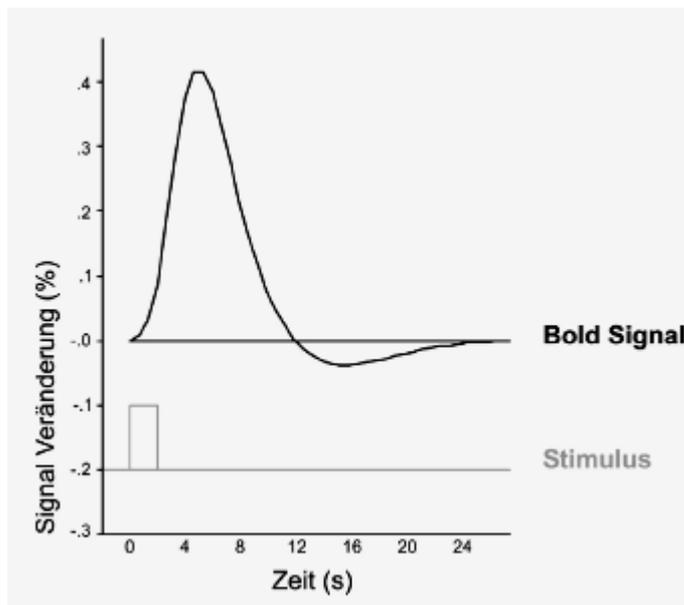


Abb. 17: Darstellung des BOLD-Signals, verdeutlicht, dass die maximale Stärke/Intensität der Aktivierung bei ca. 6-8 Sek. nach Stimulus-Darbietung liegt

Wie in Abbildung 17 dargestellt, kommt es etwa 2 Sekunden nach Darbietung eines Stimulus im Gehirn zu einem schnellen Anstieg der neuronalen Aktivität. Das Signal erreicht bei ca. 6 bis 8 Sekunden sein Maximalniveau und fällt dann auf ein etwas geringeres, konstantes Niveau zurück. Nach Beendigung der Stimulation sinkt das Signal in der Regel unter das ursprüngliche Signalniveau (auch *Baseline* genannt) und nähert sich diesem anschließend wieder an.

Zum Nachweis des BOLD-Effektes sind T2*-gewichtete 2-D Messequenzen erforderlich, dies können Echo-Planar-Sequenzen (*EPI: echo planar imaging*) oder Gradientenecho-Sequenzen (GE) sein. Bei der fMRT-Messung wird am häufigsten die EPI-Sequenz eingesetzt, da sie eine sehr schnelle Bildgewinnung im Millisekundenbereich (weniger als 100 ms) ermöglicht. Die schnellere Datenaufnahme vermindert z.B. die Sensitivität gegenüber Bewegungen des Patienten bzw. Probanden.

Eine fMRT-Untersuchung gliedert sich im Allgemeinen in drei Schritte:

Zunächst erfolgt vor der fMRT-Messung ein kurzer, gering auflösender Scan (*Prescan*) zur Prüfung der korrekten Lagerung und Position des Patienten bzw. seines Kopfes (Dauer ca. 30 Sekunden). Anschließend wird eine 3D-anatomische Messung durchgeführt (*MPrage*), die räumlich hoch auflösend ist und die Anatomie des Gehirns detailgetreu darstellt (Dauer: ca. 6-15 Minuten). Der eigentliche fMRT-Scan ist eine schnelle, räumlich gering auflösende Messung, die die stoffwechselbedingten Unterschiede im untersuchten Gewebe registriert. Die Dauer ist je nach Fragestellung und Aufgabe unterschiedlich.

In einer funktionellen Kernspinuntersuchung werden in der Regel zwei Zustände miteinander verglichen: Zum Beispiel das Betrachten von Bildern im Vergleich zu einer Kontrollbedingung (meist ein Ruhezustand). Der Aktivitätszustand während einer Aufgabe (Betrachten von Bildern) wird mit dem Ruhezustand verglichen.

Des Weiteren liegen fMRT-Studien liegen zwei verschiedene Arten von Designs zu Grunde:

Bei Verwendung eines **Blockdesigns**, welches auch in der vorliegenden Studie eingesetzt wurde, wird die mittlere Aktivität von experimentellen Blöcken miteinander verglichen. Jeder Block besteht aus einer Vielzahl gleichartiger kognitiver Aufgaben/*Trials* oder Stimuli, z.B. sechs positive Bilder oder sechs negative Bilder. Die Auswertung erfolgt dann nicht für die einzelnen Trials getrennt, sondern blockweise.

Bei **ereigniskorrelierten** Designs (*event-related designs*) hingegen wird die Gehirnaktivität für jeden einzelnen Stimulus getrennt erfasst, z.B. die Signaländerung bei einem bestimmten negativen Bild oder einer bestimmten Erinnerung aus der Kindheit. Die Auswertung von fMRT-Daten kann durch verschiedene Computerprogramme erfolgen. In der vorliegenden Studie wurde das Programm *Statistical Parametric Mapping (SPM)* angewendet. Mit *SPM* können spezifische neuronale Aktivierungen als Reaktion auf experimentelle Faktoren erfasst werden. Zur Testung von Hypothesen über regional spezifische Effekte beinhaltet *SPM* die Konstruktion von räumlich erweiterten statistischen Vorgängen

(Friston et al., 1995). Die *Statistic Parametric Maps* sind dabei statistische Gehirnkarten mit Voxelwerten, die der Nullhypothese, einer T-oder F-Verteilung folgen. Für jedes Voxel innerhalb einer Analyse wird der gleiche statistische Test verwendet und aus den sich daraus ergebenden statistischen Parametern setzt sich ein Bild bzw. eine Karte (*SPM*) zusammen.

Die funktionelle Kernspintomographie weist seit ihrer Entstehung eine imminente Anwendung in klinischen sowie forschungsbasierten Settings auf. Ein wichtiger Fortschritt ist einerseits in der hohen räumlichen Auflösung und im Kontrast zu sehen, mit denen Organe und Gewebe präziser und differenzierter dargestellt werden können. Andererseits leistet insbesondere die Möglichkeit, neuronale Aktivität bei bestimmten Funktionen in einem Zeitraum von wenigen Sekunden millimetergenau zu lokalisieren einen ganz wesentlichen Beitrag in der Erforschung des menschlichen Gehirns. Mittels der Positronen-Emissions-Tomographie (PET) ist es zwar möglich, neuronale Aktivität bei bestimmten Funktionen zu messen, jedoch ist die Anwendung zu Forschungszwecken besonders durch die Injektion radioaktiver Substanzen eingeschränkt.

2.2.4.2 Design und fMRT-Darbietung

In der vorliegenden Studie wurde ein 2*4 faktorielles Block-Design verwendet. Es wurden **zwei** Gedächtnisarten (autobiographisches und semantisches Gedächtnis) untersucht, sowie **vier** verschiedene Lebensphasen (P1, P2, P3, P4; vgl. Tab 3).

Alle 288 Stimuli (144 autobiographische und 144 semantische Ereignisse) wurden im Kernspintomographen auditiv über Kopfhörer dargeboten. Das fMRT-Experiment bestand aus drei Durchgängen à 15 Minuten und einer anschließenden 3D-Messung. In jedem Durchgang wurden 96 Stimuli präsentiert, die in 16 Blöcke mit je 6 Stimuli unterteilt waren. Jeder Stimulus Satz war 4.5 Sekunden lang, das Interstimulus Intervall betrug eine Sekunde, so dass sich eine Blocklänge von 33 Sekunden ergab. Die Blöcke wurden randomisiert festgelegt und jeder Stimulus wurde nur ein Mal präsentiert. Dadurch konnten Wiederholungseffekte ausgeschlossen werden. Innerhalb eines Blocks wurden entweder autobiographische oder semantische Stimuli einer bestimmten Lebensphase präsentiert. Durch eine Ruhe-Baseline (BL) in Form eines Fixationkreuzes von 15 Sekunden wurden die Experimentalbedingungen (Gedächtnisart und Zeit) von einander getrennt.

In Abb. 18 ist ein Beispiel für die Stimulusabfolge dargestellt:



Abb. 18: Aufbau des fMRT-Designs: Beispiel einer Blockabfolge. Die Blöcke wurden in randomisierter Reihenfolge dargeboten. P1= Lebensphase 1; P2= Lebensphase 2; BL= Baseline; Sek.= Sekunden; ISI= Interstimulusintervall.

Die Versuchspersonen wurden instruiert, die auditiv dargebotenen Erinnerungen möglichst lebendig und emotional zu erinnern. Vor jedem der drei Durchgänge wurde diese Instruktion auditiv präsentiert. Zur Kontrolle der Aufmerksamkeit wurde eine untergeordnete Reaktionsaufgabe eingeschlossen: Die Probandinnen sollten beim Hören eines Klingeltones eine bestimmte Taste drücken (vgl. auch Piefke et al., 2003). Die Häufigkeit und Schnelligkeit der Reaktionen wurde in EXCEL® Dateien gespeichert und direkt nach der fMRT-Untersuchung überprüft. Bei allen Probandinnen konnte eine angemessen Reaktionsfrequenz und somit ein über die Dauer des Experiments anhaltende Aufmerksamkeitsleistung festgestellt werden.

Unmittelbar vor dem Scannen wurden die Probandinnen detailliert über das fMRT-Prozedere informiert. Sie wurden mit der Instruktion vertraut gemacht. Alle metallhaltigen Gegenstände wurden abgelegt. Die Versuchspersonen wurden außerdem darauf hingewiesen, dass bereits kleinste Kopf- und Körperbewegungen im Scanner die Auswertung sehr beeinträchtigen, und wurden daher gebeten, möglichst ruhig zu liegen.

2.2.5 Post-fMRT-Fragebögen

Die Nachbefragung mittels Post-fMRT-Fragebögen wurde im Anschluss an die fMRT-Untersuchung durchgeführt, um die Erinnerungsfähigkeit (*retrieval success*) zu überprüfen und die emotionale Bedeutsamkeit semantischer und autobiographischer Erinnerungen zu erfassen. Den Versuchspersonen wurden nach der fMRT-Untersuchung alle gehörten autobiographischen und semantischen Items schriftlich vorgelegt mit der Aufforderung, retrospektiv anzugeben, ob sie das assoziierte Ereignis erinnern oder nicht. Darüber hinaus wurde in einem zweitem Post-fMRT-Fragebogen die emotionale Bedeutsamkeit des jeweiligen Ereignisses für jede Versuchsperson mittels einer Skala von -3 bis +3 (-3= gar nicht bedeutsam; +3= sehr bedeutsam) vorgegeben. Jede Versuchsperson wurde aufgefordert, die

persönliche Bedeutsamkeit der im Kernspinexperiment präsentierten, eigenen Erinnerungen sowie der semantischen Stimuli einzuschätzen. Durch eine Korrelation der Post-fMRT-Ergebnisse mit den fMRT-Daten kann die Stärke des Einflusses von Bedeutsamkeit- und Abrufserfolg überprüft werden. Nachfolgend sind Auszüge der Post-fMRT-Bögen dargestellt.

Tab. 4: Auszug aus den Post-fMRT-Fragebögen zum Abrufserfolg

Erinnern Sie nachfolgende Ereignisse...		JA	NEIN
P2SM	Prinzessin Beatrix von Belgien heiratet einen Deutschen, Claus von Amsberg.		
P3SM	Die Kinder des TV Journalisten Dieter Kronzucker werden entführt.		
P4AM	Der Direktor kommt mit einem weißen Blatt rein und liest die Abinoten vor.		
P1SM	Einige Lebensmittel werden wegen der hohen radioaktiven Belastung durch Tschernobyl nicht mehr verkauft.		

2.3 Versuchsablauf

Die Untersuchung war in zwei Sitzungen unterteilt: Die erste Sitzung umfasste den SCL-90-R, den Händigkeitstest sowie das autobiographische Interview. Die Dauer des Interviews umfasste je nach Redefluss und Erinnerungsreichtum der Probandinnen zwei bis drei Stunden. Trotz der langen Interviewdauer nahmen alle Versuchspersonen mit großem Interesse und hoher Aufmerksamkeit am Gespräch teil. Ein Großteil unter ihnen äußerte, aus eigenem großem Interesse an der Studie mitzumachen und das Probandenhonorar lediglich zweitrangig als Motivation zu sehen. Die zweite Sitzung fand im Durchschnitt zwei Monate nach dem Interviewtermin im Forschungszentrum Jülich statt. Die jungen Studentinnen der Gruppe 1 reisten von Bielefeld nach Jülich. Die Schülerinnen der zweiten Gruppe waren vor Ort in Jülich. Die fMRT-Messung dauerte pro Probandin 50 Minuten. Die gesamte Aufenthaltszeit im Forschungszentrum umfasste jedoch mit Vorbereitung und Instruktion sowie Post-fMRT-Befragung in etwa zwei Stunden für jede Versuchsperson. Die folgende Tabelle 5 zeigt die Reihenfolge und die entsprechende Durchführungsdauer der einzelnen Testungsschritte.

Tab. 5: Reihenfolge und Durchführungsdauer der einzelnen Untersuchungsteile

Untersuchungsschritt	Dauer der Durchführung
1.Sitzung: - Händigkeitstest - SCL-90-R Test - Autobiographisches Interview	- Fünf Minuten - 10 Minuten - Zwei bis drei Stunden
2.Sitzung: - Vorbereitung auf die fMRT-Untersuchung - fMRT-Messung - Post-fMRT-Befragung	- 20 Minuten - 50 Minuten - 45 Minuten

2.4 Statistische Analyse

2.4.1 Erfassung und Verarbeitung der fMRT-Daten

fMRT-Sequenzen

Die funktionellen Magnetresonanzaufnahmen wurden an einem 1.5-Tesla Siemens Vision Gerät durchgeführt, welches mit der Echo-Planar-Imaging (EPI) Technik ausgestattet war. Für die Aufnahmen wurde eine Standardkopfspule zur Radiofrequenzübertragung und zum Signalempfang verwendet. Mehrschichtige T2*-gewichtete EPI-Bilder wurden durch eine Gradientenechosequenz mit den folgenden Parametern ermittelt: Messwiederholungszeit (*repetition time*, TR) = 3020 ms, Echozeit (*echo time*, TE) = 66 ms, Sichtfeld (*field of view*, FOV)= 200*200 mm², Flipwinkel (*flip angle*, α) = 90°, Matrixgröße (*matrix size*, M) = 64 x 64, Schichtdicke (*slice thickness*, ST) = 4 mm, Auflösung (*in-plane resolution*, IPR) = 3.125 mm x 3.125 mm x 4.4 mm³. 30 axiale Schnitte wurden an der anterioren und posterioren Kommissur ausgerichtet (ACPC-Line) und erfassten das gesamte Gehirn. In jedem Block wurden 11 funktionelle Bilder gemessen. Die Baseline enthielt fünf funktionelle Bilder. Für jede Probandin wurden zusätzlich eine T1-gewichtete 3-dimensionale anatomische Messung (MP-Rage Sequenz) durchgeführt. Die Parameter dieser Sequenz lauteten: TR= 2200 ms, TE= 3.93 ms, Umkehrzeit (*inversion time*, TI) = 1220 ms, α = 15°, FOV= 240 x 240 mm², M= 180 x 256, 128 Schichten von 1.5 mm Dicke.

Datenvorverarbeitung

Zur Datenauswertung wurden die Programme Statistical Parametrical Mapping (**SPM2** software; Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK; Friston et al., 1995; <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk>) und **MATLAB** (The Mathworks Inc., Sherborn, MA/USA) verwendet. Die Datenvorverarbeitung umfasste die Bewegungskorrektur, die Normalisierung und die Glättung (*smoothing*). Die ersten vier funktionellen Bilder wurden von der Datenauswertung ausgeschlossen, um eine vollständige Magnetfeldsättigung und damit ein konstantes MR-Signal zu erreichen. Das dann folgende erste Bild der Serie wurde als Referenzbild gewählt. Die übrigen Bilder wurden nach diesem Referenzbild ausgerichtet (*realignment*, Bewegungskorrektur), um Kopfbewegungen zwischen den Bildern zu korrigieren. Anschließend erfolgte die Koregistrierung der funktionellen (EPI-) Bilder auf das anatomische MRT-Bild der jeweiligen Probandin. Anschließend wurden alle Bilder auf ein standardisiertes Referenzgehirn mit einem definierten Koordinatensystem (Montreal Neurological Institute, MNI, Montreal, Canada) transformiert (Normalisierung), das als Referenzgehirn (*Template*) in SPM2 fungiert. Die transformierten funktionellen Daten wurden schließlich mit einem isotropen Gausschen Filter (10 Millimeter) räumlich geglättet (*smoothing*), um die interindividuelle Variabilität der makro-anatomischen Strukturen der einzelnen Versuchspersonen zu kompensieren.

Datenanalyse

Die Analyse der funktionellen Bilder erfolgte mit SPM 2 im Rahmen einer *random effects analysis*, bei der die Datenanalyse sukzessive auf zwei Ebenen, der Einzelprobanden- und der Gruppenebene, durchgeführt wurde. Im Unterschied zur Analyse auf der („ersten“) Einzelprobanden-Ebene (*fixed effects analysis*) geht bei der *Random Effects Analysis* die interindividuelle Varianz einer Versuchspersonen als zufälliger Faktor in die Analyse ein. Dadurch können die Artefakte einzelner Probandinnen das Gruppenanalysergebnis nicht so stark beeinflussen und somit ist eine Generalisierung auf die Population eher möglich als bei der *fixed effects analysis*. Bei der *random effects analysis* werden zunächst auf der Einzelprobanden-Ebene für jede Versuchsperson Kontrast-Bilder berechnet, die den Aktivierungs-Unterschied zwischen den jeweiligen relevanten Bedingungen darstellen (z.B. die Bedingung autobiographisches Gedächtnis wird mit der Bedingung semantisches Gedächtnis verglichen). Diese Kontrast-Bilder gehen anschließend in eine Gruppenanalyse

III Empirieteil: Stichproben und Methoden

ein. Bei der Analyse der vorliegenden Experimente wurden zunächst auf Einzelfallebene (*first level*) für jede Probandin die für die Gruppenanalyse notwendigen Kontrastbilder berechnet. Dabei wurde gemäß der Fragestellungen der Vergleich der neuronalen Korrelate beider Gedächtnissysteme berechnet (**Effekt der Gedächtnisart**: autobiographisches Gedächtnis (AM) > semantisches Gedächtnis (SM) und umgekehrt SM>AM), die Analyse möglicher funktioneller Unterschiede zwischen den vier Lebensphasen P1, P2, P3 und P4 (**Effekt der Zeit**) sowie die Interaktionen zwischen den Faktoren Gedächtnisart und Zeit untersucht. Die individuellen Kontrastbilder (z.B. AM>SM und SM>AM) wurden anschließend in die Gruppenauswertung integriert. Zur Untersuchung des allgemeinen Zeiteffekts wurden die individuellen Kontrastbilder P1>Baseline (BL), P2>BL, P3>BL und P4>BL in einer einseitigen Varianzanalyse (ANOVA) auf Gruppenlevel berechnet. Anschließend wurden Post-Hoc-Vergleiche zwischen den Lebensphasen durchgeführt. Dazu wurden anhand von T-Tests (*one-sample-t-tests*) Vergleiche zwischen den einzelnen Lebensphasen zunächst auf Einzelfall- und nachfolgend auf Gruppenebene berechnet. Diese Paarvergleiche wurden für beide Gedächtnisarten zusammen berechnet (z.B. P1AM&P1SM > P4AM&P4SM etc.). Darüber hinaus wurden alle vier Lebensphasen für beide Gedächtnissysteme differentiell verglichen sowohl für das autobiographische Gedächtnis (z.B. P1AM>P2AM, P1AM>P3AM etc.) als auch für das semantische Gedächtnis (z.B. P1SM>P2SM, P1>P3SM etc.). Abschließend wurden Interaktionen berechnet. Durch die Interaktion (P4AM–P1AM)>(P4SM–P1SM) wurde der differentielle Effekt der Gedächtnisart auf die rezenten versus weiter zurückliegenden Erinnerungen untersucht, hingegen diente der Interaktionsterm (P1AM–P4AM)>(P1SM–P4SM) der Berechnung des Einflusses der Gedächtnisart auf die weiter zurückliegenden versus rezenten Erinnerungen.

Bei der Analyse der Gruppe 1 wurden zusätzlich die prozentualen Signalveränderungen in den am stärksten aktivierten Voxel eines Clusters mit signifikanten Veränderungen der neuronalen Aktivität für jede der acht experimentellen Bedingungen (vier Lebensphasen und zwei Gedächtnissysteme) erhoben. Dadurch konnte analysiert werden, welche experimentelle Bedingung vorrangig für den Zeiteffekt verantwortlich war.

Für die gesamte Analyse der fMRT- Daten wurde ein streng konservatives Signifikanzniveau von $p < .05$, korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel- Level, verwendet (FWE-Level).

2.4.2 Auswertung der Post-fMRT-Fragebögen

Die Auswertung der Nachbefragungsbögen erfolgte mit SPSS (Version 14.0 für Windows; www.spss.com). Es wurde eine Varianzanalyse (ANOVA) mit den Faktoren **Gedächtnisart** und **Zeit** über die Parameter Erinnerungsfähigkeit und Bedeutsamkeitseinschätzung gerechnet. Des Weiteren wurden Post-Hoc-Tests mit Bonferroni Korrekturen durchgeführt, um Mehrfachvergleiche zwischen den Lebensphasen zu berechnen. (Alle relevanten Statistiktabelle befinden sich im Anhang.)

3. Ergebnisse

3.1 Ergebnisse der Stichprobe 1: Junge Erwachsene

3.1.1 Vortests

Edinburgh-Händigkeit-Fragebogen

Anhand des Edinburgh Händigkeit-Fragebogens konnte bestätigt werden, dass es sich bei allen Probandinnen der Gruppe 1 um Rechtshänderinnen handelte. Alle Probandinnen wiesen einen positiven Lateralitätsquotienten auf, der die Dominanz der rechten Hand anzeigt.

SCL-90-R

Alle Probandinnen der Gruppe 1 (20-22 J.) wiesen einen der Normgruppe entsprechenden, nicht pathologischen SCL-90-R auf. Im Durchschnitt ergab sich ein GSI-Wert von 41.3. Die grundsätzliche psychische Belastung war folglich sehr niedrig, lag sogar unter dem Mittelwert der Normierungsgruppe von T= 50 und gilt als nicht pathologisch. Die Intensität der Antworten (PSDI-Wert) lag insgesamt mit einem durchschnittlichen Wert von 49.9 genau im Mittel. Alle Probandinnen gaben darüber hinaus eine geringe Anzahl von Symptomen an, bei denen eine psychische Belastung vorlag (PST-Wert): Die Zustimmungstendenz war mit einem durchschnittlichen Gruppenwert von 40.1 niedrig.

Die Ergebnisse der SCL-90-R zeigen zusammenfassend, dass die Gruppe der jungen Erwachsenen keine psychische Belastung aufwies.

Die nachfolgende Tabelle 6 illustriert zusammenfassend die Mittelwerte der jungen Erwachsenen im SCL-90-R-Test.

Tab. 6: Ergebnisse der Symptom-Checkliste zur psychischen Belastung der jungen Erwachsenen (Mittelwerte und Standardabweichung)

	GSI	PSDI	PST
Mittelwert	41.3	49.9	40.1
Standardabweichung	8.0	9.5	7.0

3.1.2 fMRT- Ergebnisse

Im Folgenden werden die Ergebnisse der fMRT-Untersuchung mit den 21-Jährigen dargestellt. Es werden die Ergebnisse zum Effekt der Gedächtnisart und zum Effekt der Zeit sowie der Interaktion im Einzelnen beschrieben und illustriert.

3.1.2.1 Effekt der Gedächtnisart

Autobiographischer Gedächtnisabruf

Der Abruf autobiographischer Erinnerungen (verglichen mit semantischen Erinnerungen; AM>SM) wies signifikante Aktivierungen im **linken Hippocampus**, im **linken inferior frontalen Gyrus**, **bilateral im Cerebellum** sowie **medial präfrontalen Cortex** und **rechtshemisphärischen retrosplenialen Cortex** auf (vgl. Abb. 19 und Tab. 7). Insgesamt war das Netzwerk bilateral ausgeprägt, wenngleich nicht alle Aktivierungen beidseitig signifikant waren.

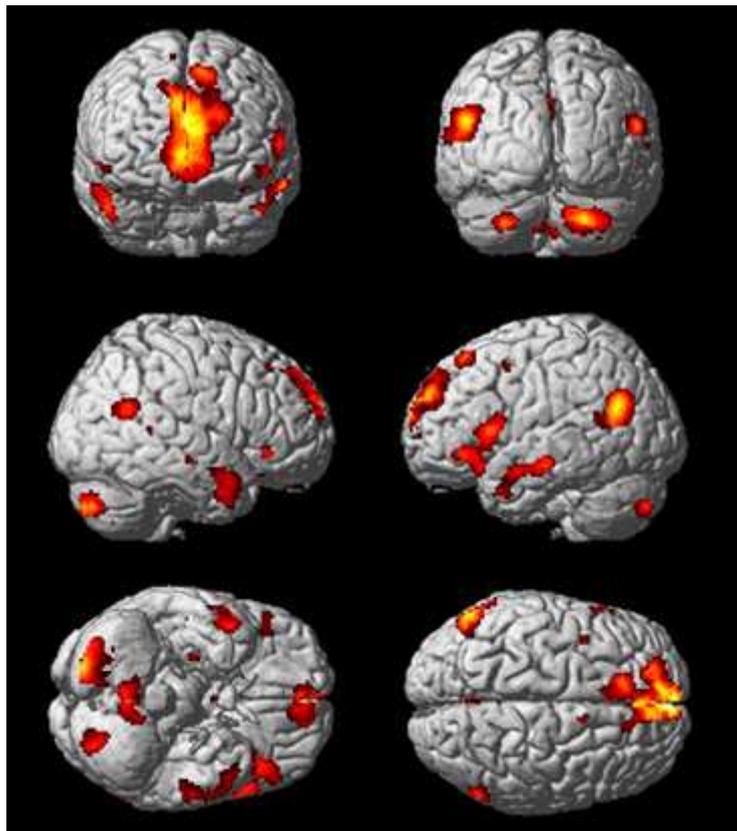


Abb. 19: Vergleich der neuronalen Aktivierungsmuster von autobiographischen und semantischen Erinnerungen (AM>SM) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Corticale Ansichten der signifikanten Aktivierungen, korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$). Die entsprechenden Koordinaten sind in Tab. 7 dargestellt.

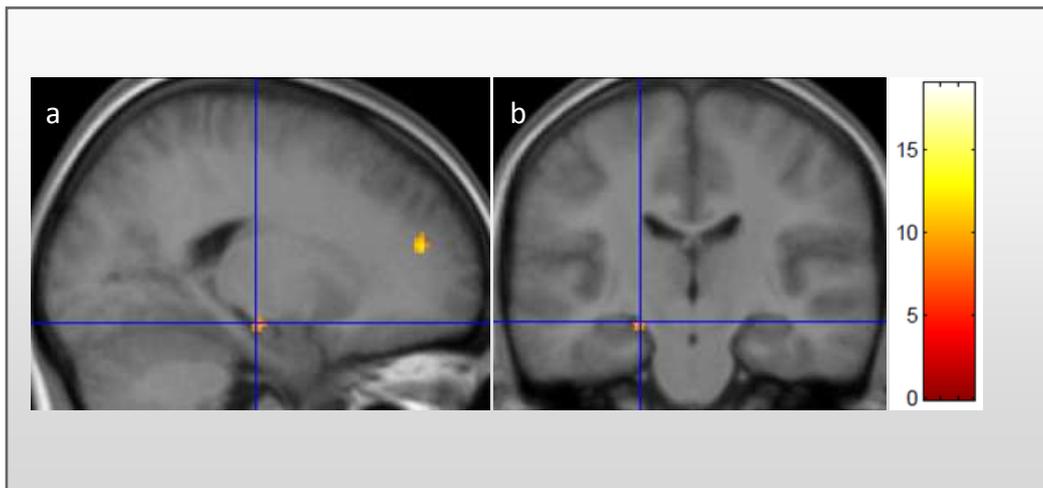


Abb. 20: Darstellung der erhöhten Hippocampusaktivität (20, -20, -14) beim Vergleich von autobiographischen und semantischen Erinnerungen (AM>SM) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. a) Sagittalschnitt ($x=20$) und b) Coronalschnitt ($y=-20$), korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p<.05$).

Tab. 7: Effekt der Gedächtnisart: Darstellung der signifikanten Gehirnregionen beim Vergleich autobiographischer und semantischer Ereignisse (AM>SM) und vice versa (SM>AM) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Kontraste, Gehirnareale, Hemisphärenangabe (L=links; R=rechts) und Koordinaten x, y, z mit entsprechenden T-Werten. *= korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p<.05$).

Region und Kontrast	Hemisphäre	x	y	z	T-Wert
AM>SM					
Hippocampus	L	-20	-20	-14	9.83 *
Inferiorer frontaler Gyrus	L	-32	22	-16	10.93 *
Cerebellum	R	22	-82	-40	18.61 *
	L	-28	-80	-40	10.29 *
MPFC	R	8	54	0	18.91 *
	L	-6	54	22	17.12 *
RSC	R	8	-56	24	9.16 *
SM>AM					
Insula	R	38	-14	16	9.59 *

Semantischer Gedächtnisabruf

Während des semantischen Gedächtnisabrufs zeigte sich im Vergleich zum autobiographischen Gedächtnis (SM>AM) lediglich signifikante neuronale Aktivität im Bereich der **rechten Insula** (vgl. Abb. 21 und Tab. 7). Auch diese Aktivierung zeigte eine linkshemisphärische Ausdehnung, die jedoch nicht signifikant wurde.

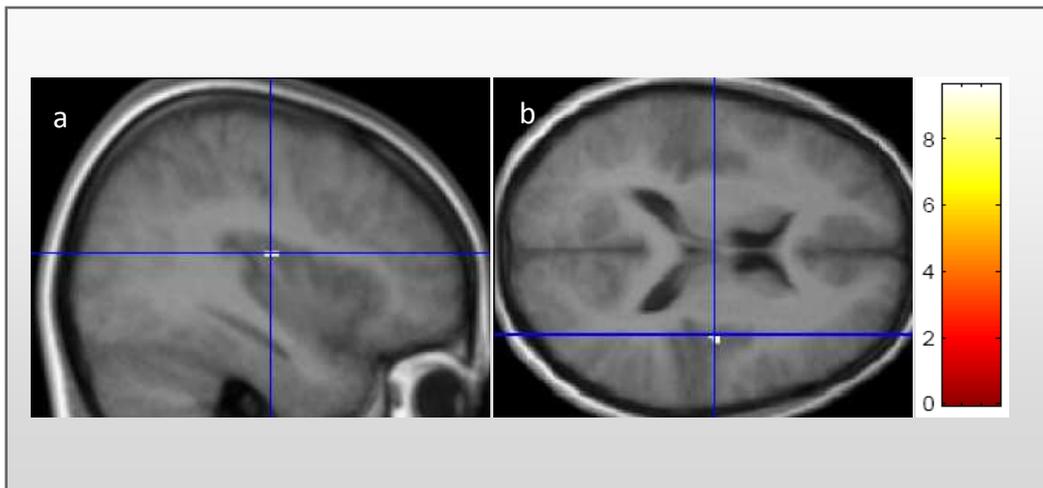


Abb. 21: Vergleich semantischer und autobiographischer Erinnerungen (SM>AM) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Darstellung der einzigen signifikanten Aktivierung in der Insula-Region (38,-14,16) im a) Sagittalschnitt ($x=38$) und b) Axialschnitt ($z=16$), korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p<.05$).

3.1.2.2 Effekt der Zeit

Zeitabhängige Unterschiede in der neuronalen Aktivierung beider Gedächtnissysteme

Mittels einseitiger Varianzanalyse (ANOVA) konnten unabhängig von der Gedächtnisart signifikante zeitabhängige Aktivitätsunterschiede **im linken retrosplenialen Cortex und linken medialen präfrontalen Cortex** festgestellt werden (vgl. Tab. 8). Darüber hinaus dehnten sich beide Aktivierungen in die rechte Hemisphäre aus, wiesen jedoch nur für die linke Hemisphäre eine Signifikanz auf.

Um die zeitabhängigen Unterschiede in der neuronalen Aktivierung näher zu analysieren, d.h. zu beleuchten, welche Lebensphasen den Zeiteffekt hervorrufen, wurden die einzelnen Lebensphasen miteinander verglichen (P1>P2, P2>P3 usw.). Der einzige signifikante Unterschied zwischen den vier Lebensphasen zeigte sich beim Vergleich rezenter mit frühen Kindheitserinnerungen (P4>P1), unabhängig von der Gedächtnisart. Dieser Kontrast war mit signifikanten neuronalen Aktivierungen im **retrosplenialen Cortex beider Hemisphären**

III Empirieteil: Ergebnisse

verbunden sowie mit einer auf dem weniger konservativen FDR-Level ($p < .05$) sichtbaren **Aktivierung im bilateralen medialen präfrontalen Cortex** (vgl. Abb. 22 und Tab. 8). Der umgekehrte Vergleich ($P1 > P4$) sowie alle anderen Vergleiche zwischen den Lebensphasen wiesen keine signifikanten Unterschiede in der neuronalen Aktivität auf.

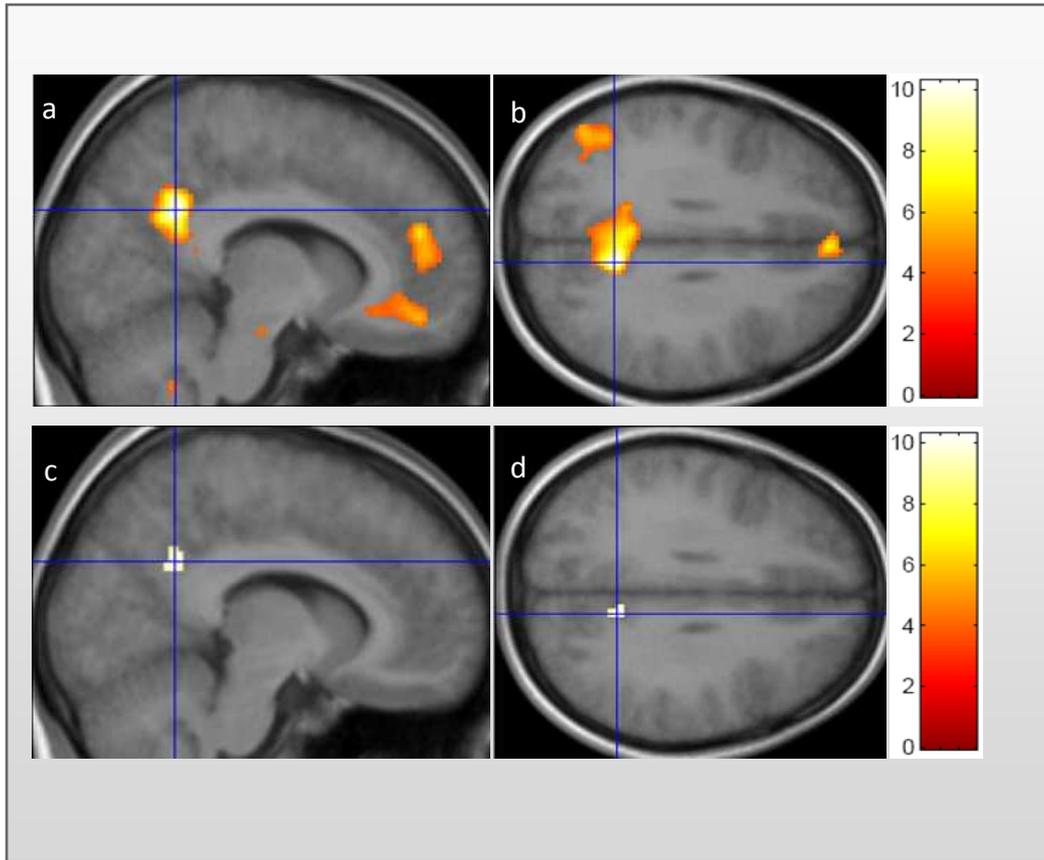


Abb. 22: Effekt der Zeit: Vergleich der neuronalen Korrelate rezenter Erinnerungen ($P4$) und früher Kindheitserinnerungen ($P1$) unabhängig vom Gedächtnissystem ($P4 > P1$) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Darstellung der erhöhten Aktivität zugunsten rezenter Ereignisse im retrosplenialen und MPFC-Aktivität auf FDR-Level $p < .05$ (Abb. a,b), sowie der signifikanten retrosplenialen Koordinate (10, -54, 30) auf korrigiertem Niveau für multiple Vergleiche (FWE; $p < .05$) in Abb. c und d. Sagittalschnitt ($x = 10$; Abb. a,c) und Axialschnitt ($z = -54$; Abb. b,d).

III Empirieteil: Ergebnisse

Tab. 8: Darstellung der signifikant aktivierten Gehirnregionen bei der Untersuchung zeitspezifischer Effekte (ANOVA), beim Vergleich rezenter und Kindheitserinnerungen unabhängig von der Gedächtnisart ($P4>P1$) sowie innerhalb des autobiographischen ($P4AM>P1AM$) und semantischen Gedächtnisses ($P4SM>P1SM$) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Kontraste, Gehirnareale, Hemisphärenangabe (L= links; R= rechts) und Koordinaten x, y, z mit entsprechenden T-Werten. *= korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$); **= FDR-Level ($p < .05$).

Region und Kontrast	Hemisphäre	x	y	z	T-Wert	
ANOVA						
RSC	L	-4	-56	26	20.79	*
MPFC	L	-4	46	-12	21.84	*
$P4>P1$ (unabhängig von Gedächtnisart)						
RSC	L	-8	-52	20	10.27	*
	R	10	-54	30	9.67	*
MPFC	L	-4	46	-12	7.00	**
	R	2	48	26	7.59	**
$P4SM>P1SM$						
RSC	L	-10	-56	20	10.97	*
$P4AM>P1AM$						
MPFC	L	-4	42	-12	12.94	*
RSC	L	-8	-52	12	6.24	**
	R	12	-54	36	6.09	**

Im nächsten Analyseschritt wurden die Zeitunterschiede zwischen rezenten und frühen Kindheitserinnerungen auf beiden Gedächtnisebenen getrennt untersucht. Dies wird im Folgenden näher beschrieben.

Zeitabhängige Unterschiede beim Abruf autobiographischer Erinnerungen

Der Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen im Vergleich zu frühen Kindheitserinnerungen ($P4AM>P1AM$) führte zu einem signifikanten und differentiellen Anstieg der neuronalen Aktivität im **(linken) medial präfrontalen Cortex** (vgl. Abb. 23 und Tab. 8) mit einer nicht signifikanten Ausdehnung in die rechte Hemisphäre.

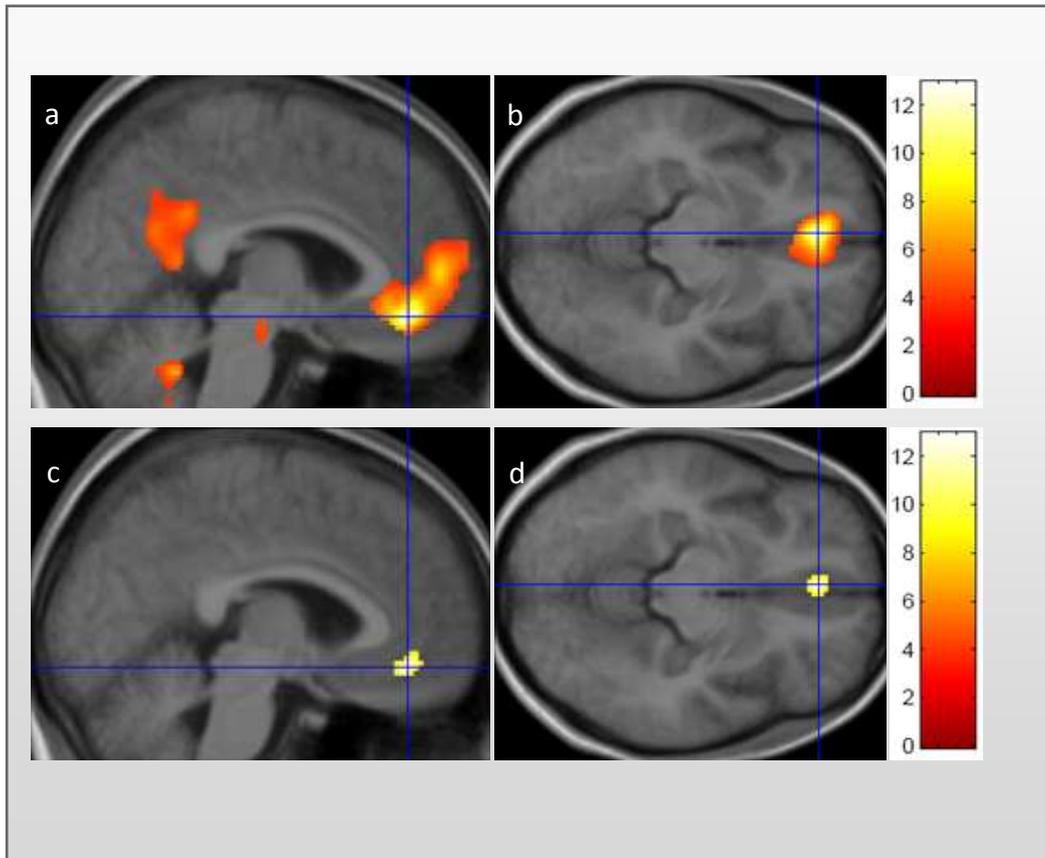


Abb. 23: Vergleich der rezenten autobiographischen Erinnerungen (P4) mit frühen autobiographischen Kindheitserinnerungen (P1), (P4AM>P1AM) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Darstellung der erhöhten Aktivität zugunsten rezenten autobiographischer Ereignisse im retrosplenialen und MPFC-Aktivität auf FDR-Level $p < .05$ (Abb. a,b), sowie der signifikanten MPFC-Koordinate (-4, 42, -12) auf korrigiertem Niveau für multiple Vergleiche (FWE; $p < .05$) in Abb. c und d. Sagittalschnitt ($x = -4$; Abb. a,c) und Axialschnitt ($z = -12$; Abb. b,d).

Darüber hinaus zeigte sich eine bilaterale Aktivierung **im retrosplenialen Cortex**, die jedoch auf dem FWE-Level keine Signifikanz aufwies, sondern auf dem weniger konservativen FDR-Level ($p < .05$). Der umgekehrte Kontrast (P1AM>P4AM) zeigte keine signifikanten, differentiellen Aktivitätsanstiege für den Abruf früher autobiographischer Kindheitserlebnisse.

Zeitabhängige Unterschiede beim Abruf semantischer Erinnerungen

Rezente semantische Erinnerungen aktivierten im Vergleich zu semantischen Erinnerungen aus der frühen Kindheit (P4SM>P1SM) signifikant den **(linken) retrosplenialen Cortex** (vgl. Abb. 24 und Tab. 8). Diese Aktivierung umfasste auch die rechte Hemisphäre, erreichte jedoch rechtsseitig keine Signifikanz.

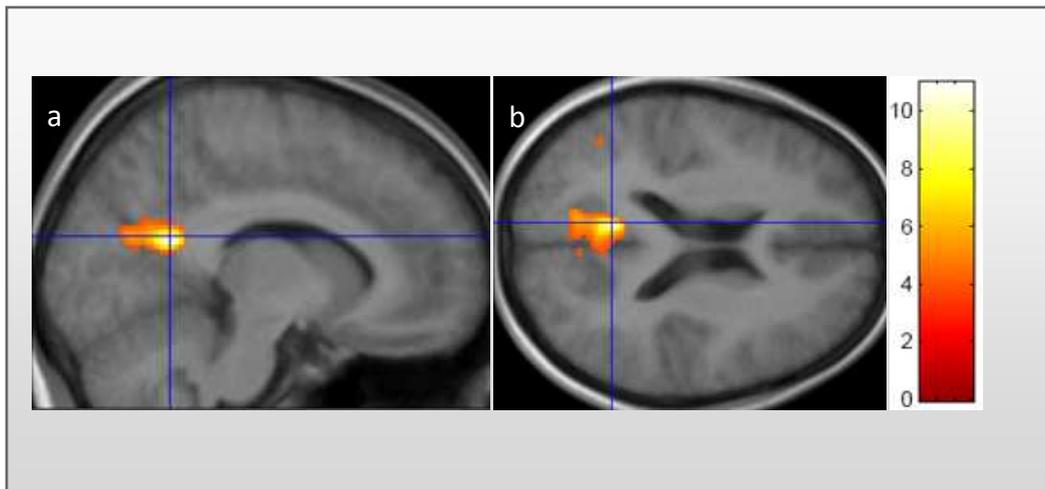


Abb. 24: Vergleich der rezenten semantischen Erinnerungen (P4) mit semantischen Kindheitserinnerungen (P1), (P4SM>P1SM) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Darstellung der erhöhten Aktivität zugunsten rezenter semantischer Ereignisse im retrosplenialen Cortex (-10, 56, 20) auf korrigiertem Niveau für multiple Vergleiche (FWE; $p < .05$). Sagittalschnitt ($x = -10$; Abb. a) und Axialschnitt ($z = 20$; Abb. b).

Der umgekehrte Kontrast (P1SM>P4SM) wies für frühe semantische Kindheitserinnerungen keine signifikante neuronale Aktivität auf. Die übrigen Einzelvergleiche zwischen den Lebensphasen innerhalb eines Gedächtnissystems (z.B. P1AM>P2AM, P3SM>P4SM usw.) wiesen ebenfalls keine signifikanten Ergebnisse auf.

3.1.2.3 Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit

Es konnte eine signifikante Interaktion zwischen den Faktoren Gedächtnisart und Zeit festgestellt werden: Die Berechnung des Interaktionsterms (P4AM - P1AM)>(P4SM - P1SM) ergab eine signifikante neuronale Aktivität **im medialen präfrontalen Cortex der rechten Hemisphäre** (vgl. Abb. 25 und Tab. 9).

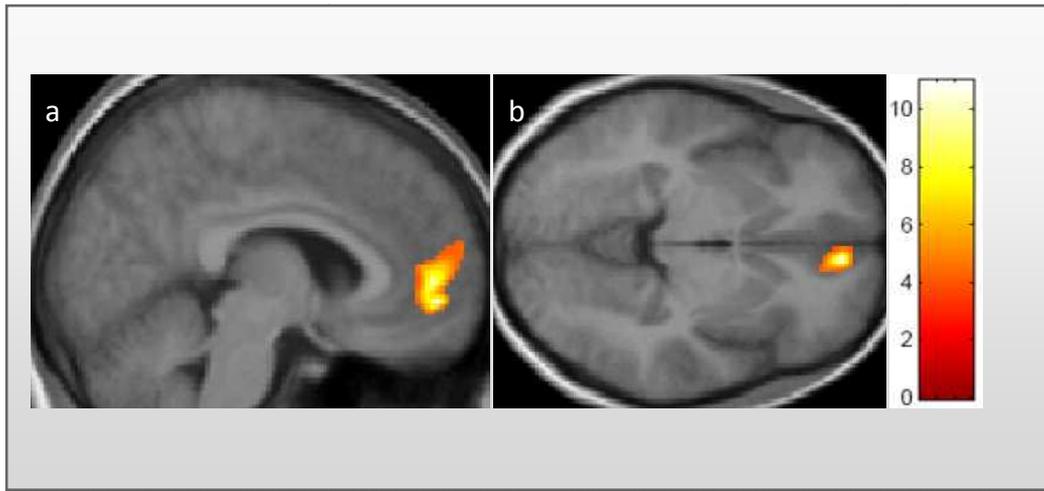


Abb. 25: Darstellung der Interaktionsanalyse zwischen Gedächtnisart und Zeit ($P4AM-P1AM$) > ($P4SM-P1SM$) bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Es zeigte sich eine signifikante Aktivierung im MPFC (6, 54, -6), korrigiert für multiple Vergleiche (FWE; $p < .05$). Sagittalschnitt ($x = 6$; Abb. a) und Axialschnitt ($z = -6$; Abb. b).

Innerhalb der MPFC-Aktivierung zeigte sich bei der Darstellung der Plots ausschließlich in der autobiographischen Bedingung ein signifikanter, kontinuierlicher Anstieg der neuronalen Aktivität von der frühen Kindheit bis zur rezenten Lebensphase (vgl. Abb. 26). Es zeigte sich ebenfalls eine linkshemiphrische Beteiligung im MPFC.

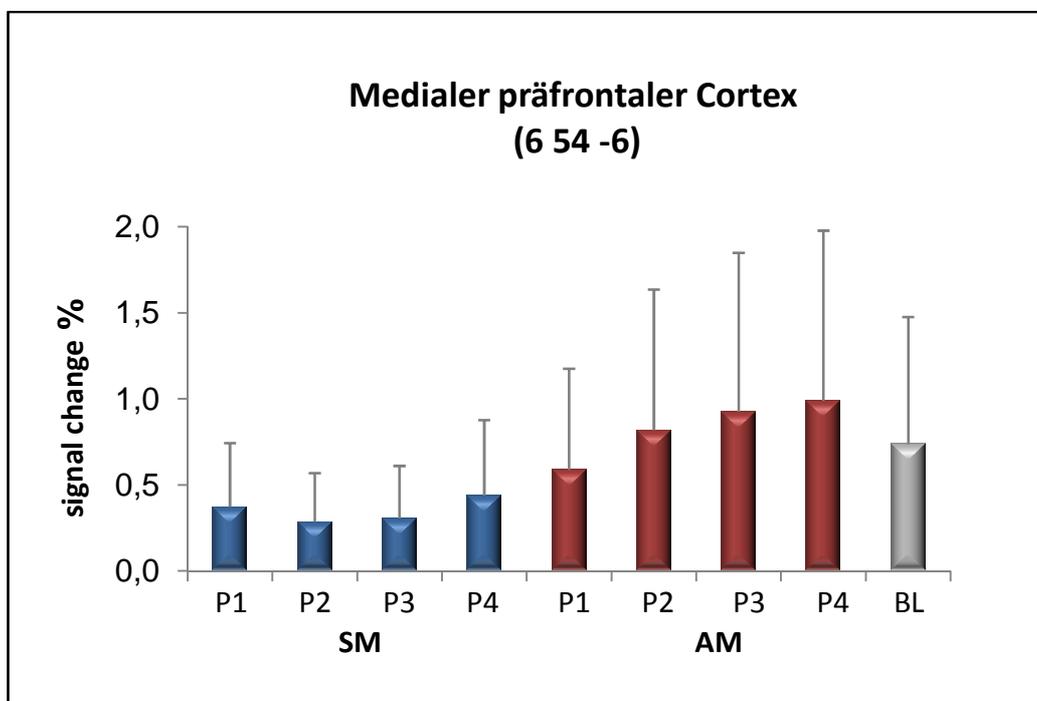


Abb. 26: Veränderung der in der Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit beteiligten MPFC-Aktivität über die vier Lebensphasen des autobiographischen (P1 bis P4 AM) und semantischen Gedächtnisses (P1 bis P4 SM) sowie der Baseline-Bedingung (BL) (Gruppe 1: Junge Erwachsene). Es zeigt sich eine zunehmende Aktivitätssteigerung des MPFC innerhalb des autobiographischen Gedächtnisses von der Kindheit zur rezenten Phase.

Tab. 9: Darstellung der erhöhten neuronalen Aktivität im Zusammenhang mit der Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit im MPFC bei Gruppe 1: Junge Erwachsene. Kontraste, Gehirnareale, Hemisphärenangabe (L= links; R= rechts) und Koordinaten x, y, z mit entsprechenden T-Werten. *= korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$).

Region und Kontrast	Hemisphäre	x	y	z	T-Wert
(P4AM-P1AM)>(P4SM-P1SM)	R	6	54	-6	10.50 *
MPFC	L	-6	44	32	9.69 *

3.1.3 Post-fMRT-Daten: Ergebnisse der jungen Erwachsenen

Insgesamt 14 Probandinnen wurden in die Analyse der Post-fMRT-Befragungen eingeschlossen. Die Probandin, die in der fMRT-Auswertung ausgeschlossen werden musste, wurde auch hier ausgeschlossen. Eine weitere Probandin musste aufgrund unvollständiger Angaben ausgeschlossen werden. Die Analyse zeigte, dass autobiographische Erinnerungen insgesamt signifikant besser erinnert wurden als Erlebnisse aus dem Weltgeschehen [Abrufertag in Prozent (Mittelwert \pm Standardabweichung): 99.6% \pm 1.1% versus 69.7% \pm 21.9 %; Haupteffekt **Gedächtnisart**, $F(1,1) = 192$, $p < .05$ (vgl. Anhang). Die Abbildung 27 veranschaulicht die Unterschiede beim Abruf aus dem semantischen und autobiographischen Gedächtnis.

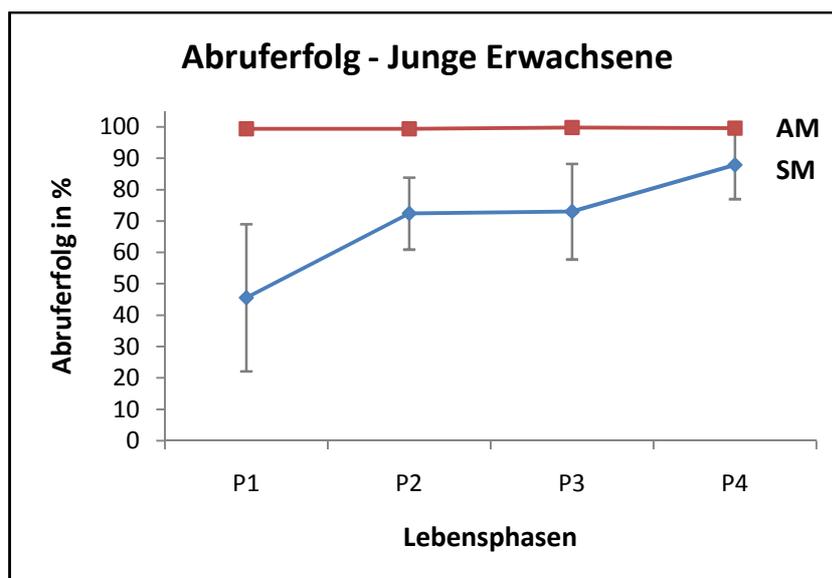


Abb. 27: Ergebnisse der Post-fMRT-Befragung für Gruppe 1: Junge Erwachsene. Darstellung des Abrufertags von semantischen (SM) und autobiographischen Ereignissen (AM) aus den vier verschiedenen Lebensphasen (P1 bis P4) in Prozent. Angegeben sind Gruppenmittelwerte und Standardabweichungen.

III Empirieteil: Ergebnisse

Des Weiteren konnte ein signifikanter Einfluss der Zeit auf die Erinnerungsfähigkeit festgestellt werden, welcher sich im Haupteffekt **Zeit** manifestierte [$F(1,3)= 16.9$; $p < .05$] (vgl. Anhang). Durch Post-Hoc-Mehrfachvergleiche konnte herausgestellt werden, dass unabhängig von der Gedächtnisart insgesamt frühe Kindheitserinnerungen schlechter erinnert wurden als Erlebnisse der anderen drei Lebensphasen (P1AM&SM: 72.5% \pm 31.9%; P2AM&SM: 85.9% \pm 15.9%; P3AM&SM: 86.4% \pm 17.3% und P4AM&SM: 93.7% \pm 9.6%; $p < .05$, korrigiert nach Bonferroni). Die Interaktion der beiden Faktoren Gedächtnisart und Zeit lieferte ebenfalls ein signifikantes Ergebnis [$F(1,3)= 16.5$; $p < .05$] (vgl. Anhang). Von Bedeutung ist dabei, dass die Interaktion auf einen Anstieg des Abruferfolgs über die Lebensphasen im semantischen Gedächtnisbereich zurückzuführen ist (P1SM: 45.6% \pm 23.4%, P2SM: 72.4% \pm 11.5%, P3SM: 73.0% \pm 15.2% und P4SM: 87.9% \pm 10.9%), während autobiographische Erlebnisse über alle Lebensphasen hinweg eine nahezu identische bei 99% liegende Erinnerungsfähigkeit aufwiesen (P1AM: 99.4% \pm 1.61%, P2AM: 99.4% \pm 1.18%, P3AM: 99.8% \pm 0.74% und P4AM: 99.6% \pm 1.01%).

Darüber hinaus zeigte sich ein signifikanter Unterschied in der subjektiven Einschätzung der Bedeutsamkeit autobiographischer und semantischer Gedächtnisinhalte ($F(1,1)= 454.0$ $p < .05$; vgl. Abb. 28 und Anhang). Die autobiographischen Ereignisse wurden signifikant bedeutsamer eingeschätzt als die semantischen Gedächtnisinhalte. Während autobiographische Erlebnisse auf der Skala von -3 (gar nicht bedeutsam) bis +3 (sehr bedeutsam) eine durchschnittliche Bedeutsamkeit von +1.43 ($SD = \pm 0.45$) aufwiesen, wurde das Faktenwissen im Durchschnitt mit einem persönlichen Bedeutsamkeitswert von -1.02 ($SD = \pm 0.57$). Abbildung 28 illustriert die Unterschiede in der Bedeutsamkeitseinschätzung.

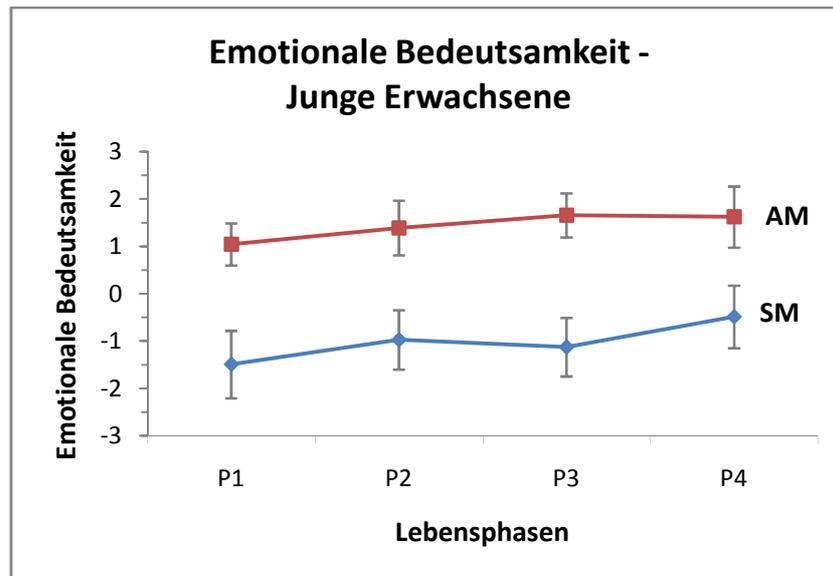


Abb. 28: Ergebnisse der Post-fMRT-Befragung für Gruppe 1: Junge Erwachsene. Darstellung der emotionalen Bedeutsamkeit von semantischen (SM) und autobiographischen Ereignissen (AM) aus den vier verschiedenen Lebensphasen (P1 bis P4) auf einer Skala von -3 (gar nicht bedeutsam) bis +3 (sehr bedeutsam). Angegeben sind Gruppenmittelwerte und Standardabweichungen.

Des Weiteren konnte ein signifikanter Einfluss der Zeit, d.h. der Lebensphasen auf die Einschätzungen der persönlichen Bedeutsamkeit gefunden werden ($F(1,3) = 8,1$, $p < .05$; vgl. Anhang). Daher wurde mittels Post-Hoc-Mehrfachvergleiche mit Bonferroni Korrekturen analysiert, welche Lebensphasen signifikant den Haupteffekt der Zeit auf die Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit mitbestimmen. Statistisch signifikante Unterschiede manifestierten sich beim Vergleich der Bedeutsamkeitseinschätzungen der frühen Kindheitsphase (P1) mit der Phase P3 und P4. Die frühen Kindheitserinnerungen wurden im Vergleich zu Ereignissen der anderen beiden Lebensphasen als weniger bedeutsam bewertet. Die Interaktion zwischen Gedächtnisart und Lebensphasen wies bei der Einschätzung der emotionalen Bedeutsamkeit keine Signifikanz auf [$F(1,3) = 1.5$, $p = 0.21$, n.s.].

Darüber hinaus wurde für Gruppe 1 analysiert, ob Unterschiede in den Verhaltensdaten (Post-fMRT-Fragebögen) einen Einfluss auf den beschriebenen Zusammenhang zwischen Gedächtnisart und Zeit, sowie deren Interaktion haben, da die Post-fMRT-Fragebögen Ergebnisse signifikante Unterschiede zwischen dem Abruferfolg und den Bewertungen der persönlichen Bedeutsamkeit autobiographischer und semantischer Erinnerungen aufwiesen. Um den Einfluss dieser Daten auf die fMRT-Ergebnisse zu überprüfen, wurde eine zusätzliche Analyse (AnCova) mit den entsprechenden Kontrast-Bildern auf der Gruppenebene

gerechnet. Dazu wurden die individuellen Abrufserfolgs Daten und die Ratings emotionaler Bedeutsamkeit als zusätzlicher Regressor in die SPM Analyse einbezogen und in den Vergleich autobiographischer und semantischer Ereignisse (AM versus SM) integriert.

Die AnCova Analyse führte nicht zu einer signifikanten Veränderung der neuronalen Ergebnisse, so dass insgesamt kein bedeutsamer Einfluss der Ratings der persönlichen Bedeutsamkeit oder des Abrufserfolgs auf die fMRT-Ergebnisse vorlag.

3.1.4 Zusammenfassung der Ergebnisse Stichprobe 1

Die Gruppe der 21-Jährigen zeigte beim Vergleich der autobiographischen Erinnerungen mit semantischen Gedächtnisinhalten insgesamt eine Aktivierung limbischer Strukturen und umfasste ein eher bilateral ausgeprägtes Netzwerk, welches den Hippocampus, medial präfrontalen und retrosplenialen Cortex sowie eine Beteiligung des Cerebellums und des inferior frontalen Gyrus umfasste. Der umgekehrte Vergleich erbrachte für das semantische Gedächtnis lediglich eine stärkere Aktivierung in der Insula.

Die Untersuchung zeitabhängiger Effekte lieferte zwei wichtige Strukturen, die je nach Lebensphase und Gedächtnisart differenzierte Korrelate aufwiesen: Der retrospleniale und medial präfrontale Cortex mit einer linkshemisphärischen Prädominanz. Unabhängig von der Gedächtnisart konnte zwischen der rezenten Lebensphase (P4) und der Kindheitsphase (P1) eine zeitabhängige Aktivierung im retrosplenialer Cortex bilateral gefunden werden. Eine Beteiligung des MPFC konnte auf dem in der vorliegenden Studie verwendeten Signifikanzniveau nicht gefunden werden, sondern auf dem FDR-Level. Alle anderen Lebensphasen zeigten keine signifikanten Unterschiede.

Spezifische zeitabhängige Korrelate für die beiden Gedächtnisarten fanden sich differentiell in den o.g. zwei Arealen. Während beim Vergleich der rezenten Lebensphase mit der Kindheitsphase innerhalb des semantischen Gedächtnisabrufs eine differenzierte Aktivierung im linken retrosplenialen Cortex festgestellt wurde, wies der Vergleich der selben Lebensphasen innerhalb des autobiographischen Gedächtnisses eine spezifische Aktivierung im linken MPFC auf. Darüber hinaus fand sich zusätzlich eine linkshemisphärische retrospleniale Cortexaktivität auf dem niedrigeren Signifikanzniveau (FDR: $p < .05$). Innerhalb der Gedächtnissysteme unterschieden sich die anderen Lebensphasen ebenfalls nicht voneinander.

III Empirieteil: Ergebnisse

Des Weiteren konnte eine Interaktion von Gedächtnisart und Zeit im MPFC beidseitig gefunden werden. Es zeigte sich ein kontinuierlicher Anstieg der neuronalen Aktivität von der frühen Kindheit bis zur rezenten Lebensphase ausschließlich in der autobiographischen Bedingung.

In den Post-fMRT-Befragungen wurde festgestellt, dass autobiographische Erinnerungen insgesamt besser erinnert wurden als Erlebnisse aus dem Weltgeschehen. Unabhängig von der Gedächtnisart wurden frühe Kindheitserinnerungen schlechter erinnert als Erlebnisse der anderen drei Lebensphasen. Die Interaktion der beiden Faktoren Gedächtnisart und Zeit wies einen Anstieg des Abruferfolgs über die Lebensphasen im semantischen Gedächtnisbereich auf, während autobiographische Erlebnisse über alle Lebensphasen hinweg eine identische Erinnerungsfähigkeit zeigten. Darüber hinaus wurden autobiographische Ereignisse bedeutsamer eingeschätzt als die semantischen Gedächtnisinhalte. Frühe Kindheitserinnerungen wurden im Vergleich zu Ereignissen der anderen drei Lebensphasen als weniger bedeutsam bewertet.

Schließlich konnte kein bedeutsamer Einfluss der Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit auf die fMRT-Ergebnisse gefunden werden.

3.2 Ergebnisse der Stichprobe 2: Adoleszente

3.2.1 Vortests

Edinburgh-Händigkeit-Fragebogen

Ebenso wie bei der Gruppe der jungen Erwachsenen konnte bei den Adoleszenten mittels Edinburgh-Händigkeit-Fragebogen belegt werden, dass alle Probandinnen Rechtshänderinnen waren. Alle Probandinnen wiesen einen positiven Lateralitätsquotienten auf und somit eine Dominanz der rechten Hand.

SCL-90-R

Alle Adoleszenten (16 J.) zeigten ein unauffälliges, nicht pathologisches SCL-90-R Ergebnis. Die grundsätzliche psychische Belastung (GSI) entsprach mit einem durchschnittlichen T-Wert von 51.3 dem Mittelwert der Normierungsgruppe (T= 50) und gilt als nicht pathologisch. Die Intensität der Antworten (PSDI) lag insgesamt mit einem durchschnittlichen Wert von 53.2 leicht über dem Mittel der Normgruppe. Alle Probandinnen gaben darüber hinaus eine geringe Anzahl von Symptomen an, bei denen eine psychische Belastung vorlag (PST-Wert): Die Zustimmungstendenz war mit einem durchschnittlichen T-Wert von 50.7 der Norm entsprechend.

Die Ergebnisse der SCL-90-R zeigen zusammenfassend, dass die Gruppe der Adoleszenten keine psychische Belastung aufwies.

Tab. 10: Ergebnisse der Symptom-Checkliste zur psychischen Belastung der Adoleszenten (Mittelwerte und Standardabweichung)

	GSI	PSDI	PST
Mittelwert	51.3	53.2	50.7
Standardabweichung	8.0	7.5	7.0

Auf die Einzelergebnisse wird hier nicht näher eingegangen. Die SCL-90-R Ergebnisse dienen allgemein der Überprüfung der psychischen Gesundheit und damit als Kriterium für die Teilnahme an der Studie.

3.2.2 fMRT-Ergebnisse

Im Folgenden werden die Ergebnisse der fMRT-Untersuchung mit den 16-Jährigen dargestellt. Ebenso wie bei der Darstellung der Ergebnisse der ersten Gruppe, werden die Ergebnisse zum Effekt der Gedächtnisart und zum Effekt der Zeit sowie der Interaktion im Einzelnen beschrieben und illustriert.

3.2.2.1 Effekt der Gedächtnisart

Autobiographischer Gedächtnisabruf

Beim Abruf autobiographischer Erinnerungen (verglichen mit semantischen Erinnerungen AM>SM) zeigten sich signifikante neuronale Aktivierungen im **linken MPFC**, im **temporalen Pol, beidseitig**, sowie im **linken retrosplenialen Cortex** und **rechten Cerebellum**. Insgesamt war das Netzwerk bis auf den retrosplenialen Cortex bilateral aktiviert, wenngleich nicht auf statistischem Signifikanzniveau. Die nachfolgenden Abbildungen 29 und 30 sowie Tab. 11 illustrieren die Aktivierungen auf neuronaler Ebene.

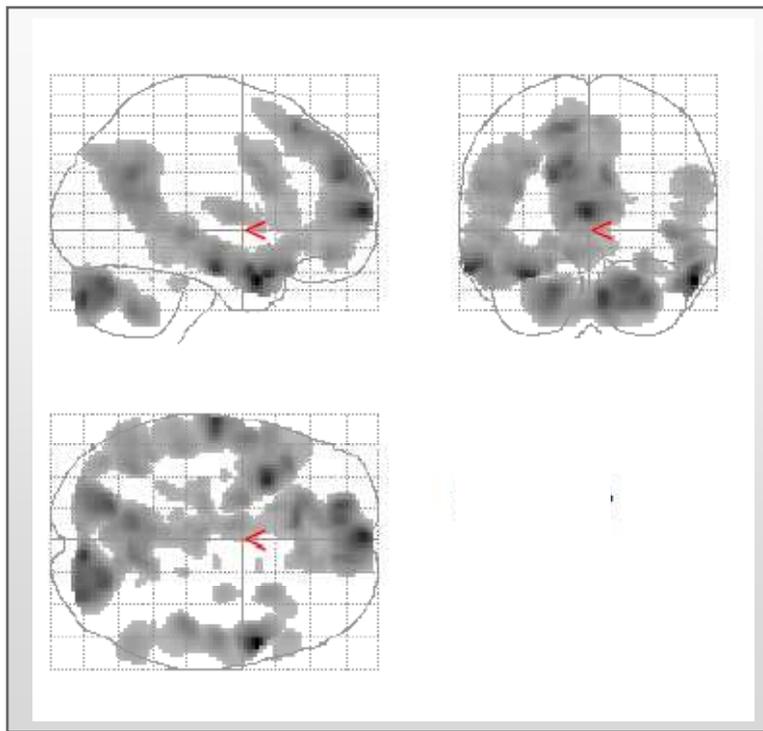


Abb. 29: Vergleich der neuronalen Aktivierungsmuster von autobiographischen und semantischen Erinnerungen (AM>SM) bei Gruppe 2: Adoleszente. Darstellung der signifikanten Aktivierungen als Projektionen auf einen standardisierten, stereotaktischen Raum (Glass-Brain-Ansicht), korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$). Die entsprechenden Koordinaten sind in Tab. 11 dargestellt.

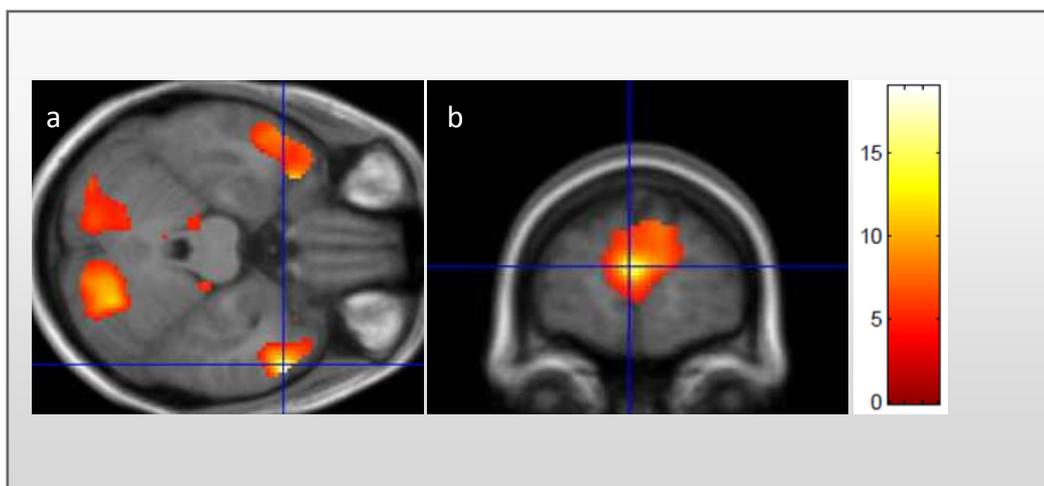


Abb. 30: Darstellung der signifikant erhöhten Aktivität im temporalen Pol (54 8 -26, 2 64 10) beim Vergleich von autobiographischen und semantischen Erinnerungen (AM>SM) bei Gruppe 2: Adoleszente. Axialschnitt ($z = -26$; Abb. a) und Coronalschnitt ($y = 8$; Abb. b), korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$).

III Empirieteil: Ergebnisse

Tab. 11: Effekt der Gedächtnisart: Darstellung der signifikanten Gehirnregionen beim Vergleich autobiographischer und semantischer Ereignisse (AM>SM) und vice versa (SM>AM) bei Gruppe 2: Adoleszente. Kontraste, Gehirnareale, Hemisphärenangabe (L=links; R=rechts) und Koordinaten x, y, z mit entsprechenden T-Werten. *= korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$).

Region und Kontrast	Hemisphäre	x	y	z	T-Wert
AM>SM					
MPFC	L	-2	64	10	12.94 *
Temporaler Pol	R	54	8	-26	15.66 *
	L	-32	14	-24	12.77 *
Cerebellum	R	8	-82	-36	11.70 *
RSC	L	-10	-56	30	8.72 *
SM>AM					
Mittlerer frontaler Gyrus	R	42	40	28	9.10 *

Semantischer Gedächtnisabruf

Der Abruf von Ereignissen aus dem Weltgeschehen wies im Vergleich zum Abruf autobiographischer Gedächtnisinhalte (SM>AM) lediglich signifikant erhöhte neuronale Aktivität im Bereich des **rechten mittleren frontalen Gyrus** auf (vgl. Abb. 31 und Tab. 11). Beide Areale wiesen auch linkshemisphärisch Aktivität auf, diese erreichte jedoch nicht das Signifikanzniveau.

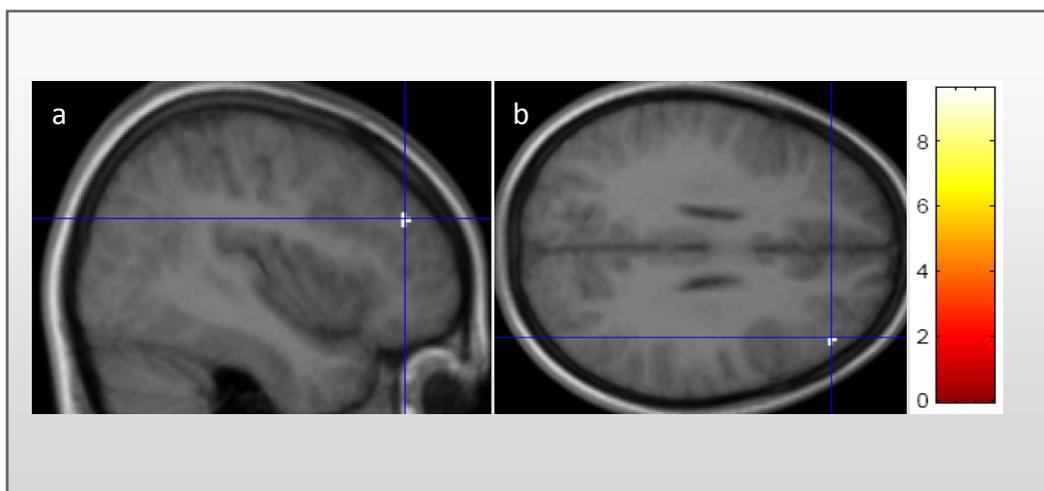


Abb. 31: Vergleich semantischer und autobiographischer Erinnerungen (SM>AM) bei Gruppe 2: Adoleszente. Darstellung der einzigen signifikanten Aktivierung im mittleren frontalen Gyrus (42, 40, 28) im Sagittalschnitt ($x = 42$; Abb. a) und Axialschnitt ($z = 28$; Abb. b), korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$).

3.2.2.2 Effekt der Zeit

Zeitabhängige Unterschiede in der neuronalen Aktivierung beider Gedächtnissysteme

Die einseitige Varianzanalyse (ANOVA) ergab signifikante zeitbezogene Aktivitätsunterschiede auf neuronaler Ebene, unabhängig von der Gedächtnisart. Es zeigte sich erhöhte neuronale Aktivierung im **linken medialen präfrontalen Cortex** (vgl. Tab. 12) mit einer nicht signifikanten Ausdehnung in die rechte Hemisphäre.

Um die von der Lebensphase abhängigen Unterschiede in der neuronalen Aktivierung näher zu untersuchen, d.h. herauszufinden, welche Lebensphasen den Zeiteffekt hervorrufen, wurden die einzelnen Lebensphasen miteinander verglichen ($P1 > P2$, $P2 > P3$ usw.). Die Vergleiche zwischen den vier Lebensphasen erbrachten einen signifikanten Unterschied auf neuronaler Ebene zwischen dem rezenten und frühen Kindheitslebensabschnitt ($P4 > P1$; unabhängig von der Gedächtnisart). Unmittelbare Erinnerungen führten zu signifikant höherer Aktivierung im **linken medial präfrontalen Cortex** mit einer auf FDR-Level signifikanten Ausdehnung in die rechte Hemisphäre. Darüber hinaus wurde eine ebenfalls auf dem weniger konservativen FDR-Level signifikante Aktivierung im linken retrosplenialen Cortex gefunden (vgl. Abb. 32 und Tab. 12). Der umgekehrte Vergleich ($P1 > P4$) sowie alle anderen Vergleiche zwischen den Lebensphasen wiesen keine signifikanten Unterschiede in der neuronalen Aktivität auf.

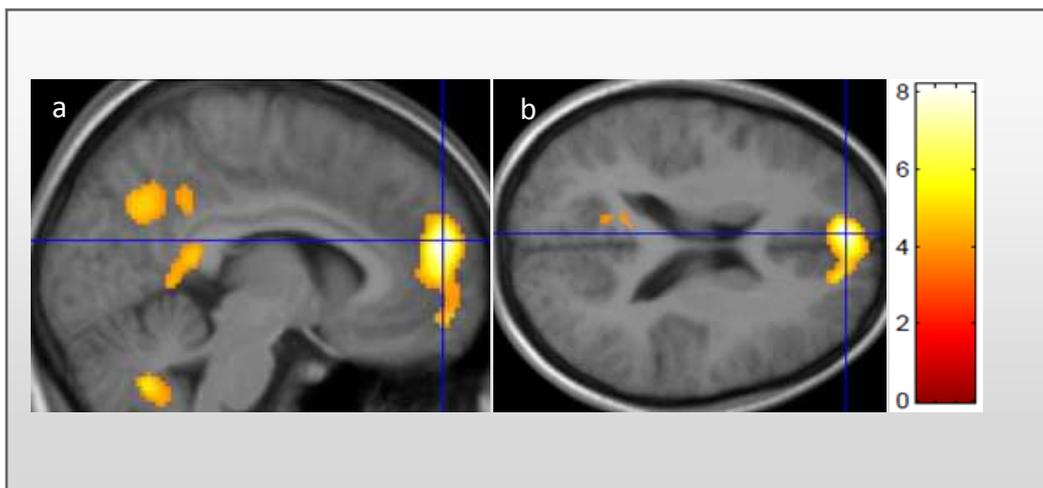


Abb. 32: Effekt der Zeit: Vergleich der neuronalen Korrelate rezenter Erinnerungen ($P4$) und früher Kindheitserinnerungen ($P1$) unabhängig vom Gedächtnissystem ($P4 > P1$) bei Gruppe 2: Adoleszente. Darstellung der erhöhten Aktivität zugunsten rezenter Ereignisse im retrosplenialen und MPFC-Aktivität auf FDR-Level $p < .05$ (Abb. a,b). Auf korrigiertem Niveau für multiple Vergleiche (FWE; $p < .05$) zeigte sich zudem eine signifikante linkshemisphärische Aktivität des MPFC (-6, 56 20). Sagittalschnitt ($x = -6$; Abb. a) und Axialschnitt ($z = 20$; Abb. b).

III Empirieteil: Ergebnisse

Tab.12: Darstellung der signifikant aktivierten Gehirnregionen bei der Untersuchung zeitspezifischer Effekte (ANOVA), beim Vergleich rezenter und Kindheitserinnerungen unabhängig von der Gedächtnisart (P4>P1) sowie innerhalb des autobiographischen (P4AM>P1AM) und semantischen Gedächtnisses (P4SM>P1SM) bei Gruppe 2: Adoleszente. Kontraste, Gehirnareale, Hemisphärenangabe (L= links; R= rechts) und Koordinaten x, y, z mit entsprechenden T-Werten. *= korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$); **= FDR-Level ($p < .05$); ***= Clusterlevel ($p < .05$)

Region und Kontrast	Hemisphäre	x	y	z	T-Wert
ANOVA					
MPFC	L	-6	54	18	15.55 *
P4>P1 (für beide Ged.systeme)					
MPFC	L	-6	56	20	8.15 *
	R	10	56	18	5.19 **
RSC	L	-2	-72	36	5.32 **
	L	-8	-46	14	5.26 **
P4AM>P1AM					
MPFC	L	-8	54	14	6.14 ***
	R	6	42	-2	5.69 ***
P4SM>P1SM					
	-	-	-	-	-

Weiterhin analysierten wir mögliche Zeitunterschiede zwischen rezenten und frühen Kindheitserinnerung auf beiden Gedächtnisebenen getrennt; die daraus entstandenen Ergebnisse werden im Folgenden näher erläutert.

Zeitabhängige Unterschiede beim Abruf autobiographischer Erinnerungen

Der Vergleich rezenter autobiographischer Erinnerungen mit frühen Kindheitserinnerungen desselben Gedächtnissystems (P4AM>P1AM) zeigte auf Voxel-Ebene keine signifikante Aktivitätsunterschiede. Lediglich auf Clusterlevel wurde die deutlich sichtbare Aktivität im medial präfrontalen Cortex bilateral signifikant. (vgl. Abb. 33 und Tab. 12).

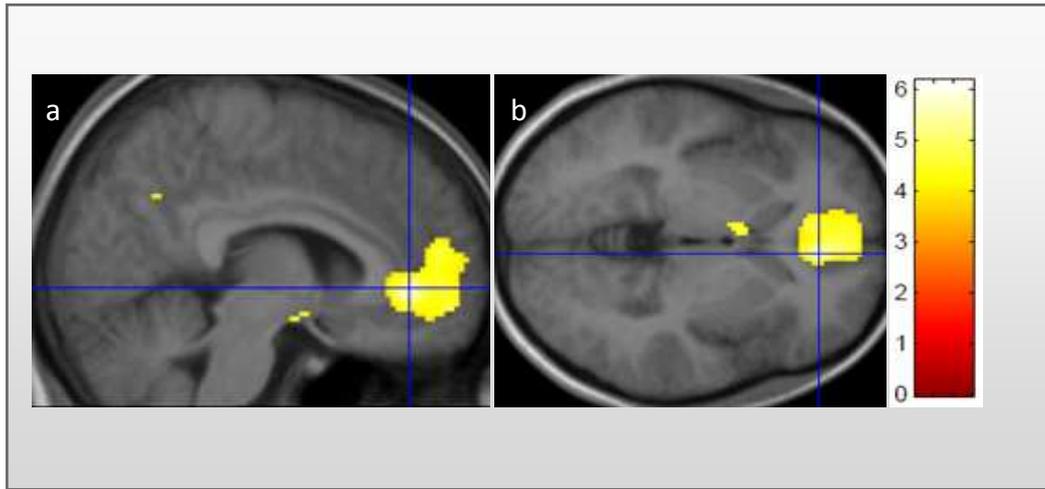


Abb. 33: Vergleich der rezenten autobiographischen Erinnerungen (P4) mit frühen autobiographischen Kindheitserinnerungen (P1) bei Gruppe 2: Adoleszente (P4AM>P1SM). Darstellung der erhöhten Aktivität im MPFC (6, 42, -2) zugunsten rezenter autobiographischer Ereignisse auf Cluster-Level $p < .05$ (Abb. a,b); Sagittalschnitt ($x=6$; Abb. a) und Axialschnitt ($z=-2$; Abb. b).

Der umgekehrte Kontrast (P1AM>P4AM) wies keine signifikanten, differentiellen Aktivitätsanstiege für den Abruf früher autobiographischer Kindheitserlebnisse auf.

Zeitabhängige Unterschiede beim Abruf semantischer Erinnerungen

Der Abruf rezenter Ereignisse aus dem Weltgeschehen rief im Vergleich zu Ereignissen aus der frühen Kindheit (P4SM>P1SM) keinerlei Anstieg in der neuronalen Aktivität hervor, auch auf einem niedrigeren Signifikanzniveau oder auf Clusterlevel nicht.

Die übrigen Einzelvergleiche zwischen den Lebensphasen innerhalb eines Gedächtnissystems (z.B. P1AM>P2AM, P3SM>P4SM usw.) lieferten keine signifikanten Ergebnisse.

3.2.2.3 Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit

Die Berechnung des Interaktionsterms (P4AM-P1AM) > (P4SM-P1SM) ergab auf Voxel Ebene kein signifikantes Ergebnis. Auf dem weniger konservativen FDR-Level konnte bei der Interaktion zwischen den Faktoren Gedächtnisart und Zeit gerade noch eine signifikante erhöhte Gehirnaktivität im **medialen präfrontalen Cortex** der linken Hemisphäre gefunden werden ($p=0.049$; vgl. Abb. 34 und Tab. 13). Die Interaktion bestand lediglich für die autobiographische Bedingung. Die Berechnung des Interaktionsterms für die semantische Gedächtnisart (P4SM-P1SM) > (P4AM-P1AM) führte auf keinem der Analyselevel zu einer erhöhten neuronalen Aktivität.

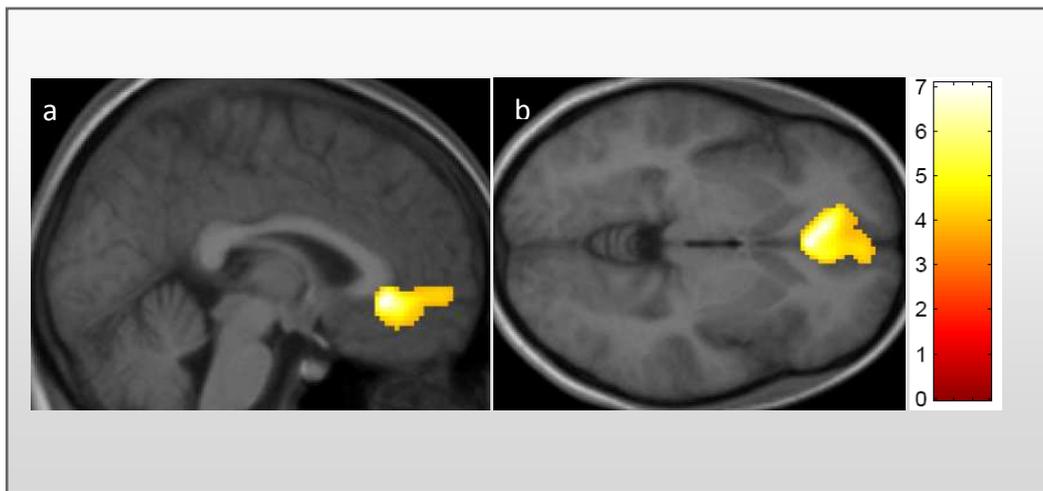


Abb.34: Darstellung der Interaktionsanalyse zwischen Gedächtnisart und Zeit ($P4AM-P1AM$)>($P4SM-P1SM$) bei Gruppe 2: Adoleszente. Es zeigte sich eine Aktivierung im MPFC (-2, 34, -4) auf FDR-Level ($p < .05$). Sagittalschnitt ($x = -2$; Abb. a) und Axialschnitt ($z = 46$; Abb. b).

Tab. 13: Darstellung der erhöhten neuronalen Aktivität im Zusammenhang mit der Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit im MPFC bei Gruppe 2: Adoleszente. Kontraste, Gehirnareale, Hemisphärenangabe (L= links; R= rechts) und Koordinaten x, y, z mit entsprechenden T-Werten. **= FDR-Level ($p < .05$).

Region und Kontrast	Hemisphäre	x	y	z	T-Wert	
(P4AM-P1AM)>(P4SM-P1SM) MPFC	L	-2	34	-4	7.07	**
	R	6	40	-4	5.88	**

3.2.3 Post-fMRT-Fragebögen: Ergebnisse der Adoleszenten

Insgesamt 15 der 16 Probandinnen konnten in die Analyse des Abruferfolgs eingeschlossen werden, bei der Auswertung der emotionalen Bedeutsamkeit gingen 14 von 16 Probandinnen mit ein. Eine der Personen wurde aufgrund des Ausschluss an der fMRT-Auswertung auch hier nicht miteinbezogen, die andere Versuchsperson machte unvollständige Angaben im Rating zur emotionalen Bedeutsamkeit. Die Analyse der Post-fMRT-Befragungen bei der Stichprobe der Adoleszenten zeigte, dass autobiographische Erinnerungen insgesamt signifikant besser erinnert wurden als Erlebnisse aus dem Weltgeschehen [Abruferfolg in Prozent (Mittelwert +- Standardabweichung): 95.0% +-5.2% versus 63.0% +-23.4%; Haupteffekt **Gedächtnisart**, $F(1,1) = 117$; $p < .05$] (vgl. Anhang). Die

III Empirieteil: Ergebnisse

Abbildung 35 veranschaulicht die Unterschiede beim Abruf aus dem semantischen und autobiographischen Gedächtnis über die vier Lebensphasen.

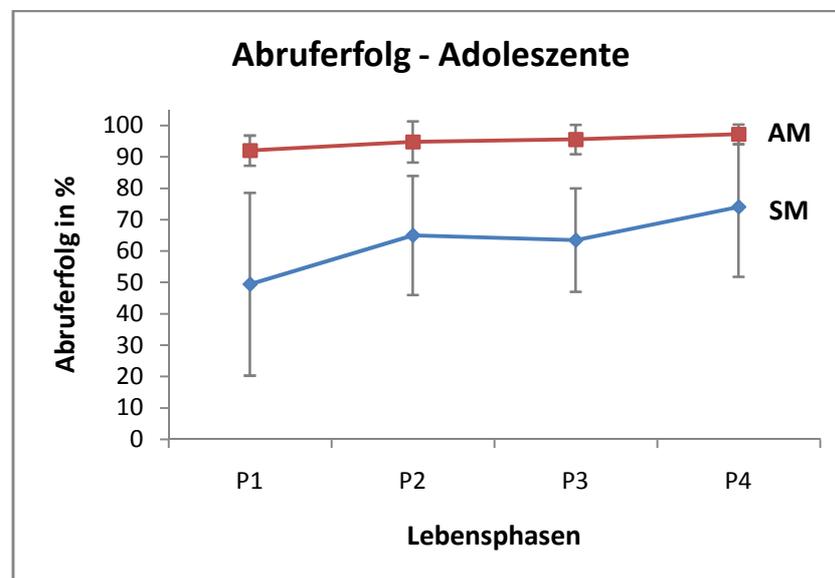


Abb. 35: Ergebnisse der Post-fMRT-Befragung für Gruppe 2: Adoleszente. Darstellung des Abruferfolgs von semantischen (SM) und autobiographischen Ereignissen (AM) aus den vier verschiedenen Lebensphasen (P1 bis P4) in Prozent. Angegeben sind Gruppenmittelwerte und Standardabweichungen.

Außerdem konnte ein signifikanter Einfluss der Zeit auf die Erinnerungsfähigkeit beobachtet werden, der sich im Haupteffekt **Zeit** zeigte [$F(1.3) = 4.4$; $p < .05$] (vgl. Anhang). Durch Post-Hoc-Mehrfachvergleiche konnte herausgestellt werden, dass unabhängig von der Gedächtnisart insgesamt frühe Kindheitserinnerungen schlechter erinnert wurden als Erlebnisse der rezenten Lebensphase (P1AM&SM: 70.7% \pm 29.8% und P4AM&SM: 85.6% \pm 19.5%; $p < .05$, korrigiert nach Bonferroni). Es konnte keine signifikante Interaktion der beiden Faktoren Gedächtnisart und Zeit gefunden werden [$F(1.3) = 1.9$; $p < .05$, n.s.] (vgl. Anhang). Wie die Abbildung 35 illustriert, lässt sich dennoch ein Unterschied im Anstieg des Abruferfolgs über die Lebensphasen zwischen beiden Gedächtnissystemen beobachten: Im semantischen Gedächtnisbereich findet sich ein Anstieg (P1SM: 49.4% \pm 29.1%, P2SM: 65.0% \pm 19.0%, P3SM: 63.5% \pm 16.5% und P4SM: 74.1% \pm 22.2%), während autobiographische Erlebnisse über alle Lebensphasen hinweg eine sehr ähnliche bei durchschnittlich 95% liegende Erinnerungsfähigkeit aufwiesen (P1AM: 92.0% \pm 4.8%, P2AM: 94.8% \pm 6.5%, P3AM: 95.5% \pm 4.7% und P4AM: 97.2% \pm 3.1%).

In der subjektiven Einschätzung der Bedeutsamkeit autobiographischer und semantischer Gedächtnisinhalte ergab sich ein signifikanter Unterschied ($F(1.1) = 165.05$; $p < .05$; vgl.

III Empirieteil: Ergebnisse

Anhang). Die autobiographischen Ereignisse wurden signifikant bedeutsamer eingeschätzt als die semantischen Gedächtnisinhalte. Autobiographische Erlebnisse wurden auf der Skala von -3 (gar nicht bedeutsam) bis +3 (sehr bedeutsam) mit einer durchschnittlichen emotionalen Bedeutsamkeit von +1.34 ($SD = +0.94$) eingeschätzt, Ereignisse aus dem semantischen Gedächtnis wurden im Durchschnitt mit einem Bedeutsamkeitswert von -0.86 ($SD = +0,98$) bewertet. In Abbildung 36 sind die Unterschiede der Einschätzung der emotionalen Bedeutsamkeit und die jeweiligen Werte pro Lebensphase dargestellt.

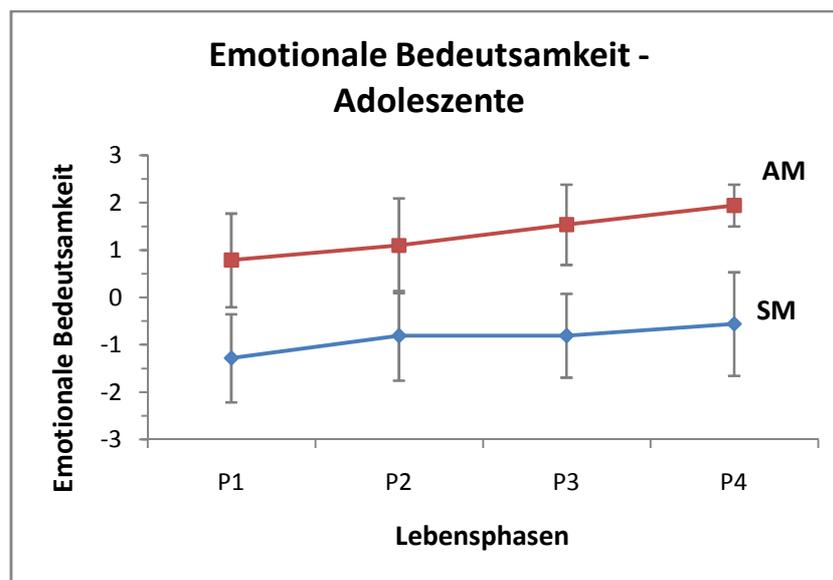


Abb. 36: Ergebnisse der Post-fMRT-Befragung für Gruppe 2: Adoleszente. Darstellung der emotionalen Bedeutsamkeit von semantischen (SM) und autobiographischen Ereignissen (AM) aus den vier verschiedenen Lebensphasen (P1 bis P4) auf einer Skala von -3 (gar nicht bedeutsam) bis +3 (sehr bedeutsam). Angegeben sind Gruppenmittelwerte und Standardabweichungen.

Es konnte ebenfalls ein signifikanter Einfluss der Zeit, d.h. ein Effekt der Lebensphasen auf die Einschätzungen der emotionalen Bedeutsamkeit gefunden werden ($F(1,3) = 5,29$; $p < .05$; vgl. Anhang). Mittels Post-Hoc-Mehrfachvergleichen wurde unter Einbeziehung von Bonferroni Korrekturen analysiert, welche Lebensphasen signifikant den Haupteffekt der Zeit auf die Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit mitbestimmen. Der einzige, statistisch signifikante Unterschied manifestierte sich beim Vergleich der Einschätzungen der persönlichen Bedeutsamkeit der letzten Lebensphase (P4) mit denen der frühen Kindheitsphase (P1) und umgekehrt ($p < .05$). Bei beiden Gedächtnissystemen ist ein Anstieg der Bedeutsamkeit von der ersten bis zur letzten Lebensphase zu beobachten, wobei beim semantischen Gedächtnis Phase 2 und 3 gleich bedeutsam sind (Wert der persönlichen Bedeutsamkeit: -0.80) und beim autobiographischen Gedächtnis ein Anstieg zwischen allen

Phase zu beobachten ist (vgl. Abb. 36 und Anhang) auch in diesen beiden Phasen ein leichter Anstieg der Bedeutsamkeit von 1.54 auf 1.95 zu beobachten ist. Es zeigte sich, wie bei der Erinnerungsfähigkeit für die Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit, keine Interaktion zwischen den Faktoren Gedächtnisart und Zeit [$F(1,3) = 0.61$, $p = 0.11$, n.s.].

3.2.4 Zusammenfassung Ergebnisse Stichprobe II

Die Gruppe der Adoleszenten wies eine stärkere Aktivierung für autobiographische Ereignisse im Vergleich zu semantischen im medialen präfrontalen Cortex, bilateral im temporalen Pol, sowie im rechten Cerebellum und retrosplenialen Cortex auf. Eine gesteigerte Aktivität für den semantischen Abruf zeigte sich hingegen im rechten mittleren frontalen Gyrus.

Die Analyse zeitabhängiger Modulationen des neuronalen Netzwerks ergab eine signifikante Aktivierung im linken MPFC. Der Vergleich der Lebensphasen lieferte unabhängig von der Gedächtnisart wie bei Stichprobe 1 eine signifikante Unterscheidung zwischen früher Kindheit und unmittelbarer Lebensphase. Hierbei modulierte die Aktivierung im linken MPFC mit einer stärkeren Beteiligung bei P4 im Vergleich zu P1. Der rechte Anteil des MPFC sowie bilaterale retrospleniale Cortexaktivität zeigten sich nicht auf dem sonst für beide Studien festgelegten Signifikanzniveau (FWE $p < .05$), sondern auf einem weniger konservativen Niveau (FDR $p < .05$). Alle anderen Lebensphasen wiesen keine Unterschiede im neuronalen Aktivitätsmuster auf. Die zeitabhängigen Vergleiche innerhalb des autobiographischen Gedächtnisses (P4AM>P1AM) lieferten lediglich auf Cluster-Level eine erhöhte bilaterale MPFC-Aktivität für rezente Erinnerungen im Vergleich zu Kindheitserinnerungen. Alle anderen Lebensphasen unterschieden sich innerhalb des autobiographischen Gedächtnisses nicht. Innerhalb des semantischen Gedächtnissystems zeigte sich kein zeitabhängiges Netzwerk.

Die Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit lieferte auf dem weniger konservativen Signifikanzniveau (FDR<0.05) mit einem p-Wert von 0.049 gerade noch eine signifikante Aktivität im bilateralen MPFC. Des Weiteren konnte in den Post-fMRT-Bögen festgestellt werden, dass die Adoleszenten ähnlich wie die Stichprobe 1 autobiographische Stimuli besser abrufen konnten als semantische und unabhängig von der Gedächtnisart Ereignisse aus der Kindheitsphase schlechter abgerufen werden konnten als solche aus der

III Empirieteil: Ergebnisse

unmittelbaren Lebensphase. Ein Anstieg des Abruferfolgs konnte für das semantische Gedächtnissystem von P1 zu P4 beobachtet werden, hingegen nicht für das autobiographische Gedächtnis. Eine Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit in Bezug auf den Abruferfolg konnte nicht festgestellt werden. Schließlich erbrachte die Analyse der emotionalen Bedeutsamkeit eine stärkere emotionale Beteiligung bei autobiographischen im Vergleich zu semantischen Ereignissen. Innerhalb beider Gedächtnissysteme waren die Ereignisse des letzten Jahres am bedeutsamsten für die Probanden. Es zeigte sich keine Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit in Bezug auf die Einschätzung der emotionalen Bedeutsamkeit.

Die Ergebnisse beider Untersuchungsgruppen sind in der nachfolgenden Tabelle noch einmal überblicksartig zusammengefasst.

Tab. 14: Zusammenfassung der Ergebnisse aus Stichprobe 1 und 2 sortiert nach Kontrasten; *= korrigiert für multiple Vergleiche auf Voxel-Ebene (FWE; $p < .05$); **= FDR-Level ($p < .05$); ***= Clusterlevel ($p < .05$)

Gruppe 1: Junge Erwachsene	Kontrast	Gruppe 2: Adoleszente
MPFC (R+L) * Retrosplenialer Cortex (R) * Cerebellum (R+L) * Hippocampus (L) * Inf.frontaler Gyrus (L) *	AM>SM	MPFC (L) * Retrosplenialer Cortex (L) * Cerebellum (R) * Temporalere Pol (R+L) *
Insula (R) *	SM>AM	Mittlerer frontaler Gyrus (R) *
MPFC (L) * Retrosplenialer Cortex (L) *	ANOVA Zeiteffekt	MPFC (L) *
Retrosplenialer Cortex (L+R) * MPFC (R+L)**	P4>P1 (beide Ged.systeme)	Retrosplenialer Cortex (L) ** MPFC (L); (R**)
MPFC (L) * Retrosplenialer Cortex (R+L)**	P4AM>P1AM	MPFC (R+L) ***
Retrosplenialer Cortex (L) *	P4SM>P1SM	-----
MPFC (R+L) *	Interaktion (P4AM-P1AM)>(P4SM-P1SM)	MPFC (R+L)**

3.3 Überprüfung der Hypothesen

Hypothese 1

1a) Der Abruf von Erinnerungen aus dem autobiographischen Gedächtnis umfasst beim Vergleich mit semantischen Gedächtnisinhalten unabhängig von verschiedenen Zeitphasen ein komplexes neuronales Netzwerk aus medial präfrontalen und temporalen Cortexgebieten (v.a. Hippocampus), retrosplenialer Cortex und Cerebellum. Das Netzwerk ist überwiegend bilateral ausgeprägt.

Die Hypothese 1a kann bis auf kleine Abweichungen bestätigt werden. Dies wird durch die Ergebnisdarstellung in Kap. III 3.1.2.1 deutlich. In beiden Untersuchungsgruppen waren der medial präfrontale Cortex, der retrospleniale Cortex sowie das Cerebellum aktiviert. Darüber hinaus war in beiden Gruppen der Temporallappen beteiligt, jedoch zeigte Gruppe 1 wie in Hypothese 1a vermutet eine Aktivität im Hippocampus, wohingegen in Gruppe 2 diese Aktivierung fehlte und vielmehr der temporale Pol aktiviert war. Außerdem fand sich bei den jungen Erwachsenen zusätzlich eine Beteiligung des inferior frontalen Gyrus. Bei beiden Gruppen lagen sowohl linkshemisphärische als auch rechtshemisphärische Aktivierungen vor. Die Ausprägung der Lateralität variierte jedoch bei bestimmten Strukturen zwischen den Gruppen (z.B. retrosplenialer Cortex bei Gruppe 1 bilateral, bei Gruppe 2 linkshemisphärisch; vgl. Kap. III 3.1.2.1).

1b) Der Vergleich von semantischen Gedächtnisinhalten mit autobiographischen Erinnerungen liefert in beiden Gruppen keine Mehraktivierung in emotional relevanten Arealen wie dem Hippocampus oder retrosplenialer Cortex zugunsten des semantischen Gedächtnisses. Lediglich in stärker kognitiv verankerten Regionen des präfrontalen und temporalen Cortex finden sich geringfügig höhere Aktivitäten.

Die Hypothese, dass der semantische Gedächtnisabruf keine stärkere Aktivierung in emotional bedeutsamen Hirnstrukturen involviert, ist bestätigt, wie durch die Ergebnisse in Kap. III 3.1.2.1 dargestellt. Beim Vergleich der semantischen mit autobiographischen Gedächtnisinhalten zeigte sich wie erwartet lediglich eine stärkere kognitive Aktivierung, die bei beiden Gruppen unterschiedliche Areale umfasste: Bei Gruppe 1 fand sich eine Insulaaktivierung, bei Gruppe 2 war der mittlere frontale Gyrus beteiligt.

Hypothese 2

Beim Vergleich der vier Lebensphasen zeigen sich Unterschiede in der neuronalen Aktivität sowohl beim Abruf autobiographischer als auch beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte: Unmittelbare Ereignisse unterscheiden sich neuronal am stärksten von frühen Erlebnissen aus der Kindheit.

Sowohl in Gruppe 1 als auch in Gruppe 2 konnten wie in Hypothese 2 postuliert zeitabhängige Unterschiede festgestellt werden. Neuronale Unterschiede zeigten sich beim Vergleich unmittelbarer und rezenter Ereignisse.

2a) Der Abruf aktiviert *unabhängig von der Gedächtnisart* bei beiden Gruppen den retrosplenialen Cortex stärker bei rezenten Erinnerungen als bei weit zurückliegenden Ereignissen.

Die Hypothese 2a konnte für Gruppe 1 bestätigt werden. Hier zeigte sich eine stärkere Aktivierung im retrosplenialen Cortex beider Hemisphären beim Abruf rezenter semantischer und autobiographischer Gedächtnisinhalte. Eine zusätzliche Beteiligung des MPFC war auf dem niedrigeren FDR- Signifikanzniveau sichtbar, jedoch nicht auf dem sonst verwendeten FWE-Level. Für die Gruppe der Adoleszenten konnte auf dem FWE-Level keine stärkere Beteiligung des retrosplenialen Cortex für rezente Erinnerungen unabhängig von der Gedächtnisart bestätigt werden, sondern nur auf dem FDR-Level. Hingegen war der linke MPFC bei dieser Gruppe auf FWE-Level noch gerade signifikant stärker bei rezenten als bei weit zurückliegenden Erinnerungen involviert (vgl. Kap. III 3.1.2.2 und 3.2.2.2).

2b) Der Abruf aus dem *autobiographischen Gedächtnis* zeigt ein zeitlich moduliertes Muster über die vier Lebensphasen hinweg: Der Hippocampus, präfrontale Cortex und retrospleniale Cortex sind bei jüngeren Erlebnissen stärker involviert als bei Kindheitserlebnissen. Der präfrontale Cortex, v.a. der mediale Bereich zeigt dabei eine besonders starke Aktivierung.

Die Hypothese 2b ist insofern durch die Daten bestätigt, dass zwischen den rezenten und Kindheitserlebnissen ein signifikanter Unterschied im autobiographischen Gedächtnisabruf vorliegt. Die vermuteten Strukturen konnten zum Teil bestätigt werden. Bei beiden Gruppen zeigte sich eine signifikant stärkere Aktivierung des MPFC für rezente autobiographische Erinnerungen, wobei bei den Adoleszenten die Signifikanz nicht auf Voxel-Level, sondern lediglich auf Cluster-Level nachgewiesen werden konnte (vgl. Kap. III 3.1.2.2 und 3.2.2.2).

Eine stärkere Beteiligung des retrosplenialen Cortex für rezente autobiographische Erinnerungen, konnte anders als postuliert, in Gruppe 1 lediglich auf FDR-Level gefunden werden, in Gruppe 2 gar nicht. Neben der nicht signifikant stärkeren Beteiligung des retrosplenialen Cortex v.a. in Gruppe 2, stellt ebenfalls die nicht gefundene Modulation des Hippocampus beim rezenten autobiographischen Abruf in beiden Gruppen eine Abweichung der Annahmen in Hypothese 2b dar (vgl. Kap. III 3.1.2.2 und 3.2.2.2).

2c) Der retrospleniale Cortex zeigt bei beiden Untersuchungsgruppen eine stärkere Aktivierung für rezente *semantische Gedächtnisinhalte* (Ereignisse des Weltgeschehens) im Vergleich zur Phase der Kindheit.

Hypothese 2c kann für Gruppe 1, jedoch nicht für Gruppe 2 bestätigt werden. Bei letzterer Stichprobe zeigte sich für das semantische Gedächtnis kein Unterschied in der neuronalen Aktivität von rezenten und Kindheitsereignissen aus dem Weltgeschehen. Bei Gruppe 1 konnte gemäß Hypothese 2c eine stärkere Beteiligung des linken retrosplenialen Cortex für rezente semantische Gedächtnisinhalte bestätigt werden (vgl. Kap. III 3.1.2.2 und 3.2.2.2).

Hypothese 3

In den Post-fMRT-Befragungen zeigt sich bezüglich des Abruferfolgs und der emotionalen Bedeutsamkeit folgendes:

3a) Beide Gruppen erinnern nahezu alle eigenen *autobiographischen Ereignisse* unabhängig von der Lebensphase gleich gut.

Die Hypothese 3a konnte insgesamt bestätigt werden. Es konnten nahezu alle autobiographischen Erlebnisse abgerufen werden. Bei der Untersuchung des Abruferfolgs konnten für das autobiographische Gedächtnis bei beiden Gruppen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Lebensphasen gefunden werden. Gruppe 1 konnte dabei 99%

aller Erinnerungen abrufen, Gruppe 2 zeigte einen leicht geringeren Abruferfolg von 92-97% mit aufsteigender Tendenz von Phase 1 zu 4, aber es bestand auch hier kein signifikanter Unterschied zwischen den Lebensphasen (vgl. Kap. III 3.1.3 und 3.2.3)

3b) Aus den Post-fMRT-Befragungen resultiert weiterhin, dass semantische Ereignisse von beiden Gruppen zwar überwiegend erinnert werden, jedoch insgesamt etwas schlechter als die autobiographischen Ereignisse.

In beiden Gruppen lagen signifikant schlechtere Abrufleistungen für semantische Stimuli im Vergleich zu autobiographischen vor, so dass Hypothese 3b bestätigt werden kann. Es wurden ca. 65% bis 70% erinnert, wobei eine hohe Standardabweichung vorlag (vgl. Kap. III 3.1.3 und 3.2.3).

3c) In beiden Gruppen zeigt sich aus den Ergebnissen der Post-fMRT-Fragebögen eine stärkere emotionale Bedeutung der autobiographischen im Vergleich zu den semantischen Ereignissen.

Die Daten der Post-fMRT-Befragung (vgl. Kap. III 3.1.3 und 3.2.3) liefern eine Bestätigung für Hypothese 3c für beide Untersuchungsgruppen. Die emotionale Bedeutsamkeit autobiographischer Erinnerungen wurde in Gruppe 1 um ca. 2.5 Skalenpunkte höher eingeschätzt als diejenige semantischer Gedächtnisinhalte (bei einer Bandbreite von sieben möglichen Werten -3 bis +3). In Gruppe 2 wurden die autobiographischen Erlebnisse um ca. 1.5 Skalenwerte bedeutsamer eingeschätzt. Letztere Ereignisse lagen insgesamt im positiven Skalenbereich, die semantischen Ereignisse hingegen im negativen, d.h. weniger bedeutsameren Bereich.

IV Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluss der Zeit auf die neuronalen Korrelate des autobiographischen Erinnerns bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen untersucht. Dabei wurden individuelle, emotionale Erinnerungen aus vier Lebensphasen mit ebenfalls zeitmodulierten Ereignissen des Weltgeschehens verglichen. Erstmals erfolgte die Untersuchung der neuronalen Korrelate des autobiographischen Gedächtnisses bei Adoleszenten (16-Jährigen) und jungen Erwachsenen im Alter von 21 Jahren. Es existierten bisher keine Arbeiten, die autobiographische Erinnerungen mit spezifischen semantischen Ereignissen aus vier Lebensphasen bei diesen Altersgruppen verglichen haben.

Zunächst konnte beim Abruf autobiographischer Gedächtnisinhalte in beiden Gruppen ein komplexes emotionales Netzwerk frontotemporaler, retrosplenialer und cerebellärer Strukturen gefunden werden. Der Abruf aus dem semantischen Gedächtnis wies im Vergleich zum autobiographischen Abruf lediglich eine stärkere kognitive Aktivierung auf.

Darüber hinaus zeigte sich in beiden Untersuchungsgruppen unabhängig vom Gedächtnissystem eine zeitspezifische neuronale Aktivität beim Abruf rezenter Ereignisse des letzten Lebensjahres im Vergleich zu frühen Kindheitserinnerungen. Der retrospleniale Cortex und medial präfrontale Cortex waren je nach Zeitphase, Gedächtnisart und Untersuchungsgruppe unterschiedlich stark involviert.

Im Folgenden wird zunächst das allgemeine neuronale Netzwerk des autobiographischen Gedächtnisses im Kontext bisheriger Forschungsarbeiten diskutiert, bevor dann im 2. Kapitel ausführlich auf die gefundenen zeitabhängigen Aktivierungsmuster eingegangen wird.

1. Allgemeines neuronales Netzwerk des episodisch-autobiographischen Gedächtnisabrufs

Der autobiographische Gedächtnisabruf ist ein komplexer Prozess, der durch verschiedene Erinnerungsqualitäten wie z.B. emotionaler Gehalt und Lebendigkeit, aber auch durch das Ausmaß an selbstbezogenen Prozessen sowie durch Zeit und Alter geprägt wird (St Jacques et al., 2008). In Übereinstimmung mit bisherigen Studien zum autobiographischen Gedächtnisabruf konnte in der vorliegenden Arbeit beim Abruf autobiographischer Erinnerungen ein Großteil des Basisnetzwerks oder wie Svoboda et al. (2006) es bezeichnen,

des *core AM network*, bestätigt werden. Dieses autobiographische Basisnetzwerk umfasst medial präfrontale und retrospleniale Cortices sowie den medial temporalen Cortex und das Cerebellum (Markowitsch, 1995; Cabeza et al., 2000; Maguire, 2001; Piefke et al., 2003; Markowitsch et al., 2003c; Piefke und Fink, 2005a; McKinnon et al., 2008). In einer aktuellen Studie von Summerfield, Hassabis & Maguire (2009), bei der real erlebte eigene mit fremden Ereignissen sowie imaginierte eigene mit fremden Ereignissen verglichen wurden, wiesen die Autoren die Beteiligung von corticalen medialen Strukturen wie den retrosplenialen Cortex und den MPFC als besonders zentrale Substrate autobiographischen Erinnerns nach. Die genannten Strukturen des Basisnetzwerks waren in den vorliegenden Experimenten beider Untersuchungsgruppen bei autobiographischen im Vergleich zu semantischen Ereignissen stärker aktiviert. Die Frage, zu welchen Anteilen und unter welchen Bedingungen der mediale Temporallappen, der präfrontale Cortex und auch andere limbische Regionen beim Abruf semantischer und autobiographischer Inhalte beteiligt sind, wird in zahlreichen Forschungsstudien diskutiert. Die Komplexität und Art der Aufgabe, Alter und Geschlecht der Probanden/Patienten sowie Ausdehnung der Läsion, unterschiedliche Aufmerksamkeitsbeanspruchung oder auch Zeiteffekte können mögliche Einflussvariablen für die unterschiedliche Involvierung verschiedener Areale darstellen (Cabeza und St Jacques, 2007).

Das Zusammenspiel von MPFC, retrosplenialem Cortex und medial temporaler Aktivierung verdeutlicht insbesondere das Interagieren von emotionaler Verarbeitung, Selbstbezug und visueller Imagination. Prozesse, die beim autobiographischen erinnern eine besonders wichtige Rolle spielen und diesem komplexen Gedächtnissystem eigen sind. Vor allem die mediale präfrontale Aktivierung stellt die Verknüpfung der mit den Erinnerungen zusammenhängenden Gefühle her (vgl. Brand und Markowitsch (2008) sowie generell die Verknüpfung von Emotionen und Kognitionen (Pessoa, 2008).

Die Beteiligung des MPFC beim autobiographischen im Gegensatz zum semantischen Abruf (AM>SM) kann zum Teil durch die Verwendung echter, autobiographischer Ereignisse erklärt werden. Cabeza und St Jacques (2007) wiesen darauf hin, dass insbesondere der MPFC sensibel für unterschiedliche Arten von autobiographischen Stimuli sein kann: Echte autobiographische Erinnerungen aktivieren laut den Autoren stärker den MPFC als im Labor konstruierte autobiographische Inhalte (z.B. Wörter und Bilder) und ersteren liegt eine stärkere selbstbezogene Verarbeitung zu Grunde.

Darüber hinaus wurde bezüglich der Lateralität des MPFC bei autobiographischem Gedächtnisabruf von Tulving et al. (1994a) und später von Habib et al. (2003) im Rahmen des HERA-Modells (vgl. Kap II 1.4.1) postuliert, dass die rechte Hemisphäre stärker beim Abruf autobiographischer Inhalte beteiligt sei, wohingegen die linke Hemisphäre mehr den Abruf semantischer Gedächtnisprozesse triggere. Diesem Modell entsprechen die vorliegenden Daten nicht eindeutig, da autobiographische Erinnerungen eher eine bilaterale Beteiligung mit linker Prädominanz aufwiesen und semantische Inhalte beispielsweise bei den Adoleszenten den rechten mittleren frontalen Gyrus aktivierten (vgl. Kontrast SM>AM; Abb.31). Die Bilateralität des MPFC könnte in der vorliegenden Arbeit mit der Komplexität der Untersuchung sowie mit der Abrufanstrengung zusammenhängen, da vier verschiedene Lebensphasen verwendet wurden, aus denen die Probanden immer wieder abwechselnd Erinnerungen abriefen und sich dabei schnell wieder in das Erlebnis hineindenken sollten. Insbesondere die linkshemisphärische Beteiligung stützt die Befunde von Nolde, Johnson & D'Esposito (1998), die bei zunehmender Komplexität der Aufgabe eine steigende linkshemisphärische Aktivität feststellten. Schließlich kann, wenngleich das HERA-Modell zugleich für verbale und non-verbale autobiographische Gedächtnisinhalte zu gelten scheint, dennoch das verbale Material in Form der auditiv präsentierten Sätze die linkshemisphärische Prädominanz in beiden Gedächtnissystemen erklären. Sprachverarbeitung sowie vor allem auditive Verarbeitung beansprucht u.a. präfrontale linkslateralisierte Gehirngebiete (Friederici, 2002, 2009). Außerdem kann die zusätzliche Beteiligung des linken inferioren frontalen Gyrus beim Abruf der autobiographischen Erinnerungen bei Gruppe 1 ebenfalls mit der Verarbeitung von Wortmaterial zusammenhängen, jedoch könnte diese Aktivierung zusätzlich das Bewusstsein über das eigene Selbst und die dabei erfolgte innere Sprache (*inner speech*) widerspiegeln (Morin, 2007; Morin und Michaud, 2007).

In Kap. 2 wird detaillierter auf die MPFC-Beteiligung bei autobiographischem Gedächtnisabruf und die zeitspezifische Aktivierung eingegangen.

Betrachtet man die Temporallappenaktivierung, so zeigt sich, dass diese bei der Gruppe der Adoleszenten eine Aktivierung des temporalen Pols umfasst, bei den jungen Erwachsenen hingegen den Hippocampus. Der temporale Pol spielt bei verschiedenen Verarbeitungsprozessen eine Rolle, u.a. bei sozialen, emotionalen Prozessen, Aufmerksamkeit, Gesichtererkennung und auch bei Gedächtnisprozessen. Jedoch wurde

diese Region bisher wenig spezifisch untersucht und diskutiert. Zum Teil wurde der temporale Pol anderen Hirnregionen zugeordnet, so z.B. dem perirhinalen Cortex und wurde daher nicht differenziert betrachtet. Das Areal des temporalen Pols ist zwischen dem orbitofrontalen Cortex und der Amygdala lokalisiert und mit diesen Regionen neuronal stark verknüpft (Mesulam, 2000; Chabardes, Kahane, Minotti, Hoffmann & Benabid, 2002). Erste Erkenntnisse zur Funktion dieses Hirngebietes stammen vor allem von Untersuchungen an Affen, die neue Einsichten in die zahlreichen Vernetzungen des temporalen Pols brachten (Markowitsch, Emmans, Irle, Streicher & Preilowski, 1985; Moran, Mufson & Mesulam, 1987). Zunehmend konnte durch die funktionelle Bildgebung weiter Aufschluss über die Funktion des temporalen Pols geliefert werden (Chabardes et al., 2002). Die temporopolen Regionen koordinieren den Zugang zu Informationseinheiten, die im Assoziationscortex enkodiert werden (Markowitsch, 2000). Zudem hat der temporale Pol im Gegensatz zu posterioren Regionen des Temporallappens eine stärkere multimodale Funktion und ist in emotionalen Verarbeitungsprozessen involviert (Markowitsch et al., 1985). Pelletier et al. (2003) fanden eine Beteiligung des linken temporalen Pols sowie frontaler Areale, wenn selbstinduzierte traurige und glückliche Gefühlslagen durchlebt wurden. Außerdem liegen Befunde vor, dass der temporale Pol für die Integration von emotionalem Inhalt sowie für das Verständnis von Wörtern und Geschichten relevant ist (Maguire, Frith & Morris, 1999). Es könnte demnach sein, dass die Adoleszenten beim Abruf ihrer eigenen Geschichte stärker multimodale Funktionen in Anspruch nehmen als junge Erwachsene, so dass dadurch die temporale im Vergleich zur hippocampalen Aktivierung erklärt werden könnte. Der emotionale Inhalt autobiographischer Erinnerungen war in der vorliegenden Studie ebenfalls gegeben, jedoch kann dieser Aspekt nicht die unterschiedliche Temporallappenaktivierung beider Gruppen erklären, da in beiden Gruppen von einem ähnlichen emotionalen Gehalt der Erinnerungen ausgegangen werden kann. In weiteren Studien wurde bisher auch auf die Rolle des temporalen Pols bei auditiven Stimuli hingewiesen (Bougard und Fischer, 2002), jedoch kann dieser Aspekt per se die Aktivierung in der Gruppe der Adoleszenten nicht erklären, da die semantischen Stimuli auch auditiv präsentiert wurden und sich hierbei keine temporale Polaktivität zeigte. Außerdem war das Design für beide Gruppen identisch. Daher scheint die Hypothese von Olson, Plotzker & Ezzyat (2007), dass zusätzlich emotionale Prozesse wichtig sind, um eine temporale Pol Aktivierung zu induzieren, als Erklärung der hiesigen Befunde angemessener zu sein.

Dass der temporale Pol bei autobiographischen Gedächtnisprozessen involviert ist, konnten einige Studien belegen (Fink et al., 1996; Maguire und Mummery, 1999; Piefke et al., 2003). Fink et al. (1996) fanden in einer PET-Studie heraus, dass gesunde Probanden eine Aktivierung des temporalen Pols beim Abruf eigener und fremder autobiographischer Erlebnisse aufwiesen. Auch Maguire et al. (1999) beobachteten eine ebenfalls linkshemisphärische Aktivierung des temporalen Pols beim Abruf persönlich relevanter und zeitspezifischer Erinnerungen und Dolan, Lane, Chua & Fletcher (2000) konnten dies für den emotionalen Gedächtnisabruf anhand von emotionalen Bildern aus dem IAPS-Bilder-Pool (Lang, Bradley & Cuthbert, 1995) bestätigen. Die Autoren erklären die Aktivierung durch Vertrautheitsgefühl und Flashbacks der Erinnerungen. In allen Studien war der temporale Pol, wie in der vorliegenden Arbeit, Teil des neuronalen Netzwerks autobiographischen Erinnerns und war selten differentiell beteiligt. Ob der temporale Pol für autobiographische Gedächtnisinhalte spezifisch ist, bleibt anhand der bisherigen Bedunde unklar, da Studien ebenfalls eine Beteiligung dieser Struktur bei semantischen Gedächtnisprozessen beschreiben (Markowitsch, 1995), so z.B. beim Abruf von Namen (Grabowski et al., 2001) oder berühmten Gesichtern (Griffith et al., 2006). Kroll et al. (1997) zeigten, dass die kombinierte Läsion von frontalen und temporopolen Regionen, nicht aber die selektive präfrontale Schädigung zu Abrufdefiziten aus dem semantischen Gedächtnissystem führte. In der vorliegenden Studie kann jedoch für die Gruppe der Adoleszenten klar dargelegt werden, dass die Rolle des temporalen Pols beim autobiographischen Gedächtnisabruf dominanter ist als beim semantischen Abruf, da die erhöhte Aktivierung nur innerhalb des autobiographischen Netzwerks vorlag (AM>SM).

Während bei den Adoleszenten der temporale Pol involviert war, zeigte sich bei den jungen Erwachsenen wie oben beschrieben eine Hippocampusaktivierung, die linksseitig signifikant war, jedoch bilateral ausgeprägt war. Die stärkere linkshemisphärische Beteiligung des Hippocampus lässt sich in Einklang mit den Ergebnissen von Addis und Schacter (2008) durch die Detailliertheit der Ereignisse erklären, die bilaterale Ausdehnung spricht zudem für die stärkere persönliche Bedeutsamkeit von autobiographischen Erinnerungen im Vergleich zu semantischen, was durch die Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit bestätigt wird.

Die differentielle Beteiligung des Hippocampus beim autobiographischen Netzwerk bei der beiden Gruppen und das gleichzeitige Fehlen einer derartigen Aktivierung in der

semantischen Bedingung widersprechen der Idee von Squires Gedächtnismodell, dass Faktenwissen **und** autobiographische Inhalte (das deklarative Gedächtnissystem) beide abhängig von medialen Temporallappenstrukturen sind (Squire, 1987; Squire und Knowlton, 2000; Squire, 2004) vgl. Kap. II 1.3.1). Damit widersprechen die vorliegenden Ergebnisse auch Studien, die Belege dafür gefunden haben, dass mediale Temporallappenstrukturen (insbesondere der Hippocampus) und diencephale, thalamische Strukturen für den Abruf aus dem semantischen **und** episodischen Gedächtnissystem von zentraler Bedeutung sind (Shimamura und Squire, 1987; Tulving, 1989; Knowlton und Squire, 1995; Kroll et al., 1997; Squire und Zola, 1998; Manns et al., 2003; Ryan, Cox, Hayes & Nadel, 2008). In Einklang mit der vorliegenden differentiellen Beteiligung des Hippocampus bzw. temporalen Pols bei autobiographischen im Kontrast zu semantischen Ereignissen stehen Forschungsergebnisse, die gegen eine relevante Beteiligung medial temporaler, hippocampaler Strukturen beim Abruf semantischer Erinnerungen sprechen und gerade in dieser Region eine Differenzierungsmöglichkeit zwischen semantischem und episodischem Gedächtnis sehen (Vargha-Khadem et al., 1997; Spiers et al., 2001; Steinvorth et al., 2005). Das Gedächtnismodell von Tulving und Markowitsch (Tulving, 1985, 1991; Markowitsch, 2003b) scheint vielmehr auf die vorliegenden Daten zuzutreffen, da es differentielle Korrelate des semantischen und autobiographischen Gedächtnisabruf vorhersagt. Das vorliegende Basisnetzwerk beim autobiographischen Gedächtnisabruf unterscheidet sich signifikant von dem semantischen Gedächtnisnetzwerk und bestätigt damit die Idee differentieller neuronaler Korrelate. Der Temporallappen scheint insgesamt beim autobiographischen Gedächtnis viel bedeutsamer zu sein als für den semantischen Gedächtnisabruf.

Ein wichtiger Aspekt im Rahmen der Diskussion um die Funktion des Hippocampus bei autobiographischen Gedächtnisprozessen ist in der Reenkodierung zu sehen. Jeder Abruf eines Ereignisses ist verbunden mit einer erneuten Enkodierung des Ereignisses (vgl. Kap. II 1.4.1), wodurch es zu Veränderungen in den neuronalen Substraten kommen kann. Denkova et al. (2006c) haben in diesem Zusammenhang herausgefunden, dass eine mediale Temporallappenbeteiligung dann auftrat, wenn keine vorherige Reaktivierung wichtiger, selbstbezogener Stimuli erfolgte. Übertragen auf die vorliegende fMRT-Studie wäre demnach die Beteiligung des Hippocampus bzw. des temporalen Pols in der autobiographischen Abrufbedingung durch Reenkodierungsprozesse erklärbar, da die autobiographischen Ereignisse vor der fMRT-Messung im Rahmen des Interviews bereits

abgerufen wurden, so dass der erfolgte Abruf im Kernspin nach einigen Wochen eine Reenkodierung darstellen könnte. Allerdings existieren neben den Befunden von Denkova et al. (2006c) auch gegenteilige Befunde, wie z.B. von Svoboda und Levine (2009), die darlegen, dass der mediale Temporallappen unabhängig von der Anzahl des wiederholten Abrufs von Erinnerungen ist. Auch Nadel, Campbell & Ryan (2007) sowie Svoboda und Levine (2009) neue Studie bestätigt, dass die Stärke der Hippocampus-Aktivität sich nicht in Abhängigkeit von der Anzahl der zuvor erfolgten Abrufe autobiographischer Erinnerungen veränderte. Um den Einfluss der Reenkodierung detailliert hervorzusagen, wäre es sinnvoll, das in der vorliegenden angewandte Design mit zwei Arten autobiographischer Stimuli durchzuführen: Autobiographische Erinnerungen, die z.B. über Angehörige erfragt wurden und somit nicht einige Wochen vor dem fMRT-Termin abgerufen wurden und Ereignisse, die die Probanden, wie es hier erfolgt ist, im Rahmen eines Interviews vorher berichten.

Im Gegensatz zu zahlreichen Studienergebnissen und Erklärungsmöglichkeiten zur Rolle des Hippocampus, des MPFC und des retrosplenialen Cortex bei autobiographischen Gedächtnisprozessen bleibt die spezifische Funktion des Cerebellums noch weitgehend ungeklärt. Dennoch weichen neuere Untersuchungen immer mehr davon ab, dem Cerebellum lediglich eine motorische Funktion zuzuschreiben und sehen diese Struktur ebenfalls als wichtig für emotionale Prozesse. Belege für eine Relevanz des Cerebellums finden sich beispielsweise bei Patienten mit umschriebenen Läsionen des Cerebellums (Cerebellar cognitive affective syndrome (CCAS)), die auch im emotionalen Bereich ein Defizit aufweisen (Schmahmann und Sherman, 1998). Derartige Läsionsstudien lassen darauf schließen, dass das Cerebellum beim Abruf emotionaler, autobiographischer Erinnerungen eine über kognitive Prozesse wie z.B. Abruferfolg und Abrufanstrengung (Cabeza und Nyberg, 2000) hinausgehende Funktion inne hat. Interessant wäre es, bei Patienten mit cerebellären Defiziten autobiographische Untersuchungen mittels fMRT durchzuführen, um die genaue Funktion des Cerebellums herausarbeiten zu können.

Nachdem die allgemeinen Korrelate des autobiographischen Erinnerns näher beleuchtet wurden, wird im Folgenden eine Interpretation der zeitspezifischen Befunde gegeben.

2. Zeitspezifische neuronale Netzwerke

Bisher existierten nur zwei Studien, die gleichzeitig spezifische Ereignisse des semantischen und autobiographischen Gedächtnisses zeitabhängig untersuchten (Maguire und Frith, 2003a, 2003b) vgl. Kap. II 2.5.4). Die untersuchten Altersgruppen waren jedoch wesentlich älter (32, 74 und 53 Jahre) als diejenigen der vorliegenden Arbeit.

Die vorliegenden zeitspezifischen Ergebnisse der Adoleszenten und jungen Erwachsenen lieferten einen Unterschied in den neuronalen Korrelaten. Unmittelbare Erinnerungen unterschieden sich signifikant von frühen Kindheitserinnerungen sowohl innerhalb des autobiographischen als auch innerhalb des semantischen Gedächtnisses. Die zeitspezifischen Aktivierungen fanden sich im retrosplenialen Cortex und MPFC. Es erfolgt zunächst eine Diskussion der spezifischen MPFC-Funktion beim rezenten autobiographischen Gedächtnisabruf. Anschließend wird die zeitmodulatorische Beteiligung des RSC diskutiert.

2.1 Spezifische MPFC-Aktivierung beim Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen

Die spezifische Aktivierung des medial präfrontalen Cortex beim Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen ist in dieser Form bei 21-Jährigen und Adoleszenten erstmalig beschrieben worden und liefert einen wichtigen Beitrag zur differenzierten Erforschung der Funktionalität des MPFC beim Gedächtnisabruf. Die spezifische Aktivität des MPFC wurde insbesondere durch die Interaktion zwischen Zeit und Gedächtnisart festgestellt (vgl. Kap. III 3.1.2.3 und 3.2.2.3). Bei der Gruppe der Adoleszenten war diese distinkte Aktivierung durch die Interaktionsberechnung ebenso sichtbar, jedoch auf einem weniger konservativen Signifikanzniveau (FDR $p < .05$). Auf die mögliche Bedeutung dieser unterschiedlichen Aktivierungsstärke wird nach der Interpretation der spezifischen MPFC-Aktivität eingegangen.

Der mediale präfrontale Cortex ist allgemein wichtig für die Verarbeitung von Emotionen, Selbstbezug, sozialem Verhalten sowie zeitlichen Aspekten. Das vorliegende Ergebnis belegt außerdem, dass diese Struktur unsere emotionale Erinnerung und das was unsere Biographie ausmacht maßgeblich definiert und die o.g. Verarbeitungsmodule verbindet. Die komplexe Funktionalität des MPFC kann die spezifische, zeitabhängige Funktion beim Abruf rezenter autobiographischer Erlebnisse erklären und hebt erstmalig seine zentrale Rolle in der Unterscheidung des autobiographischen und semantischen Gedächtnissystems bei

jungen Menschen hervor. In einer neueren Studie von Burianova und Grady (2007) konnten die Autoren bei einer Gruppe von 27-Jährigen ein gemeinsames aber auch distinktes Netzwerk von Gehirnregionen beim Abruf autobiographischer, episodischer und semantischer Inhalte herauskristallisieren. Dabei zeigte sich ebenfalls im MPFC eine Spezifität für das autobiographische Erinnern. Auch Nyberg et al. (2002) fanden beim Vergleich des Abrufs autobiographischer und episodischer Inhalte eine starke Beteiligung des MPFC bei autobiographischen Erinnerungen. Anders als in unserer Studie wurde jedoch in beiden genannten Studien der Einfluss der Zeit auf den autobiographischen Gedächtnisabruf nicht untersucht, so dass die dort gefundene Aktivierung des MPFC stärker durch Erinnerungsqualitäten wie z.B. Detailreichtum oder Selbstbezug erklärt werden kann, wohingegen in der vorliegenden Studie ein stärkeres Zusammenspiel von Emotionalitäts-, Selbstbezug und Zeitaspekten als Erklärung dienen. Nur wenige Befunde zeigen eine zeitabhängige Modulation des PFC (Maguire et al., 2001b; Eustache et al., 2004; Piolino et al., 2004) erforscht worden, wobei die Studie von Eustache et al. mit Alzheimerpatienten durchgeführt wurde. Maguire et al. (2001b) untersuchten bei sechs 31-jährigen gesunden Probanden (vier Frauen, zwei Männer) das autobiographische Gedächtnis in Zusammenhang mit dem Alter der Erinnerungen und stellten eine (ventro-laterale) präfrontale Aktivierung bei rezenteren autobiographischen Erinnerungen fest. Die Autoren interpretierten ihre Ergebnisse anhand des Ausmaßes an Integration der Gedächtnisspur und der relevanten Kontextinformationen im Sinne einer aktiveren Integration rezenterer und damit jüngerer Gedächtnisspuren. Da jedoch in der Studie von Maguire et al. (2001b) die Zeitphasen nicht genau eingeteilt wurden, sondern im Rahmen eines Event-related-Designs Ereignisse verschiedener Zeitpunkte gewählt wurden, ist nicht eindeutig feststellbar, ob es sich bei rezenteren Erinnerungen in deren Studie, ähnlich wie in der vorliegenden Studie, auch um das letzte Lebensjahr oder mehrere Jahre handelt. Darüber hinaus konnten Piolino et al. (2004) bei sieben männlichen Probanden zwischen 25 und 28 Jahren ebenfalls eine dorsolaterale präfrontale Aktivierung bei rezenteren autobiographischen Ereignissen im Vergleich zu älteren Erinnerungen finden. Die miteinander verglichenen Lebensphasen umfassten zum einen die letzten 12 Monate, wie in unserer Studie, zum anderen Erinnerungen von vor fünf bis zehn Jahren als weiter zurückliegende Phase. Die Autoren interpretieren die verstärkte präfrontale Aktivität beim rezenteren autobiographischen Gedächtnisabruf mit autooetischem Bewusstsein und Selbstbezug, die ihrer Ansicht nach bei rezenteren

Erinnerungen stärker beteiligt sind. Die Verhaltensdaten von Piolino et al. (2004) bestätigen das stärkere autoethische Bewusstsein für rezente Erlebnisse. Die Prädominanz der linken Hemisphäre erklären sie mit der Komplexität der Aufgabe und strategischen, anspruchsvollen Verarbeitungsprozessen.

Die Studien von Piolino et al. (2004) und Maguire et al. (2001b) beschreiben eine lateral ausgerichtete, zeitabhängige Aktivierung innerhalb des PFC. Hingegen liegt in der vorliegenden Studie eine mediale Beteiligung des PFC bei rezenten autobiographischen Erinnerungen vor, die auch in anderen Studien ohne zeitliche Betrachtung häufiger beschrieben wurde (Nyberg et al., 2002; Burianova und Grady, 2007). Wie in Kap. II 2.5.1 dargestellt, wird zunehmend über die differenzierte Rolle des PFC bei verschiedenen Gedächtnisaufgaben diskutiert und wenngleich es über die verschiedenen Gedächtnisaufgaben hinweg gemeinsame Netzwerke gibt, sind bestimmte Regionen des PFC spezialisiert und zeigen differenzierte Funktionen (Nyberg et al., 2003; Brand und Markowitsch, 2008). Die in den Studien von Piolino et al. (2004) und Maguire et al. (2001b) gefundene laterale PFC-Aktivität bei rezenten autobiographischen Erinnerungen könnte mit einer unterschiedlich starken Beanspruchung von Arbeitsgedächtnisprozessen während der experimentellen Aufgaben zusammenhängen, da Bildgebungsstudien gezeigt haben, dass Arbeitsgedächtnisprozesse im direkten Vergleich zu episodischem Abruf stärker laterale Aktivierungen im PFC involvieren, wohingegen der mediale Bereich deutlich stärker bei letzterer Gedächtnisbedingung beteiligt ist (Cabeza et al., 2002; Nyberg et al., 2003). Darüber hinaus spielen mediale Anteile des PFC eine wesentlich stärkere Rolle für die emotionale Bedeutsamkeit und die Integration der mit den Erlebnissen zusammenhängenden Gefühle als laterale Anteile (vgl. Brand und Markowitsch, 2008; Pessoa, 2008). Bei Betrachtung und Vergleich der Studiendesigns von Piolino et al. (2004) und Maguire et al. (2001b) mit dem der vorliegenden fMRT-Studie fällt auf, dass z.B. in der Studie von Maguire et al. (2001b) die Probanden im Scanner beim Abruf der autobiographischen Erinnerungen angeben sollten, ob es sich um ein richtiges, d.h. eigenes Erlebnis handelte oder nicht. Da in der vorliegenden Arbeit die Probandinnen außer einer kurzen Aufmerksamkeitsaufgabe (Drücken eines Knopfes beim Erscheinen eines Klingeltons) keine kognitive Aufgabe während des direkten Abrufs der Gedächtnisinhalte erbringen mussten, konnte womöglich eine stärkere Fokussierung auf die Erlebnisse erfolgen und damit eine kontinuierliche, emotionale Beteiligung stattfinden. Diese könnte zusätzlich

durch die Präsentation der autobiographischen Stimuli im Rahmen eines Blockdesigns im Gegensatz zu Maguires Event-related Design verstärkt worden sein. Um diese Vermutung zu belegen, wäre ein unmittelbarer Vergleich der beiden Studiendesigns aussagekräftig. Spezifität, Einzigartigkeit und Detailreichtum der autobiographischen Erinnerungen bzw. der Unterschied zwischen episodischen und autobiographischen Gedächtnisanteilen (Gilboa, 2004a; Burianova und Grady, 2007; Cabeza und St Jacques, 2007; Piolino et al., 2007b) können zumindest nicht die unterschiedliche Involviertheit lateraler und medialer Anteile des PFC in der Studie von Maguire et al. (2001b) und der vorliegenden Studie erklären. Diese Autoren haben ebenfalls spezifische, emotionale Ereignisse der Autobiographie verwendet. Dies zeigt sich auch durch die Differenzierung von autobiographischen Fakten und autobiographischen Erinnerungen innerhalb ihrer Studie. Hingegen wurden bei Piolino et al. (2004) zwar spezifische Ereignisse verwendet, jedoch nicht individuelle Ereignisse, sondern es wurden dieselben Keysätze für alle Teilnehmer präsentiert, so dass hier die geringere Einzigartigkeit oder Besonderheit der Ereignisse eher die laterale Aktivierung erklären könnte. Im Gegensatz dazu zeigt die vorliegende Studie mediale Aktivität. Insgesamt umfasst das Kollektiv der zitierten Studien von Maguire und Piolino wenige Probanden (sechs und sieben).

Weitere Befunde bisheriger Forschungsarbeiten haben darüber hinaus den Unterschied lateraler und medialer PFC Aktivität durch die Valenz der Ereignisse erklärt und belegt, dass der MPFC besonders bei emotionalem Gedächtnisabruf bedeutsam ist. Markowitsch et al. (2003c) konnten beispielsweise bei 30-jährigen Probanden während trauriger und glücklicher Erinnerungen eine MPFC Beteiligung feststellen, wobei glückliche Erlebnisse besonders stark mit medialen und traurige mehr mit lateralen Anteilen verbunden waren. Die stärkere Beteiligung des medialen Anteiles bei positiven im Vergleich zu negativen autobiographischen Erlebnissen konnten auch Piefke et al. (2003) bei 26-jährigen gesunden Probanden bestätigen. Interessanterweise war die entsprechende Koordinate des MPFC (6, 56, -12) sehr ähnlich zu der hier gefundenen Koordinate bei jungen Erwachsenen (6, 54, -6). Im Gegensatz dazu fanden andere Autoren (Marci, Glick, Loh & Dougherty, 2007) eine gesteigerte Aktivität im medialen PFC, wenn autobiographische Erinnerungen abgerufen wurden, die bei den Probanden mit Ärger verbunden waren. Die Valenzausprägung in den verschiedenen Studien kann somit nicht einheitlich die Unterteilung in laterale und mediale Teile unterstreichen. In den genannten Studien (Piefke et al., 2003; Markowitsch et al.,

2003c; Marci et al., 2007) wurde zwar das autobiographische Gedächtnis untersucht, jedoch nicht das semantische, so dass nicht nachvollziehbar ist, ob der MPFC auch spezifisch für den emotionalen autobiographischen Gedächtnisabruf verantwortlich war. Die in der vorliegenden Arbeit festgestellte MPFC-Aktivierung verdeutlicht, dass dieses Areal beim Abruf **rezipienter** positiver **und** negativer autobiographischer Erlebnisse involviert ist, da beide Arten von Stimuli (positiv und negativ) integriert wurden. Jedoch kann dadurch, dass die Valenz ausbalanciert und nicht als Faktor mit untersucht wurde, nicht ausgesagt werden, inwiefern der MPFC bei positiven und negativen Erinnerungen differentiell aktiviert ist.

Neben der Beteiligung des MPFC bei emotionalen Gedächtnisprozessen spielt diese Gehirnregion eine wichtige Rolle bei der allgemeinen Emotionsverarbeitung. In einem Review von über 55 Studien (Phan et al., 2002) schlussfolgerten die Autoren, dass in mehr als 50% der analysierten Studien der MPFC (mit Einbezug des in der vorliegenden Studie gefundenen Areals) bei verschiedenen Arten von Emotionen (z.B. Glück, Trauer, Furcht) involviert war und sowohl unabhängig von Emotionseigenschaften (z.B. positiv oder negativ) als auch von der Untersuchungsmethode war. Es existiert eine weitere interessante Studie, in der das Einnehmen einer bestimmten Perspektive (*perspective taking*) mit der Emotionsverarbeitung kombiniert untersucht wurde (Hynes et al., 2006). Die Versuchspersonen sollten in drei Szenarios verschiedene Perspektiven einnehmen: Entweder sollten sie die Gedanken (*cognitive perspective*) oder Gefühle (*emotional perspective*) anderer fokussieren oder den Fokus auf Details einer Geschichte (*neutral condition*) richten. Die Autoren fanden eine signifikant höhere mediale präfrontale Cortexaktivität in der emotionalen Bedingung im Vergleich zu den anderen beiden Kategorien und schlussfolgerten, dass der MPFC eine wichtige Rolle in der Emotionsverarbeitung einnimmt. Damit in Einklang stehen auch Arbeiten, die eine Beteiligung des MPFC bei Empathieprozessen beschrieben haben (Shamay-Tsoory, Tomer, Goldsher, Berger & Aharon-Peretz, 2004; Stuss und Anderson, 2004; Seitz, Nickel & Azari, 2006). Weiterhin wichtig im Rahmen der Diskussion um die Rolle des MPFC bei der Emotionsverarbeitung sind die Arbeiten von Damasio und Kollegen (Damasio, 1996; Bechara et al., 2000). Basierend auf ihrer Somatischen-Marker-Hypothese (Damasio, Tranel & Damasio, 1991; Damasio, 1996) nehmen die Autoren an, dass Menschen vor allem aufgrund von emotionalen Aspekten der jeweiligen Situation Entscheidungen treffen. Einen wichtigen Beleg für ihre Hypothese liefern Patienten mit ventromedialen, präfrontalen Cortexläsionen, bei denen die Autoren

ein Defizit im Wiedererleben von Emotionen aus vergangenen emotionalen Ereignissen feststellten (vgl. auch Hornak et al., 2003; Shamay-Tsoory et al., 2004). Die Fähigkeit des (emotionalen) Wiedererlebens eines zuvor erlebten Ereignisses stellt einen sehr zentralen Aspekt im Abruf autobiographischer Erlebnisse dar (Wheeler et al., 1997; Tulving, 2002), denn Patienten, die ihre eigenen emotionalen Erinnerungen nicht wieder erfahren können, misslingt das Zurückgreifen auf ihre Vergangenheit, wenngleich sie im Abruf biographischer Fakten (Geburtsdatum, Wohnort) und Allgemeinwissen nicht beeinträchtigt sind.

Auch wenn der MPFC eine wichtige Rolle in der allgemeinen Emotionsverarbeitung spielt, kann dies nicht vollständig die in der vorliegenden Studie gefundene, spezifische Aktivierung beim Abruf rezenter autobiographischer Ereignisse erklären. Anhand der Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit in Verbindung mit den fMRT-Daten lässt sich festhalten, dass die neuronale Aktivität nicht maßgeblich beeinflusst wurde, obwohl es Unterschiede in den Bewertungen der persönlichen Bedeutsamkeit autobiographischer und semantischer Gedächtnisinhalte gab und die autobiographischen Erinnerungen emotionaler bewertet wurden. Dies konnte durch die Ancova-Analyse belegt werden. Darüber hinaus existierte ein differentieller Anstieg im MPFC bei rezenten autobiographischen, aber nicht semantischen Erinnerungen, was sich in der Interaktion Gedächtnisart und Zeit zeigte (vgl. Abb. 25 und 34). Ein derartiger differentieller Anstieg lag bei den Ratings der emotionalen Bedeutsamkeit jedoch für beide Gedächtnisarten nicht vor (vgl. Abb. 27, 28, 35, 36).

Wichtig ist bei der Diskussion um die Spezifität des MPFC für den rezenten autobiographischen Gedächtnisabruf auch die Tatsache, dass einige semantische Ereignisse (z.B. „Flugzeugunglück“ oder „Tod von Lady Diana“) als Blitzlichterinnerungen (*flashbulb memories*) erinnert werden, d.h. emotionale bewegende Weltereignisse werden lebhaft und in Bezug auf die Umstände, in denen man sich befand, erinnert (Brown und Kulik, 1977). Somit wären derartige semantische Ereignisse eher den autobiographischen ähnlich. Allerdings belegen die gefundenen neuronalen Unterschiede zwischen autobiographischen und semantischen Ereignissen sowie die Unterschiede im Abruferfolg und den emotionalen Bedeutsamkeitsratings, dass die autobiographischen und semantischen Ereignisse in der vorliegenden Studie zu zwei verschiedenen Gedächtnissystemen gehörten. Zudem hat die Ancova-Analyse in Gruppe 1 bestätigt, dass der Abruferfolg die neuronalen Daten nicht signifikant verändert, so dass der Abruferfolg die differentiellen Aktivierungen zwischen dem autobiographischen und semantischen Abruf nicht erklären kann. Darüber hinaus wies die

Interaktion der Abrufparameter im Vergleich zur Interaktion der MPFC-Aktivität in Gruppe 1 ein gegenläufiges Ergebnis auf: Beim Abruferfolg war die Interaktion zwischen Zeit und Gedächtnisart durch eine Zunahme im semantischen Gedächtnis gekennzeichnet, während die Zunahme des MPFC auf neuronaler Ebene durch das autobiographische Gedächtnis begründet war. Bei Gruppe 2 gab es in Bezug auf den Abruferfolg keine Interaktion zwischen Gedächtnisart und Zeit, aber auch hier konnte anders als bei den neuronalen Daten ein Anstieg des Abruferfolgs von der Kindheit bis zur rezenten Lebensphase zugunsten der semantischen Ereignisse und nicht der autobiographischen Ereignisse beobachtet werden, wengleich die Signifikanz nicht erreicht wurde. Daher ist die Interaktion der neuronalen Aktivität im MPFC nicht durch die Abrufparameter oder emotionale Bedeutsamkeit erklärbar.

Ein möglicher Einflussfaktor auf die differentielle MPFC-Aktivität beim Abruf autobiographischer rezenter Erinnerungen könnte auch in der Stimuluslänge gesehen werden. Emotionale Erinnerungen rezenterer Lebensphasen könnten unter Umständen während der relativ kurzen Abrufzeit (4,5 Sekunden) schneller und vollständiger abgerufen worden sein als weiter zurückliegende Erinnerungen oder semantische Ereignisse. Insgesamt variiert in den existierenden Studien die Präsentationszeit der Stimuli sehr. Einige Studien berichten von kurzen Abrufzeiten: 4 Sekunden (Burianova und Grady, 2007); 4,3 Sekunden (Piefke et al., 2003); 6 Sekunden (Addis et al., 2004b); 5 Sekunden (Markowitsch et al., 2003c); 180 Millisekunden (Wiggs et al., 1999) und die mittlere Stimuluspräsentationslänge beträgt 5 Sekunden (Conway, Pleydell-Pearce, Whitecross & Sharpe, 2003). Die Dauer des dargebotenen Ereignisses in der vorliegenden Studie entspricht diesen Studien. Andererseits liegen auch Befunde aus Studien vor, die eine längere Präsentationsdauer verwendeten: 9-15 Sekunden (Robinson, 1976); 9 Sekunden (Rekkas et al., 2005b) oder 30 Sekunden (Svoboda und Levine, 2009). Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Zeit für das Abrufen des jeweiligen Ereignisses sich von der Dauer der Darbietung unterscheiden kann. Da aber in der vorliegenden Arbeit der Abruferfolg für die autobiographischen Erinnerungen für alle vier Lebensphasen sowohl in Gruppe 1 als auch in Gruppe 2 sehr ähnlich war (vgl. Kap. III 3.1.3 und 3.2.3), deutet dies darauf hin, dass die Stimuluslänge keinen signifikanten Einfluss auf den Abruferfolg bei rezenten versus weiter zurückliegenden Ereignissen hat.

Neben der Bedeutung des MPFC bei emotionalen Gedächtnisprozessen und bei der allgemeinen Emotionsverarbeitung spielt auch seine Funktion bei zeitlichen Prozessen eine

Rolle. In einer Arbeit von Damasio Gruppe wurde herausgestellt, dass der ventromediale Cortex wesentlich für die zeitliche Einordnung autobiographischer Erinnerungen ist (Tranel und Jones, 2006). Die Autoren fanden bei Patienten mit ventromedialen Läsionen heraus, dass diese im Vergleich zu Patienten mit Läsionen im medialen Temporallappen oder auch anderen Schädigungen ein besonderes Defizit bei der zeitlichen Einordnung von eigenen Erinnerungen aufwiesen, wobei sie die Ereignisse um ca. fünf Jahre verschätzten. Die Ergebnisse der Autoren machen eine Dissoziation zwischen dem Abruf des Inhaltes (*knowing what*) und der zeitlichen Einordnung (*knowing when*) von autobiographischen Erlebnissen sichtbar. Die in der vorliegenden Arbeit gefundene zeitabhängige Modulation des MPFC unterstützt die Hypothese der Autoren, die dem MPFC eine zentrale Rolle in der Verarbeitung der Zeitkomponente autobiographischer Erlebnisse beimisst. Der MPFC spiegelt die Fähigkeit wieder, zu wissen, wann sich etwas ereignet hat und leistet damit einen wichtigen Beitrag in der ‚mentalen Zeitreise‘ (*mental time travelling*), die, vor allem geprägt durch Tulvings Definition (Tulving, 1972, 2002, 2005), ein essentielles Merkmal des autobiographischen Gedächtnisses darstellt. In einer aktuellen Studie (Botzung, Denkova & Manning, 2008) wurde die Bedeutung des medialen PFC für die mentale Zeitreise verdeutlicht. Die Autoren fanden beim Vergleich von vergangenen und zukünftigen Ereignissen (erlebte Ereignisse der letzten Woche versus geplante Ereignisse in der kommenden Woche) eine MPFC-Aktivität, die für bereits Erlebtes zusätzlich stärker ausgeprägt war. Auch diese Studie zeigt, dass der MPFC eine wichtige Funktion für die Fähigkeit innehat, mental in der Vergangenheit zu navigieren, um Erlebtes abzurufen, aber auch gleichzeitig zukünftiges Erleben vorzubereiten. Die Rolle des MPFC bei der zeitlichen Einordnung von Erinnerung bestätigt auch die Studie von Nyberg et al. (1996), in der bei einer episodischen Gedächtnisaufgabe (Enkodierung und Abruf von Wörtern) herausgestellt wurde, dass der Abruf zeitlicher Komponenten erhöhte Aktivität in medialen frontalen Regionen aufweist. Diese Daten stehen gemeinsam mit dem spezifischen Befund der MPFC-Aktivität in der vorliegenden Arbeit in Einklang mit der klinischen Beobachtung, dass Patienten mit Schädigungen im frontalen Cortex mit Ausdehnung in den medialen Bereich eine Beeinträchtigung im Gedächtnis für zeitliche Aspekte aufweisen (McAndrews und Milner, 1991). Die Autoren fanden zusätzlich heraus, dass die zeitliche Einordnung bei frontal lädierten Patienten vor allem dann defizitär war, wenn mit dem jeweiligen Wort keine Handlungsanweisung präsentiert wurde (Bsp: Wort mit Handlungsanweisung: ‚Spiegel-

schau hinein'; Wort per se ohne Handlungsanweisung: Stuhl). D.h. die Handlungskomponente war ein besserer Erinnerungstrigger als die rein visuelle Betrachtungskomponente. Übertragen auf die vorliegenden Daten könnte folglich beim Vergleich des autobiographischen und semantischen Gedächtnisses der Einfluss einer aktiveren Handlungskomponente beim Wiedererleben eigener Erfahrungen die Unterscheidung von beiden Gedächtnissystemen im MPFC mitbegründen. Dieser Effekt könnte insbesondere bei rezenten Erinnerungen akzentuiert sein, da die Erinnerung an erst kürzlich zurückliegende Ereignisse insbesondere junge Probanden besonders aktiv ins ursprüngliche Geschehen zurückversetzt haben könnte. Dies würde bedeuten, dass der Kontrast zwischen aktivem Handlungserleben bei autobiographischen Erinnerungen und eher visueller Vorstellung beim semantischen Ereignisabruf durch den MPFC gesteuert werden könnte.

Neben den bisher beschriebenen Studien zur zeitlichen Funktion des MPFC berichten Eustache et al. (2004) von einer differentiellen Aktivierung des präfrontalen Cortex in Abhängigkeit vom Alter der Erinnerungen. Die Autoren konnten bei Alzheimerpatienten feststellen, dass diese Patienten beim Abruf von rezenten autobiographischen Erinnerungen den rechten PFC aktivierten, während der Abruf von älteren Erinnerungen eine linkshemisphärische Aktivierung mit sich zog. Die Autoren interpretierten die linkshemisphärische Beteiligung des PFC bei weiter zurückliegenden Erinnerungen mit einer stärkeren Semantisierung und erklären dadurch den intakten Abruf von älteren Erinnerungen bei gleichzeitigem Defizit im Abruf rezenter Erinnerungen bei Alzheimerpatienten mit frontalen Dysfunktionen. Des Weiteren fanden auch Cabeza et al. (2000) bei jüngeren Erwachsenen (24-Jährige) im Vergleich zu älteren Erwachsenen (68-Jährige) bei der zeitlichen Einordnung von Wortlisten eine stärkere rechte PFC Aktivität. In der Interaktionsberechnung der vorliegenden Studie zeigte sich eine bilaterale Aktivierung des MPFC mit stärkerer rechtshemisphärischer Ausprägung bei den in der vorliegenden Studie untersuchten gesunden, jungen Erwachsenen. Dies könnte dafür sprechen, dass im jungen Alter und bei intaktem PFC, eine stärker emotionale Komponente überwiegt, die vielleicht mit fortgeschrittenem Alter zunehmend semantisiert wird. Um diese Idee wissenschaftlich zu verfolgen, wäre es von Bedeutung, gesunde, ältere Erwachsene mit demselben Design zu untersuchen und zu betrachten, inwiefern die MPFC-Aktivität bei älteren Menschen beim Abruf rezenter Erinnerungen beteiligt ist. Wenn eine Semantisierung

autobiographischer Erinnerungen auch im normalen Prozess des Alterns neuronal nachzuweisen wäre, dann wäre eher mit einer Abnahme der MPFC-Aktivität bzw. geringerer differentieller Aktivität zu rechnen. Die vorläufigen Ergebnisse an ca. 70-jährigen Erwachsenen, die im Rahmen des interdisziplinären Projektes von der Kollegin Anna Schwab erhoben wurden, deuten auf eine fehlende Spezifität des MPFC für rezente autobiographische Ereignisse in diesen Altersgruppen hin. Die Gruppe der Adoleszenten zeigt in der Interaktionsberechnung hingegen eine stärkere Ausdehnung in die linke als in die rechte Hemisphäre. Scheinbar erfolgt in der Übergangsphase von der Adoleszenz zum jungen Erwachsenenalter eine Verschiebung der MPFC-Aktivität in die rechte Hemisphäre, was sicherlich durch die Zunahme der Bedeutsamkeit der eigenen Biographie und die stärkere Ausprägung des Selbstkonzepts erklärt werden kann. Im Alter wird die Hemisphärenverteilung für rezente Erinnerungen dann wieder umgedreht, weil womöglich die Bedeutsamkeit des letzten Jahres im Kontext des bisherigen Lebens eine ganz andere und viel geringere darstellt als für die jungen Erwachsenen.

Schließlich beleuchten auch Krueger et al. (2007) durch ihre Studie zur zeitlichen Einteilung von Alltagsereignissen mit unterschiedlicher Frequenz, dass der MPFC (3, 54, -5) bei der Verarbeitung von Ereignissequenzen beteiligt ist und durch die Frequenz der Ereignisse moduliert wird. Dies bestätigt wiederum die differentielle und spezifische Rolle des MPFC bei der Verarbeitung zeitlicher Komponenten.

Ferner lässt sich die MPFC-Aktivität beim Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen über die zeitlichen und emotionalen Aspekte hinausgehend ebenfalls aufgrund von selbstbezogenen Prozessen erklären, da der MPFC hierin von Bedeutung ist (Macrae et al., 2004; Northoff et al., 2006). In der Kindheit und Adoleszenz entwickelt sich das Selbstkonzept durch Erfahrungen und Wahrnehmungen. Insbesondere ab dem 18. Lebensjahr prägen emotional bedeutsame Lebensereignisse die Entwicklung des Selbstkonzepts, das im Laufe des frühen Erwachsenenalters stabiler wird (Kagan, 1982; Miller et al., 2001a; Zeman, 2001). Der Beitrag des MPFC bei selbstbezogenen Prozessen ist von Wichtigkeit, da die Reflektion und das Bewusstsein über sich selbst ein bedeutsames Merkmal autobiographischen Erinnerns ist (Wheeler et al., 1997; Wheeler, 2000; Tulving, 2005). In einem aktuellen Review über die Funktion des MPFC bei sozialen Kognitionsprozessen (Amodio und Frith, 2006) zeigten die Autoren, dass der anteriore, rostrale Teil des MPFC bei verschiedenen Aufgaben, wie Wissen über sich selbst (*Self-*

knowledge), Wahrnehmung von Personen (*person perception*) und mentalen Prozessen (*mentalizing*) involviert ist. Weitere bildgebende Forschungsarbeiten haben dargelegt, dass selbstbezogene Verarbeitungsprozesse mit einer neuronalen Aktivität in den so genannten *cortical midline structures* (CMS) einhergehen [vgl. auch Diskussion um *Default mode* (Aktivitätsmodus des Gehirns während der Ruhephase, d.h. während keine bestimmte Aufgabe bearbeitet wird); (Raichle et al., 2001; Fransson, 2006; Beer, 2007)]. Da autobiographische Erinnerungen einen großen Selbstbezug aufweisen, unterstützt die in der vorliegenden Arbeit gefundene Aktivierung des MPFC als Teil der CMS den Beitrag der CMS bei selbstbezogenen Prozessen. Dies wird auch dadurch besiegelt, dass die MPFC-Aktivierung innerhalb des medial präfrontalen Clusters liegt, das von Northoff et al. (2006) in ihrem Review als zentral für die Verarbeitung von selbstbezogenen Prozessen beschrieben wurde. In der vorliegenden Arbeit konnte für die Gruppe der jungen Erwachsenen gezeigt werden, dass der MPFC nicht nur während des autobiographischen Gedächtnisabrufs involviert war, sondern auch während der Baseline-Bedingung (vgl. Abb. 26). Dieser Befund stimmt mit der Idee überein, dass der Abruf autobiographischer Inhalte zum Teil ein ähnliches Netzwerk aktiviert wie die Baseline Bedingung (Spreng, Mar & Kim, 2008). Der MPFC unterstützt dabei die selbstbezogene Verarbeitung, die sowohl beim autobiographischen Abruf als auch beim *Default mode* des Gehirns eine Rolle spielt (Beer, 2007).

Darüber hinaus sind die Befunde des Photo-Paradigmas von Cabeza et al. (2004) von Bedeutung. Selbst gemachte Fotos (selbstbezogene Bedingung) aktivierten im Vergleich zu Photos, die von anderen Personen gemacht wurden, signifikant den MPFC, obwohl die Photos dieselbe Umgebung beleuchteten. Damit übereinstimmend sind aktuelle Ergebnisse, die vor allem den Selbst- und Realitätsbezug von autobiographischen Ereignissen differenziert untersuchten (Summerfield et al., 2009). Die Autoren fanden eine stärkere Aktivierung im rechten MPFC und bilateralen RSC für selbstbezogene und real erlebte Erinnerungen. Da es sich bei den semantischen Ereignissen der vorliegenden Studie nicht um selbstbezogene Erlebnisse handelt und diese auch nicht selbst erlebt wurden, sondern eher durch Medien aufgenommen wurden, kann in Anlehnung an die Studie von Summerfield erklärt werden, warum der MPFC nicht aktiviert wurde. Reales Erleben und Selbstbezug scheinen demnach eine wichtige Komponente für die MPFC-Beteiligung zu sein. Außerdem legten Moran, Macrae, Heatherton, Wyland & Kelley (2006) in ihrer Untersuchung die

Bedeutung des MPFC bei selbstbezogenen Charaktereigenschaften dar. Dabei stellten die Autoren einen linearen Anstieg der MPFC-Aktivität fest, wenn es sich um die Beurteilungen selbstbezogener Charaktereigenschaften handelte. Die Valenz der Charaktermerkmale (positiv/negativ) spielte keine Rolle.

Des Weiteren konnte in bildgebenden Studien zur Perspektiveinnahme herausgefunden werden, dass der MPFC bei Aufgaben involviert ist, die in der Ich-Perspektive (*first person perspective*) bearbeitet werden. Die Probanden betrachten bei derartigen Experimenten in der Regel Objekte oder lösen Aufgaben aus der Ich-Perspektive. Im Vergleich zur Betrachtung derselben Objekte aus dritter Perspektive, d.h. einer Beobachterperspektive, ist bei der Ich-Perspektive der MPFC stärker aktiviert und umfasst das Areal der vorliegenden Studie (Vogelely et al., 2001; Vogelely et al., 2004). Die Tatsache einer stärkeren MPFC-Beteiligung bei der Einnahme der Ich-Perspektive unterstützt die oben dargestellte Idee, dass die stärkere Handlungskomponente bei autobiographischen rezenten Ereignissen im Vergleich zu semantischen Ereignissen die spezifische MPFC-Aktivierung ebenfalls beeinflusst haben könnte. Damit entspricht sie den Befunden von McAndrews und Milner (1991) bei Patienten mit frontalen Dysfunktionen. Semantische Ereignisse werden eher von außen betrachtet, d.h. aus der dritten oder Beobachterperspektive heraus, während bei autobiographischen Geschehnissen vielmehr der Blick aus der eigenen und damit der Ich-Perspektive dominiert.

Schließlich untersuchten Skowronski, Walker & Betz (Skowronski, Walker & Betz, 2003) inwiefern selbstbezogene Reflektion und zeitliche Aspekte (mentale Zeitreise) miteinander interagieren. Die Autoren testeten Versuchspersonen in ihrer Fähigkeit, persönliche Erlebnisse und Erlebnisse von vertrauten Personen zeitlich zu ordnen. Die gesunden Probanden zeigten beim Einordnen rezenter, persönlicher Erinnerungen die beste Leistung. Ihre Leistung war dabei weder abhängig von emotionaler Intensität, Annehmlichkeit, noch von persönlichen Charaktereigenschaften. Der Zeitpunkt des autobiographischen Events war das wichtigste Kriterium für eine gute Testleistung. Die Autoren stellten die Vermutung an, dass das Selbstkonzept als eine Art ‚Werkzeug‘ für die zeitliche Einordnung von autobiographischen Erinnerungen fungieren könnte. War das aktuelle Selbst dem Selbstkonzept des einzuordnenden, vergangenen Ereignisses ähnlich, wurde das Ereignis als rezent eingeschätzt. Des Weiteren trug die Ähnlichkeit zwischen aktuellem und vergangenem Selbstkonzept sehr zur Exaktheit der zeitlichen Einordnung autobiographischer

Ereignisse bei. Diese Interaktion zwischen mentaler Zeitreise und selbstbezogener Reflektion könnte auch in der vorliegenden Studie zur beobachteten zeitabhängigen Aktivierung des MPFC beigetragen haben. Die jungen Probandinnen könnten besonders zwischen Erlebnissen des letzten Lebensjahres und ihrem aktuellen Selbstkonzept eine starke Kongruenz verspürt haben. Diese Affinität des Selbstkonzepts ist ein Merkmal rezenter, nicht aber weiter zurückliegender autobiographischer Ereignisse.

Abschließend lässt sich festhalten, dass Selbstbezogenheit und Ich-Perspektive wichtige Aspekte des autobiographischen Erinnerungsabrufs darstellen, die im MPFC verankert sind und die das Konzept von (Wheeler et al., 1997; Tulving, 2002) bestätigen, welches das autooetische Bewusstsein als einzigartiges Merkmal des autobiographischen Gedächtnis sieht und frontalen Regionen des Gehirns zuschreibt. Die vorliegenden Ergebnisse deuten darauf hin, dass der MPFC die zentrale Struktur für den Abruf autobiographischer Erinnerungen bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen darstellt, weil diese Gehirnregion beim bewussten Wiedererleben (*conscious re-experience*) unserer persönlichen Vergangenheit involviert ist und viel mehr das Zusammenspiel von emotionalen, selbstbezogenen und Zeitverarbeitungsprozessen widerspiegelt als einer der kognitiven Prozesse per se. Die spezifische MPFC-Aktivität trägt damit wesentlich zum Verständnis bei, wie Emotionen, selbstbezogene Prozesse, zeitliche Aspekte und das autobiographische Gedächtnis miteinander verbunden sein können.

Nach der Diskussion um die spezifische Funktion des MPFC bei rezenten autobiographischen Erinnerungen wird im Folgenden kurz auf die Entwicklung der Spezifität dieser Struktur von der Adoleszenz zum jungen Erwachsenenalter eingegangen, da die Beteiligung des MPFC in beiden Untersuchungsgruppen vorhanden war, jedoch auf unterschiedlichen Signifikanzniveaus.

Zeitabhängige MPFC-Aktivität bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen

Beim Vergleich von rezenten und frühen Kindheitserfahrungen, unabhängig von der Gedächtnisart (P4>P1; vgl. Tab. 8 und 12), fand sich in der Gruppe der Adoleszenten auf Voxelebene eine Signifikanz im MPFC, während die Gruppe der jungen Erwachsenen v.a. eine signifikante retrospleniale Cortex Aktivität zeigte. Der MPFC war bei dieser Gruppe lediglich auf dem weniger konservativen FDR-Signifikanzniveau von $p < .05$ aktiviert. Bei der Überprüfung der Zeitaktivierung auf Gedächtnisebene (P4AM>P1AM und P4SM>P1SM) und

IV Diskussion

insbesondere durch die Interaktionsberechnung von Gedächtnisart und Zeit fand sich, anders als in Gruppe 1, bei den Adoleszenten für autobiographische rezente Erinnerungen keine MPFC-Aktivität auf dem Bonferroni-korrigierten Signifikanzniveau, sondern auf dem weniger konservativen FDR-Level. Bei 21-Jährigen und 16-Jährigen konnten folglich Unterschiede in der Aktivierung des MPFC festgestellt werden: Bei den jungen Erwachsenen war der MPFC sehr spezifisch und stark aktiv für persönliche Erinnerungen des letzten Lebensjahres, hingegen nicht bei semantischen Ereignissen, was dafür spricht, dass Ich-bezogenes und Faktenwissen von einander getrennt verarbeitet wurden. Die 21-Jährigen hatten den Übergang von Schule zur Universität und die Ablösung vom Elternhaus erlebt, d.h. eine besonders bedeutsame und prägende Phase erlebt, die dementsprechend sehr emotional und selbstbezogen verarbeitet wurde. Dementsprechend stark und spezifisch reagierte der MPFC auf diese neue Phase der Identitätsbildung. Wenngleich bei den Adoleszenten auch bedeutsame und viele Ereignisse abgerufen wurden, war das letzte Lebensjahr, d.h. die Zeit vom 15. bis zum 16. Lebensjahr nicht mit derartig großen Veränderungen versehen wie bei den 21-Jährigen. Bei den 16-Jährigen standen eher prospektiv verändernde Ereignisse bevor, wie z.B. der Übergang in die Oberstufe. Botzung et al. (2008) haben in diesem Zusammenhang einen interessanten Befund zur Verarbeitung vergangener und zukünftiger Erlebnisse herausgearbeitet. Trotz eines gemeinsamen Netzwerks von MPFC und Hippocampus für die mentale Reise in beiden Zeitebenen, zeigte sich eine stärkere MPFC-Beteiligung für vergangene im Vergleich zu zukünftigen autobiographischen Ereignissen. Auch wenn es sich bei den Ereignissen der rezenten Lebensphase auch bei den Adoleszenten um ähnlich emotionale Erlebnisse wie in der Gruppe junger Erwachsene handelte, was durch die sehr ähnlichen Ratingwerte zur emotionalen Bedeutsamkeit gesichert scheint, könnte die stärkere MPFC-Aktivität bei den jungen Erwachsenen für eine stärkere Fokussierung auf die Erlebnisse des letzten Lebensjahres stehen, da diese einen neuen Lebensabschnitt kennzeichneten.

Bei Adoleszenten scheint der MPFC noch nicht derartig differentiell und spezifisch für das autobiographische Gedächtnis zu sein, wie bei der Gruppe der jungen Erwachsenen. Die Spezifität des MPFC scheint sich erst im Laufe der Zeit zu entwickeln, daher findet man bei jüngeren Probandinnen im Alter von 16 Jahren lediglich auf weniger konservativem Signifikanzniveau eine Aktivierung. Mit 16 Jahren beginnt man, sich auch mit politischem Wissen und dem Weltgeschehen auseinander zu setzen. Wenn man dazu parallel den

Identitätsfindungsprozess auf der autobiographischen Seite sieht, dann scheint es logisch zu sein, dass man die für emotionale Bereiche bedeutsamere Struktur erst im Laufe der Zeit entwickelt und dass daher neuronale, zeitlich modulierte Gehirnstrukturen noch nicht derartig spezifisch sind wie bei 21-Jährigen. Zudem kann die weniger starke MPFC-Aktivierung bei Adoleszenten auch durch Hirnreifungsprozesse erklärt werden, die über das 16. Lebensjahr gerade im Bereich des PFC noch Entwicklungen zeigen (Klingberg et al., 1999; Segalowitz und Davies, 2004; Gogtay et al., 2006).

Des Weiteren war in Gruppe 1 eine stärkere rechtslateralisierte MPFC-Aktivität (vgl. Abb. 25 Interaktion) zu beobachten, wenngleich bilateral eine Signifikanz auf korrigiertem Voxelniveau gegeben war. Hingegen war in der Gruppe der Adoleszenten die Aktivität (auf dem weniger strengen Signifikanzniveau) linksseitig stärker ausgeprägt. Gemäß der Einteilung von Amodio und Frith (2006) befindet sich die rechte Interaktionskoordinate des MPFC (6 54 -6) der jungen Erwachsenengruppe unterhalb der Nulllinie im orbitomedialen frontalen Cortex, die linke Koordinate (-6 44 32) breitet sich in den anterior rostralen MFC aus (vgl. Abb. 37). In letzterem Areal erfolgt laut Autoren mehr selbstbezogene und mehr emotionale Verarbeitung. Die Gruppe der Adoleszenten hingegen weist beidseitige Koordinaten unterhalb der Nulllinie auf (6 40 -4; -2 34 -4). Dieser Bereich spielt nach Amodio und Frith eine wichtigere Rolle beim Durchdenken und Überwachen des Ergebnisses von Handlungen (*outcome monitoring*). In Abb. 37 sind die Positionierungen der MPFC-Aktivität der Interaktionsberechnung für das autobiographische Gedächtnis beider Gruppen eingetragen (vgl. gelbe und grüne Markierungen). Die MNI-Koordinaten wurden dabei in Talairach-Koordinaten umgerechnet, damit eine exakte Lokalisierung erfolgen konnte (Gruppe 1: 6 54 -6 ist im Talairach 5 48 -7; -6 44 32 ist -6 43 29; Gruppe 2: 6 40 -4 ist im Talairach 5 35 -3; -2 34 -4 ist im Talairach -2 30 -2).

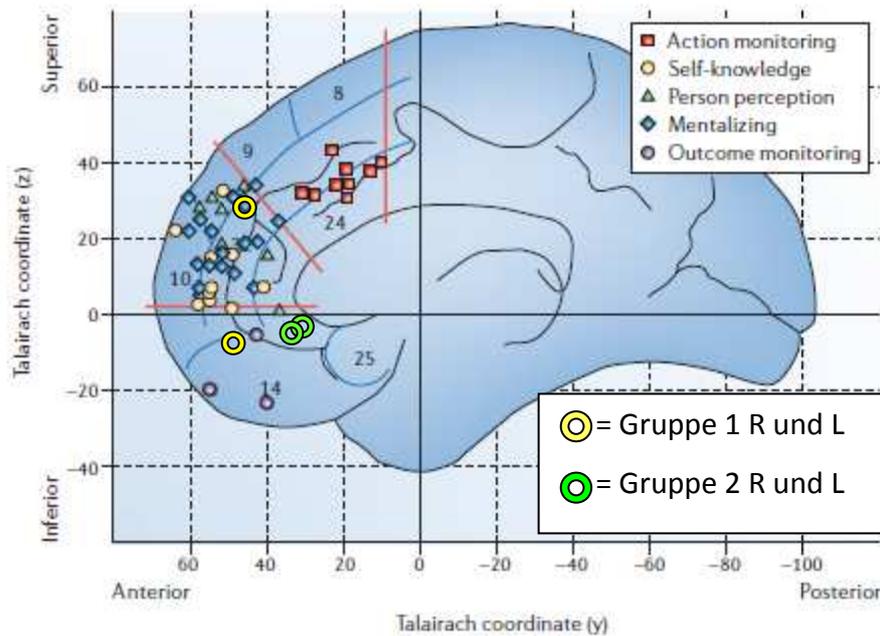
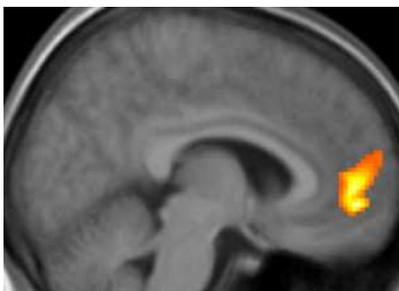
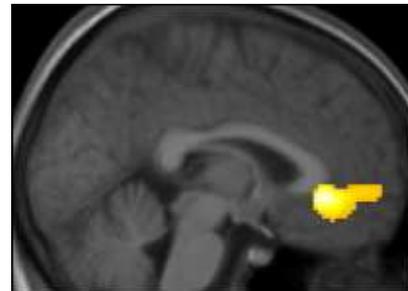


Abb. 37: Medial präfrontaler Cortex und soziale Kognition (modifiziert nach Amodio und Frith, 2006
Abbildungserlaubnis erteilt durch Nature Publishing Group)

Die Abbildung 38 stellt die Lokalisation der MPFC-Koordinaten beider Gruppen gegenüber.



Gruppe 1



Gruppe 2

Abb. 38: Bildliche Darstellung der MPFC-Aktivität in Gruppe 1 und 2, die durch die Interaktion von Zeit und Gedächtnisart errechnet wurde. Zu beachten ist, dass in Gruppe 2 die Aktivierung nur auf einem niedrigeren Signifikanzniveau von $FDR < 0.05$ und nicht auf korrigiertem, Bonferroni Niveau bestand.

Gemäß den Ergebnissen der unterschiedlichen Stärke der MPFC-Aktivierung (berechnet durch die Interaktion) könnte die zeitliche Komponente die MPFC-Aktivität stärker triggern als die Gedächtnisart. Der MPFC scheint bei 16-Jährigen noch nicht primär für die Verarbeitung der emotionalen und selbstbezogenen Komponente autobiographischer Erinnerungen spezifisch zu sein, sondern eher für den rezenten Erinnerungsabruf per se. Erst

mit dem Übergang von der Adoleszenz zum jungen Erwachsenenalter verändert sich das Selbstkonzept durch wichtige, emotionale Veränderungen (z.B. Übergang Schule-Universität, Auszug aus dem Elternhaus etc.). Die emotionale Verarbeitung der eigenen Vergangenheit hängt mit der Entwicklung des Selbstkonzeptes und der zunehmenden Identitätsfindung zusammen. Die Spezifität des mittleren Stirnhirns für die eigene Biographie scheint erst im jungen Erwachsenenalter vollständig und spezifisch entwickelt zu sein. In der Pubertät arbeiten Jugendliche daran, sich die Welt selbstständig neu zu erschließen, um ein autonomes Selbst auszubilden. Sie machen neue Erfahrungen, engagieren sich sozial, kulturell oder politisch. Da hier also die Aneignung von neuem Wissen und die Ausbildung eines eigenen Selbst Hand in Hand gehen, vermindert sich auch die Spezifität bei autobiographischen Erinnerungen. Wichtig ist ebenfalls die Integration von Emotionen und Kognitionen innerhalb des PFC. Das könnte bedeuten, dass vielleicht bei Adoleszenten die Integration weniger spezifisch erfolgt und daher eine nicht so starke MPFC-Aktivierung wie bei jungen Erwachsenen beobachtet werden kann (Pessoa, 2008).

Zusammenfassend lässt sich aufgrund der zeitspezifischen Befunde schlussfolgern, dass das autobiographische Gedächtnis im Laufe des Lebens durch emotionale Veränderungen zwischen Adoleszenz und frühem Erwachsenenalter sowohl auf Verhaltens- als auch auf neuronaler Ebene gekennzeichnet ist und die Spezifität des MPFC sich nach und nach für zeitlich differenzierte Lebensphasen entwickelt. Offenbar ist der MPFC der dynamische Organisator autobiographischer Erinnerungen. Er gewinnt erst mit etwa 21 Jahren seine Reife und drückt dann aus, wie stark der emotionale Identitätsbezug von Erinnerungen ist. Er verkörpert eine zeitlich modulierte Abruffunktion beim autobiographischen Erinnern. Im späteren Leben, so zeigen die Ergebnisse der im Rahmen des interdisziplinären Projekts entstandenen zwei Teilstudien an älteren Probanden, ist der MPFC schließlich nicht mehr gleichartig dominant aktiv. Um die beiden Gruppen statistisch miteinander zu vergleichen, müssten zukünftig weitere fMRT-Auswertungsprozesse durchgeführt werden, die einen Gruppenvergleich auf der Basis aller wichtigen Kontraste vorsehen.

Neben dem MPFC modulierte der retrospleniale Cortex über die Zeit und zeigte zwischen rezenter und früher Kindheitsphase signifikante Aktivitätsunterschiede. Darauf wird im Folgenden näher eingegangen.

2.2 RSC beim Abruf rezenter Erinnerungen

Der retrospleniale Cortex spielte in der vorliegenden Studie nicht nur innerhalb des allgemeinen Netzwerks des autobiographischen Abrufes eine Rolle (vgl. Kap IV 1), sondern zeigte darüber hinaus in beiden Untersuchungsgruppen eine stärkere Aktivität beim Abruf rezenter Gedächtnisinhalte. Insgesamt war die zeitmodulierte Beteiligung unabhängig von der Gedächtnisart zu beobachten (vgl. Tab. 8 und 12). Bei den 21-Jährigen konnte die zeitmodulatorische Funktion des RSC durch mehrere Kontrastberechnungen gestützt werden (Anova, $P4 > P1$, $P4AM > P1AM$, $P4SM > P1SM$) und war stärker linkshemisphärisch, aber insgesamt bilateral ausgeprägt. Bei allen Kontrasten bis auf $P4AM > P1AM$ konnte die RSC-Beteiligung auf Bonferroni-korrigiertem Niveau festgestellt werden. Beim Zeitvergleich innerhalb des autobiographischen Gedächtnisses war die Aktivierung deutlich sichtbar, jedoch was sie lediglich auf dem weniger konservativen FDR-Level signifikant. Bei Gruppe 2 konnte die zeitspezifische Modulation des linken RSC beim Kontrast $P4 > P1$, unabhängig vom Gedächtnissystem, auf dem weniger konservativen FDR-Level beobachtet werden. Eine spezifische Aktivität innerhalb des semantischen und autobiographischen Gedächtnissystems konnte hier nicht festgestellt werden. Die Ergebnisse der beiden Gruppen weisen darauf hin, dass der retrospleniale Cortex beim Vergleich der verschiedenen Lebensphasen miteinander keine gedächtnisspezifische Funktion eingenommen hat, sondern vielmehr durch den Zeitfaktor geprägt wurde.

In bisherigen Studien wurde eine zeitlich modulierende Beteiligung des RSC v.a. beim Abruf autobiographischer rezenter Erlebnisse beschrieben (Piefke et al., 2003; Gilboa et al., 2004b; Steinvorth et al., 2006). In den genannten Studien wurden jedoch nicht zeitabhängige Korrelate des autobiographischen **und** semantischen Gedächtnisses untersucht, so dass daraus keine Aussagen bezüglich der zeitmodulierenden Funktion beim semantischen Gedächtnis getroffen werden können. Die vorliegende Studie ist damit die erste Untersuchung, die neben der Beteiligung des RSC bei autobiographischen Gedächtnisprozessen auch eine zeitmodulatorische Funktion des RSC beim semantischen Gedächtnisabruf aufweist.

Eine mögliche Erklärung dafür, dass die RSC-Aktivität stärker durch den Zeit- als den Gedächtnisartfaktor geprägt ist, könnte ein ausgeprägteres visuelles Vorstellungsvermögen für rezente Ereignisse im Vergleich zu weit zurückliegenden Kindheitserinnerungen darstellen. Dadurch, dass in der vorliegenden Studie das rezente Lebensjahr die letzten zwölf

Monate umfasste, handelte es sich um eine noch sehr präsente Lebensphase, die deshalb besonders gut imaginiert und durchlebt werden konnte. Daher ist anzunehmen, dass die Ereignisse des letzten Jahres unabhängig vom Gedächtnissystem vertrauter waren. In der bisherigen Literatur wurde wiederholt gezeigt, dass bekannte oder vertraute Stimuli im Vergleich zu weniger vertrauten eine höhere neuronale Aktivität des retrosplenialen Cortex hervorrufen (Shah et al., 2001; Sugiura et al., 2005). Die Post-fMRT-Bögen zum Abruferfolg liefern einen zusätzlichen Hinweis darauf, dass rezente Ereignisse am besten abgerufen werden konnten, wobei dieser Befund insbesondere im Bereich des semantischen Gedächtnissystems stark ausgeprägt war (vgl. Abb 27 und 35). Um den Einfluss des Abruferfolgs zu überprüfen, wäre eine weitere Ancova Analyse erforderlich, in der die Variable Abruferfolg mit der Aktivierung des RSC im Zusammenhang betrachtet werden kann.

Dass der Bereich des retrosplenialen Cortex allgemein für das visuelle Vorstellen wichtig ist, bestätigen auch Studien zum Precuneus, einer Struktur, die auch the *mind's eye* genannt wird (Fletcher et al., 1995) und innerhalb des retrosplenialen Cortexareals liegt. Eine Studie von Krause et al. (1999) hat eine konsistente Aktivität des Precuneus beim Abruf episodischer Gedächtnisinhalte sowohl für auditive als auch für visuelle Stimuli belegt, was für eine materialunabhängige Verarbeitung dieser Struktur spricht.

Ein weiterer Grund warum der retrospleniale Cortex in den vorliegenden zwei Untersuchungsgruppen unabhängig vom Gedächtnissystem bei rezenten im Vergleich zu Kindheitserinnerungen involviert war, könnte die stärkere Bedeutsamkeit rezenter Ereignisse darstellen. Die Valenzratings zeigen, dass rezente Ereignisse im Vergleich zu den anderen Lebensphasen, unabhängig welcher Natur, besonders bedeutsam eingeschätzt wurden. Diese Einschätzung war vor allem für die Lebensphasen des semantischen Gedächtnisses in Gruppe 1 am eindrucksvollsten, da hier der Unterschied in der emotionalen Bedeutsamkeit zwischen rezenter und Kindheitsphase am deutlichsten sichtbar war, was auch die zusätzliche spezifische Aktivierung für rezente semantische Gedächtnisinhalte in Gruppe 1 beim Kontrast P4SM>P1SM (vgl. Abb. 24) erklären könnte. Ob die stärkere emotionale Bedeutsamkeit jedoch wirklich einen Effekt auf die zeitliche Modulation des RSC hat, müsste ebenfalls mittels Ancova-Analyse mit der Bedeutsamkeit als Kovariate der MRT-Daten überprüft werden. Betrachtet man die Daten von Gilboa et al. (2004b), die sich zwar nicht direkt mit der Bedeutsamkeit, sondern mit der Lebendigkeit von Erinnerungen

beschäftigen, wäre ein signifikanter Einfluss der Bedeutsamkeit eher nicht zu erwarten. Die Autoren fanden eine stärkere Aktivierung des RSC beim Abruf unmittelbarer autobiographischer Erlebnisse im Vergleich zu alten Erinnerungen und konnten zeigen, dass diese unabhängig von der Lebendigkeit (*vividness*) der Erinnerungen auftrat. Sie schlussfolgerten aus ihren Ergebnissen, dass der retrospleniale Cortex unabhängig von der Lebendigkeit und der Gedächtnisart für den rezenten Erinnerungsabruf relevant sei. Die vorliegenden Daten sprechen derzeit für Gilboa et al. (2004b), da der retrospleniale Cortex unabhängig von der Gedächtnisart stärker für rezente als für frühe Kindheitserinnerungen involviert war. Allerdings ist zu erwähnen, dass die Autoren zum Einen keine semantischen Stimuli als Vergleich gewählt haben, daher die Vergleichbarkeit des Einflusses der Zeit und der Lebendigkeit auf beide Systeme nicht gegeben ist, zum Anderen handelte es sich um 50-Jährige Probanden. Ein weiterer wichtiger Unterschied lag in der Präsentationsart der Stimuli: Gilboa et al. verwendeten autobiographische Ereignisse, die sie über Angehörige rekrutierten und präsentierten diese im Scanner visuell, während es sich in der vorliegenden Arbeit um eine auditive Studie mit 16- und 21-Jährigen handelt. Vielleicht könnte der Einfluss der Lebendigkeit bei älteren Erwachsenen weniger bedeutsam für die neuronale Aktivität sein, während er bei jungen Erwachsenen und Adoleszenten eine größere Rolle einnimmt. Zudem könnte durch die visuelle Präsentation mittels Foto der Zugriff auf das Ereignis schneller erfolgt sein und damit die Lebendigkeit ebenfalls schneller und über die Lebensphasen hinweg weniger variierend sein als durch das Hören der Ereignisse. Es existieren im Gegensatz zu Gilboas et al. Befunden (2004b) weitere Studienergebnisse, die belegen, dass der RSC besonder aktiviert ist, wenn episodische Erlebnisse mit Lebendigkeit abgerufen werden (Buckner, Wheeler & Sheridan, 2001; Burgess, Becker, King & O'Keefe, 2001) und daher eher die angestellte Vermutung bestätigen, dass die stärkere Bedeutsamkeit und Lebendigkeit rezenter Ereignisse einen Einfluss auf die Modulation des RSC gehabt haben könnten. Letzlich ist es wichtig zu verstehen, welcher Faktor was beeinflusst, d.h. wirkt sich z.B. die stärkere Bedeutsamkeit oder der Abruferfolg auf das visuelle Imaginieren im Sinne einer stärkeren Visualisierung bedeutsamer Prozesse aus oder gäbe es auch die umgekehrte Kausalität: Beeinflusst besseres Imaginieren die Bedeutsamkeit und den Abruferfolg? Um diese Zusammenhänge exakt prüfen zu können wären zukünftig Studien notwendig, in denen das Design vorsieht, verschiedene Einflussfaktoren analysieren zu können.

Interessanterweise spricht die Aktivierung des RSC bei rezenten autobiographischen und semantischen Erinnerungen in der vorliegenden Studie gegen die bisher häufig belegte Funktion und Interpretation dieser Struktur bei selbstbezogenen Prozessen (Northoff et al., 2006), denn bei semantischen Gedächtnisinhalten kann nicht von einem Selbstbezug ausgegangen werden. Dies spricht auch dafür, dass die zeitliche Komponente einen stärkeren Einfluss bei den jungen Probandinnen der vorliegenden Studie hat als der Selbstbezug.

Die in der Literatur beschriebene Beteiligung des RSC bei Theory of mind Prozessen könnte schließlich auch erklären, warum der RSC nicht nur bei rezenten autobiographischen, sondern auch semantischen Ereignissen eine Rolle gespielt haben könnte, denn gerade bei den Ereignissen aus dem Weltgeschehen könnte es beim Abruf wichtig gewesen sein, sich in Ereignisse mit anderen Personen, z.B. in Ereignisse, in denen Berühmtheiten involviert waren, einzudenken. Eine weitere Interpretation des retrosplenialen Cortex bei beiden Arten von Gedächtnisprozessen könnte in der Funktion dieses Areals für das allgemeine Verstehen von Geschichten und damit auch Ereignissen liefern. Whitney et al. (2009) konnten die Rolle des retrosplenialen Cortex für das Verstehen und das mentale Aktualisieren einer auditiv dargebotenen Geschichte zeigen.

Abschließend stellt sich die Frage, warum bei Maguires Studie (2001b), die ein ähnliches Design beinhaltet, keine RSC-Modulation in Bezug auf die Zeit auftrat. Einerseits waren die Probanden älter (31 Jahre), andererseits wurde keine genaue Einteilung der Lebensphasen erläutert, so dass ein differenzierter Vergleich nicht möglich ist, da nicht in exakt vier Phasen eingeteilt wurde, sondern nur rezente und Kindheitserinnerungen unterschieden wurden.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die vorliegenden Untersuchungsergebnisse die allgemein angenommene Funktion des RSC beim Abruf rezenter autobiographischer Gedächtnishalte bestätigen, darüber hinaus aber erstmalig aufzeigen, dass er auch beim Abruf semantischer Gedächtnisinhalte relevant ist und eher unabhängig von der Gedächtnisart involviert ist. Damit zeigt sich, dass der RSC mehr für die Dissoziation zwischen dem Abruf von rezenten und älteren Ereignissen verantwortlich ist, als für die Dissoziation zwischen Autobiographie und Faktenwissen.

Ähnlich wie der MPFC scheint ebenso der RSC bei Adoleszenten im Alter von 16 Jahren noch nicht seine Spezifität entwickelt zu haben und nicht so eine wichtige Funktion zu übernehmen wie bei den 21-Jährigen, da er bei letzterer Gruppe bei zahlreichen

Zeitkontrasten aktiviert war, und bei den 16-Jährigen nur bei einem Kontrast. Die Spezifizierung der Strukturen scheint im Alter von 16 Jahren noch nicht so vorherrschend zu sein wie mit 21. Die Strukturen scheinen sich auf einem Kontinuum immer weiter differentiell zu entwickeln.

Die zeitmodulatorischen Ergebnisse im MPFC und RSC zeigen insgesamt, dass für 16- und 21-Jährige die Kindheit weniger bedeutsam ist und vor allem die rezente Lebensphase des letzten Jahres eine wichtige Rolle spielt. Rezente Erinnerungen scheinen allgemein visuell besser imaginiert zu werden, sind bedeutsamer und vertrauter. Für den autobiographischen Gedächtnisabruf kommen noch eine stärkere emotionale Beteiligung sowie selbstbezogene Prozesse hinzu, die durch die spezifische MPFC-Aktivität getriggert werden. Dabei vollziehen sich in der Entwicklung dieser Strukturen und ihrer Funktionalität in der Zeit zwischen der Adoleszenz noch wichtige Entwicklungsschritte, die zu einer spezifischeren Ausreifung führen.

Die vorliegende Studie liefert letztlich eine Unterstützung für die Idee von (Buckner und Carroll, 2007), dass bestimmte Prozesse ein gemeinsames Netzwerk beanspruchen, und nicht jeder Prozess ein distinktes Areal beansprucht. In diesem Netzwerk spielen genau die hier gefundenen Areale des MPFC aber auch des RSC eine enorme Bedeutung. Die Abbildung 2 im Artikel der Autoren verdeutlicht, wie ähnlich die Aktivierungen bei verschiedenen Prozessen wie Erinnern, Theory of mind, Navigieren und prospektivem Denken sind und wie sehr sie dem in der vorliegenden Arbeit gefundenen Netzwerk entsprechen.

Im Folgenden wird abschließend diskutiert, warum eine Zeitmodulation im Hippocampus bei beiden Untersuchungsgruppen ausblieb.

3. Fehlende Zeitmodulation im Hippocampus

Die Frage nach der zeitmodulierenden versus zeitstabilen Funktion des Hippocampus und allgemeiner des medialen Temporallappens wird, wie in Kap II 2.5.3 dargestellt, seit vielen Jahren kontrovers diskutiert. Sowohl in den klinischen Studien als auch in den Studien mit gesunden Probanden finden sich Ergebnisse, die sowohl die eine als auch die andere Funktion bestätigen. Frühe Patientenstudien sowie aktuellere Befunde belegen, dass

Schädigungen im medialen Temporallappen weiter zurückliegende, autobiographische Erinnerungen nicht betreffen (Bayley et al., 2003; Bright et al., 2006; Squire und Bayley, 2007). Dennoch existieren auch Belege, die für eine Beeinträchtigung des autobiographischen Abrufs sprechen (Westmacott et al., 2001; Gilboa et al., 2005; Steinvorth et al., 2005; Addis et al., 2007).

Einige Bildgebungsstudien weisen im Sinne der Konsolidierungstheorie (Alvarez und Squire, 1994) Befunde für eine zeitlich begrenzte Aktivität des Hippocampus nach (Niki und Luo, 2002; Tsukiura et al., 2002; Piefke et al., 2003). Andererseits sprechen weitere Studien, inklusive der vorliegenden Studie, für eine zeitunabhängige Aktivität des Hippocampus (Maguire und Frith, 2003a; Addis et al., 2004b; Steinvorth et al., 2005; Rekkas und Constable, 2005a) und bestätigen die Theorie multipler Spuren (Nadel und Moscovitch, 1997; Nadel und Land, 2000a; Nadel et al., 2000b). Die von der Altersgruppe (26-Jährige) und der Erhebungsmethode (autobiographisches Interview, auditives Design) ähnliche Studie von Piefke et al. (2003) hat im Gegensatz zur vorliegenden Studie eine Zeitmodulation im Hippocampus im Sinne einer stärkeren Aktivierung bei rezenten autobiographischen Erinnerungen gefunden. Diese Zeitmodulation war unabhängig von der Valenz der Ereignisse (positiv und negativ). Eine mögliche Erklärung der Differenzen bezüglich der Hippocampusmodulation könnte im Umfang der rezenten Lebensphase liegen, die bei Piefke et al. die letzten fünf Jahre umfasste, in der gegenwärtigen Studie hingegen nur das letzte Lebensjahr. Interessant wäre daher der Vergleich der zwei rezenten Phasen mit dem Design der Autoren und dem vorliegenden Design.

Aufgrund der kontroversen Befunde haben einige Studien zunehmend gezeigt, dass nicht nur zeitliche Aspekte, sondern vielmehr Erinnerungsqualitäten wie Lebendigkeit, Einzigartigkeit und persönliche Bedeutsamkeit die Hippocampus-Aktivität beim Abruf autobiographischer Erinnerungen beeinflussen (Addis et al., 2004b; Cabeza und St Jacques, 2007; Piolino et al., 2007b). Die Daten der vorliegenden Arbeit unterstreichen diese Befunde anhand des Ergebnisses, dass der Hippocampus beim Vergleich des autobiographischen Gedächtnisabrufs mit semantischem Gedächtnis nicht zeitlich modulierte (vgl. Kap III Abb. 19 und 20; Kontrast AM>SM). Insbesondere der homogene Befund einer nicht zeitlich modulierenden Hippocampusaktivität mit der Studie von Addis und Schacter (2008) in der ebenfalls sehr junge Probanden im Alter von 23 Jahren untersucht wurden, weisen darauf hin, dass bei jungen Probanden nicht zeitliche Aspekte entscheidend für eine Zeitmodulation

im Hippocampus sind, sondern andere Erinnerungsqualitäten. Einen spezifischeren Befund zur Funktion des Hippocampus konnten Maguire und Frith (2003a) darlegen: Sie fanden altersbezogene Effekte der Hippocampusaktivität. Bei älteren Probanden (ca. 74 Jahre) war der Hippocampus stärker involviert als bei jüngeren Probanden (ca. 32 Jahre). Die Autoren verglichen autobiographische und semantische Inhalte, untersuchten jedoch nicht spezifisch den Effekt der beiden Altersgruppen beim Vergleich rezenter und Kindheitserinnerungen. Die Tatsache, dass bei den vorliegenden Gruppen junger Erwachsener und Adoleszenter keine zeitabhängige Aktivierung des Hippocampus gefunden wurde, könnte gemeinsam mit dem Befund einer schwächeren Beteiligung des Hippocampus bei 32-Jährigen (Maguire und Frith, 2003a) darauf hinweisen, dass der Hippocampus bei jüngeren Menschen für den zeitabhängigen Gedächtnisabruf eine geringere Rolle spielt als im weiteren Verlauf des Lebens. Je jünger die Probanden sind, desto weniger ist der Hippocampus an der zeitlichen Differenzierung von autobiographischen Erinnerungen beteiligt. Um diese Interpretation zu prüfen, wäre ein Vergleich der Ergebnisse der vorliegenden zwei Gruppen mit denen der zwei älteren Gruppen (40-Jährige und 65-Jährige), die von der Kollegin Anna Schwab untersucht wurden, sehr wichtig und könnte erstmalig einen Vergleich neuronaler Korrelate autobiographischen und semantischen Erinnerns bei vier verschiedenen Altersgruppen ermöglichen.

Eventuell könnten selbstverständlich auch methodische Unterschiede zwischen vorherigen Studien und der vorliegenden Studie dazu geführt haben, dass sich unterschiedliche zeitmodulatorische Ergebnisse der Hippocampus-Aktivierung finden lassen. Beispiele für mögliche methodische Unterschiede sind der Umfang von weiter zurückliegenden Lebensphasen (zwei bis 30 Jahre) und rezenten Erinnerungen (zwei Tage bis zu fünf Jahren), aber auch die Erhebungsmethode autobiographischer Stimuli sowie die Auswahl der Kontrollbedingung, der Einfluss von Reenkodierungsstrategien, der Anzahl der Lebensphasen etc.

Schließlich widerspricht die fehlende Modulation des Hippocampus in den beiden untersuchten Gruppen junger Probanden der Konsolidierungstheorie (Squire und Zola-Morgan, 1991; Alvarez und Squire, 1994; Bayley et al., 2003), die die Rolle des medialen Temporallappens für das deklarative Gedächtnis als temporär sieht und annimmt, dass mit einem gewissen Zeitabstand zum ursprünglichen Lernprozess, die im Neocortex gespeicherten Erinnerungen immer unabhängiger vom medialen Temporallappen werden.

Der Hippocampus wird laut Theorie für den Abruf rezenter Gedächtnisinhalte benötigt, nicht aber für ältere Erinnerungen, unabhängig davon, um welche Art des Gedächtnisinhaltes es sich handelt. Auf die aktuelle Studie transferiert hätte dies bedeutet, dass der Hippocampus bei rezenten aber nicht bei Kindheitserinnerungen hätte beteiligt sein sollen und dies in beiden Gedächtnissystemen. Da jedoch in keiner der einzelnen Lebensphasen spezifisch der Hippocampus beteiligt war und die zeitliche Modulation zwischen rezenten und weit zurückliegenden Ereignissen nicht beobachtet werden konnte, sondern eine Hippocampusbeteiligung nur über alle Lebensphasen hinweg gefunden wurde (AM>SM), kann die Konsolidierungstheorie nicht bestätigt werden.

Bei den vorliegenden zwei Gruppen konnte eine Hippocampusaktivierung für semantische Ereignisse ebenfalls nicht beobachtet werden, was die Ideen von Rosenbaum et al. (2001), bestätigt, dass der Hippocampus bei detaillierten semantischen Ereignissen (wie in der vorliegenden Arbeit) nicht zeitabhängig ist. Damit liefert die vorliegende Arbeit auch einen wichtigen Beitrag zur Frage zeitmodulatorischer Korrelate semantischer Gedächtnisinhalte, die bisher in der Forschung wenig beleuchtet worden sind.

V Ausblick

Im Rahmen der vorliegenden Studie wurden in beiden Untersuchungsgruppen lediglich Frauen eingeschlossen, so dass die Ergebnisse derzeit nicht auf eine männliche Stichprobe übertragen werden können und daher keine Aussagen bezüglich Geschlechtsunterschiede getroffen werden können. In bisherigen Studien, in denen Geschlechtsunterschiede beim Abruf autobiographischer Erinnerungen betrachtet wurden, konnte gezeigt werden, dass trotz gemeinsamer Netzwerke beider Geschlechter, bei Männern stärker linkshemisphärische parahippocampale Strukturen involviert waren, während bei Frauen eine stärkere rechtshemisphärische dorsolaterale PFC-Aktivierung vorlag (Piefke und Fink, 2005a; Piefke et al., 2005b). Darüber hinaus konnten auch Cahill et al. (2001) beim Abruf emotional gefärbter Erinnerungen geschlechtsspezifische Unterschiede in der Amygdala finden. Basierend auf diesen Untersuchungen wurden in der vorliegenden Studie zunächst lediglich Frauen untersucht, um das Studiendesign nicht durch einen zusätzlichen Faktor zu komplex zu gestalten. Dennoch wäre es in Zukunft wichtig, dasselbe Design ebenfalls bei männlichen Adoleszenten und jungen Erwachsenen zu untersuchen, um in diesen Altersgruppen erstmalig Geschlechtsunterschiede beim autobiographischen Gedächtnisabruf zu erfassen. Durch die Entwicklung auf neuronaler, aber auch auf psychosozialer Ebene zwischen diesen Altersgruppen wäre es sehr interessant zu sehen, ob zusätzlich das Geschlecht einen Einfluss hat.

Weiterhin fiel bei den Ratings zum Abruferfolg auf, dass für das semantische Gedächtnissystem relativ hohe Standardabweichungen vorlagen und die Abruferfolgsquote von ca. 45% bis 90% bei den jungen Erwachsenen und 50-75% bei den Adoleszenten reichte. Daher existierten doch sehr große interindividuelle Unterschiede was das Faktenwissen anbelang, wenngleich durchschnittlich ausreichend erinnert wurde. Die Ancova-Analyse bei den jungen Erwachsenen zeigte jedoch, dass der Abruferfolg sich nicht auf die neuronalen Korrelate auswirkt, so dass der Abruferfolg grundsätzlich nicht die Ergebnisse erklären kann. Die Erhebung des Abruferfolgs mittels Post-fMRT-Befragung wurde auch in anderen Studien ähnlich angewendet (Piefke et al., 2003; Vandekerckhove et al., 2005; Rekkas et al., 2005b; Poettrich et al., 2007; Viard et al., 2007). Diese Methode beinhaltet jedoch eine subjektive und weniger kontrollierbare Bewertung, als wenn beispielsweise bei einer zukünftigen Studie analog zum autobiographischen Interview auch eine Vorerhebung von Faktenwissen

stattfinden würde. Damit könnte ein verbesserter Abruferfolg erzielt werden und dieser Einfluss gering gehalten werden. Eine weitere Möglichkeit den Einfluss des Abruferfolgs spezifischer untersuchen zu können, wäre die Gegenüberstellung der erfolgreich und nicht erfolgreich abgerufenen Ereignisse.

Des Weiteren wäre es von Bedeutung, die Bewertung der emotionalen Bedeutsamkeit während der fMRT-Messung durchzuführen, da diese Einschätzung eine präzisere Bestandsaufnahme der Gefühlslage wäre als nach der Messung.

Um den Einfluss von unkontrollierbaren Denkprozessen während der Baseline-Bedingung besser kontrollieren zu können und damit die *Default-mode*-Aktivierung herauspartialisieren zu können, wäre zukünftig eine schwierigere kognitive Aufgabe als Baseline sinnvoll. Das in der vorliegenden Studie verwendete Betrachten des Fixations-Kreuzes könnte möglicherweise eine zu einfache Kontrollbedingung dargestellt haben, so dass die Probanden während dessen nicht messbare Gedankengänge gehabt haben könnten. Dies würde aber eher zu geringeren Unterschieden zwischen den Experimentalbedingungen geführt haben können, was nicht der Fall war.

Weitere Untersuchungen mit Adoleszenten und Erwachsenen könnten den Vergleich eigener mit fremden biographischen Erlebnissen miteinbeziehen. Dadurch könnte der Einfluss von Selbstbezug und Stärke der emotionalen Bedeutsamkeit spezifischer untersucht werden. Daran anschließen könnte eine Untersuchung der eigenen Geschichte im Vergleich zur Geschichte einer vertrauten Person. Ein derartiges Design könnte den Anteil von *Theory of mind*-Prozessen beim autobiographischen Gedächtnisabruf sichtbar machen und deutlicher spezifizieren, inwiefern diese beiden Prozesse dasselbe Netzwerk beanspruchen.

Ein wichtiger, zukünftiger Untersuchungsaspekt könnte ebenfalls im Vergleich unterschiedlicher rezenter Ereignisse liegen. Z.B. könnten Erinnerungen des letzten Jahres mit noch rezenteren des unmittelbar vorangegangenen Tages bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen verglichen werden, um einen Beitrag zur bisher kontrovers diskutierten Frage der Dauer von Konsolidierungsprozessen liefern zu können.

Ferner liefert die Arbeit durch die Aufdeckung spezifischer, zeitabhängiger Korrelate Implikationen für die Untersuchung von Patienten. So könnte eine defizitäre oder dysfunktionale MPFC-Aktivität beim Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen bei jungen Menschen ein Hinweis dafür sein, dass selbstbezogene Prozesse, emotionale Komponenten und zeitliche Faktoren Abweichungen zeigen. Die Aufdeckung spezifischer

Korrelate kann zudem für die therapeutische Arbeit mit traumatisierten Menschen eine wichtige Hilfestellung liefern, da möglicherweise traumatische Lebensphasen neuronal anders verankert sein könnten als nicht traumatische Lebensphasen. Diese Studie könnte folglich als Kontrollexperiment für zukünftige Studien mit z.B. posttraumatischen Belastungsstörungen oder Patienten mit depressiver Symptomatik dienen.

Schließlich kann das bio-psycho-soziale Modell von Markowitsch und Welzer (vgl. Kap. II 2.3.5) als wichtige Erklärung dafür dienen, warum zwischen der Adoleszenz und dem jungen Erwachsenenalter Veränderungen im autobiographischen Gedächtnisabruf auftreten. Auf allen drei Ebenen (biologisch, psychologisch und sozial) erfolgen zwischen Adoleszenz und jungem Erwachsenenalter Entwicklungsprozesse, die biologischer Natur sind, aber vor allem durch wichtige psychologische Konzepte wie die Entwicklung des Selbstkonzepts und die stärker ausreifende Identitätsbildung und schließlich durch das (womöglich neue) soziale Umfeld beeinflusst werden. Anhand dieses Modells scheint es ebenfalls plausibel, warum Menschen unterschiedlichen Alters anders erinnern. Nicht nur neuroanatomische Prozesse im Laufe des Lebens, sondern auch die Lebenssituation, psychologische Aspekte und das Umfeld prägen das Erleben und Erinnern. Mit zunehmendem Alter ist die Erinnerung nicht mehr derartig stark fokussiert auf wenige Jahre oder gar das rezente Lebensjahr, da sich der Blick auf die Vergangenheit durch den größeren Umfang an Erlebtem verändert. Um diese Ideen näher zu untersuchen, wäre der Vergleich von jungen und älteren Menschen von zentraler Bedeutung. Der Vergleich der beiden hier untersuchten Gruppen mit zwei älteren Gruppen mittleren und fortgeschrittenen Alters wäre aufschlussreich, um die neuronale Repräsentanz von Erinnerungen über die Lebensspanne zu eruieren. Daher ist die Auswertung der im Rahmen des interdisziplinären Projektes ebenfalls untersuchten älteren Probandengruppen bzw. der Vergleich mit den hiesigen Daten von zentraler Bedeutung. Denkbar wäre auch beim Vergleich verschiedener Altersgruppen nur die so genannten *reminiscence bump*-Phasen (Erinnerungshügel) abrufen zu lassen. Ältere Menschen erinnern sich vor allem an Lebensphasen zwischen ihrem 15. und 25. Lebensjahr, da diese ihre Identität maßgeblich prägen. Durch diese Untersuchung könnte herausgefunden werden, inwiefern sich bei älteren Erwachsenen auch eine MPFC-Aktivität im Sinne einer starken emotionalen, selbstbezogenen und identitätsbildenden Neuroarchitektur zeigt.

Inwiefern sich die Entwicklung des autobiographischen Gedächtnisses neuronal, kulturell verändern kann, wäre eine weitere interessante Fragestellung. Nicht nur durch die

unterschiedliche Sprache, sondern vielmehr durch kulturell bedingte Sozialisationsprozesse könnten sich Unterschiede finden, denn das Selbstbild oder das Ich-Denken ist kulturell unterschiedlich.

VI Zusammenfassung

Das autobiographische Gedächtnis zählt zum komplexesten aller Langzeitgedächtnissysteme und umfasst im Vergleich zum Gedächtnis für Faktenwissen (semantisches Gedächtnis) emotional bedeutsame, selbstbezogene Erinnerungen, die in einen Raum- und Zeitkontext eingebettet sind. Das autobiographische Gedächtnis ermöglicht eine mentale Zeitreise in die persönliche Vergangenheit. Das semantische Gedächtnis enthält Ereignisse des Weltgeschehens oder auch Allgemeinwissen und ist weniger durch emotionale Beteiligung und Selbstbezug gekennzeichnet.

In der vorliegenden Arbeit wurden erstmalig die neuronalen Korrelate autobiographischen Erinnerens bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen zeitspezifisch untersucht. Der Abruf aus dem autobiographischen Gedächtnis wurde mit Ereignissen aus dem Weltgeschehen verglichen. Es wurden 16-jährige Schülerinnen und 21-jährige Studentinnen untersucht und für jede der beiden Gruppen wurden sowohl autobiographische als auch semantische Gedächtnisinhalte aus vier verschiedenen Lebensphasen einbezogen. Es nahmen jeweils 15 Probandinnen pro Gruppe an der Untersuchung teil.

Mittels autobiographischer Interviews wurden detaillierte, emotional bedeutsame Lebensereignisse aus der Kindheit ab dem 3. Lebensjahr bis zur unmittelbaren Lebensphase des letzten Jahres herausgearbeitet. Bei der Erhebung der autobiographischen Erinnerungen wurden ebenso viele positive wie negative Erlebnisse erfragt, um den Effekt der Valenz ausgewogen zu halten. Anhand der Interviews erfolgte für jede Probandin eine individuelle Zusammenstellung von 36 Sätzen pro Lebensphase, die von mir aufgesprochen wurden und während der funktionellen Magnetresonanztomographie einige Wochen später per Kopfhörer auditiv dargeboten wurden. Analog zu den 36 autobiographischen Stimuli pro Lebensphase wurden 36 Ereignisse aus dem Weltgeschehen, die u.a. Bereiche wie Politik, Medien und Sport umfassten, in Form von Sätzen aufgesprochen und ebenfalls auditiv präsentiert. Diese Ereignisse waren zuvor in einer unabhängigen, alters- und geschlechtsgematchten Stichprobe validiert worden. Im Rahmen eines Blockdesigns wurden abwechselnd Blöcke mit autobiographischen und semantischen Ereignissen der vier verschiedenen Lebensphasen randomisiert präsentiert.

Der autobiographische Gedächtnisabruf wies im Vergleich zum Abruf semantischer Gedächtnisinhalte in beiden Untersuchungsgruppen ein komplexeres und emotional

verankertes Netzwerk auf. Das autobiographische Aktivierungsmuster umfasste, die aus Forschungsarbeiten mit älteren Probanden bekannten Netzwerke wie medial präfrontalen und temporalen Aktivierungen, sowie eine Beteiligung des retrosplenialen Cortex und des Cerebellums. Das Netzwerk war insgesamt eher bilateral ausgerichtet mit einer stärkeren linkshemisphärischen Tendenz. Der Vergleich semantischer mit autobiographischen Ereignissen erbrachte lediglich eine stärkere Aktivierung in kognitiv verankerten Strukturen. Einen Schwerpunkt der Arbeit lieferten vor allem die erstmalig zeitspezifischen Analysen an Adoleszenten und jungen Erwachsenen. In beiden Gruppen zeigte sich ein signifikanter Unterschied zwischen rezenten und frühen Kindheitserinnerungen. Der retrospleniale Cortex und mediale präfrontale Cortex waren maßgeblich an der Differenzierung der Lebensphasen beteiligt und je nach Gedächtnisart, Untersuchungsgruppe und Lebensphase unterschiedlich stark involviert. Unabhängig von der Gedächtnisart konnte bei den jungen Erwachsenen eine signifikant erhöhte Aktivität der bilateralen retrosplenialen Cortices für rezente Erinnerungen beobachtet werden. Auf einem weniger konservativen Signifikanzniveau zeigte sich zudem auch eine Beteiligung des medial präfrontalen Cortex beider Hemisphären. Bei den Adoleszenten waren zwar ebenfalls beide Strukturen involviert, jedoch fast ausschließlich auf einem weniger konservativen Signifikanzniveau. Hier zeigte sich lediglich eine linkshemisphärische Beteiligung des medialen präfrontalen Cortex auf dem sonst verwendeten Bonferroni-korrigierten Signifikanzniveau ($p < .05$).

Schließlich zeigte sich für den autobiographischen Gedächtnisabruf ein bedeutsamer Interaktionseffekt zwischen Gedächtnisart und Zeit: Der mediale präfrontale Cortex war in beiden Gruppen differentiell für den Abruf rezenter autobiographischer Erinnerungen bilateral aktiviert. Während der mediale präfrontale Cortex bei den jungen Erwachsenen auf höchstem Signifikanzniveau aktiviert war, manifestierte sich diese Beteiligung bei den Adoleszenten auf einem weniger konservativen Signifikanzniveau.

Im Rahmen einer Nachbefragung im direkten Anschluss an die fMRT-Messung wurden mittels Post-fMRT-Bögen der Abruferfolg und die emotionale Bedeutsamkeit der autobiographischen und semantischen Ereignisse erfasst. Autobiographische Erinnerungen wurden erfolgreicher abgerufen und waren emotional bedeutsamer als semantische Gedächtnisinhalte. Diese Effekte waren über alle Lebensphasen hinweg beim autobiographischen Gedächtnis eher gleichbleibend. Für das semantische Gedächtnis manifestierte sich eine Zunahme in beiden Parametern in Richtung rezenter Ereignisse.

Die differentielle Aktivierung im medialen präfrontalen Cortex wurde nicht maßgeblich durch den Abruf Erfolg oder die emotionale Bedeutsamkeit beeinflusst.

Die Ergebnisse liefern erstmalig Einblick in die neuronalen Korrelate autobiographischen Erinnerens bei Adoleszenten und jungen Erwachsenen im Zeitverlauf. Die vorliegende Studie ist darüber hinaus die erste, die auch eine zeitmodulatorische Funktion des retrosplenialen Cortex in Zusammenhang mit semantischem Gedächtnisabruf aufweist. Der retrospleniale Cortex war in der vorliegenden Studie bei beiden Altersgruppen stärker für die Dissoziation zwischen dem Abruf rezenter und Kindheitsereignissen verantwortlich, als für die Dissoziation zwischen Autobiographie und Faktenwissen.

Die spezifische Aktivität des medialen präfrontalen Cortex bei rezenten autobiographischen Erinnerungen ist Ausdruck emotionaler Bedeutsamkeit, zeitlicher Verarbeitung und selbstbezogener Prozesse. Diese verschiedenen Prozesse scheinen beim autobiographischen Abruf rezenter Ereignisse bei jungen Menschen besonders beteiligt zu sein und finden eine Integration im MPFC. Die Spezifität des medialen präfrontalen Areals zeigte sich bei Adoleszenten weniger ausgeprägt, was durch das geringere Signifikanzniveau deutlich wurde. Die Entwicklung einer stabileren Identität und eines stabileren Selbstkonzepts wird durch die neuronale Ausreifung des medialen präfrontalen Cortex begleitet.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit beim autobiographischen Gedächtnisabruf sind Ausdruck eines komplexen mentalen Geschehens, das vielseitige Prozesse gleichzeitig aktiviert, die alle wesentlich vom medialen präfrontalen Cortex abhängen. Es scheint als nehme die MPFC-Aktivität mit zunehmendem Erwachsenwerden zu.

VII Literatur

- Abrahams, S., Goldstein, L.H., Simmons, A., Brammer, M.J., Williams, S.C., Giampietro, V.P., Andrew, C.M. & Leigh, P.N. (2003). Functional magnetic resonance imaging of verbal fluency and confrontation naming using compressed image acquisition to permit overt responses. *Hum Brain Mapp* 20(1): 29-40.
- Addis, D.R., McIntosh, A.R., Moscovitch, M., Crawley, A.P. & McAndrews, M.P. (2004a). Characterizing spatial and temporal features of autobiographical memory retrieval networks: a partial least squares approach. *Neuroimage* 23(4): 1460-71.
- Addis, D.R., Moscovitch, M., Crawley, A.P. & McAndrews, M.P. (2004b). Recollective qualities modulate hippocampal activation during autobiographical memory retrieval. *Hippocampus* 14(6): 752-62.
- Addis, D.R., Moscovitch, M. & McAndrews, M.P. (2007). Consequences of hippocampal damage across the autobiographical memory network in left temporal lobe epilepsy. *Brain* 130(Pt 9): 2327-42.
- Addis, D.R. & Schacter, D.L. (2008). Constructive episodic simulation: temporal distance and detail of past and future events modulate hippocampal engagement. *Hippocampus* 18(2): 227-37.
- Allport (1985). Distributed memory, modular subsystems and dysphasia. In Epstein R Newmans (Ed.), *Current Perspectives in Dysphasia* Edinburgh: Churchill Livingstone.
- Alvarado, M.C. & Bachevalier, J. (2000). Revisiting the maturation of medial temporal lobe memory functions in primates. *Learn Mem* 7(5): 244-56.
- Alvarez, P. & Squire, L.R. (1994). Memory consolidation and the medial temporal lobe: a simple network model. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91(15): 7041-5.
- Amodio, D.M. & Frith, C.D. (2006). Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nature Reviews Neuroscience* 7: 268-277.
- Anterion, C.T., Mazzola, L., Foyatier-Michel, N. & Laurent, B. (2008). [Searching for lost memory: memory loss and recovery mechanisms observed in a patient with pure retrograde amnesia]. *Rev Neurol (Paris)* 164(3): 271-7.
- Arnold, S.E. & Trojanowski, J.Q. (1996). Human fetal hippocampal development: I. Cytoarchitecture, myeloarchitecture, and neuronal morphologic features. *J Comp Neurol* 367(2): 274-92.
- Astington, J.W. (1993). *The child's discovery of the mind*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Atkinson, R.C. & Shiffrin, R.M. (1968). Human memory: a proposed system and its control processes. In K.W. Spence und J.T. Spence (Eds.), *The Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research and Theory* (pp.89-195). New York: Academic Press.
- Baddeley, A. (1992). What is autobiographical memory? In M. A. Conway, D. C. Rubin, H. Spinnler & W.A. Wagenaar (Eds.), *Theoretical perspectives on autobiographical memory* (pp.13-30). The Netherlands: Kluwer Academic Press.
- Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends Cogn Sci* 4(11): 417-423.
- Baddeley, A.D. & Hitch, G.J. (1974). Working memory. In G. Bower (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation* (pp.47-89). New York: Academic Press.
- Baron-Cohen, S., Leslie, A.M. & Frith, U. (1985). Does the autistic child have a "theory of mind"? *Cognition* 21(1): 37-46.

- Bauer, P.C. (2006). *Remembering the times of our lives: Memory in infancy and beyond*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Bayley, P.J., Hopkins, R.O. & Squire, L.R. (2003). Successful recollection of remote autobiographical memories by amnesic patients with medial temporal lobe lesions. *Neuron* 38(1): 135-44.
- Bayley, P.J., Hopkins, R.O. & Squire, L.R. (2006). The fate of old memories after medial temporal lobe damage. *J Neurosci* 26(51): 13311-7.
- Bayley, P.J., O'Reilly, R.C., Curran, T. & Squire, L.R. (2008). New semantic learning in patients with large medial temporal lobe lesions. *Hippocampus* 18(6): 575-83.
- Beatty, W.W. (1994). Remote memory in retrospect. In L.S. Cermak (Ed.), *Neuropsychological explorations of memory and cognition: Essays in honor of Nelson Butters. Critical issues in neuropsychology*. (pp.215-221). New York: Plenum Press.
- Beauvois, M.F. (1982). Optic aphasia: a process of interaction between vision and language. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 298(1089): 35-47.
- Bechara, A., Damasio, H. & Damasio, A.R. (2000). Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb Cortex* 10(3): 295-307.
- Beer, J.S. (2007). The default self: feeling good or being right? *Trends Cogn Sci* 11(5): 187-9.
- Benes, F.M. (2001). The development of prefrontal cortex: The maturation of neurotransmitter systems and their interactions. In C. Nelson und M. Luciana (Eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (pp.79-92). Cambridge, MA: MIT Press.
- Benes, F.M., Turtle, M., Khan, Y. & Farol, P. (1994). Myelination of a key relay zone in the hippocampal formation occurs in the human brain during childhood, adolescence, and adulthood. *Arch Gen Psychiatry* 51(6): 477-84.
- Berlin, H.A., Rolls, E.T. & Kischka, U. (2004). Impulsivity, time perception, emotion and reinforcement sensitivity in patients with orbitofrontal cortex lesions. *Brain* 127 (Pt 5): 1108-26.
- Bernard, F.A., Bullmore, E.T., Graham, K.S., Thompson, S.A., Hodges, J.R. & Fletcher, P.C. (2004). The hippocampal region is involved in successful recognition of both remote and recent famous faces. *Neuroimage* 22(4): 1704-14.
- Botzung, A., Denkova, E. & Manning, L. (2008). Experiencing past and future personal events: functional neuroimaging evidence on the neural bases of mental time travel. *Brain Cogn* 66(2): 202-12.
- Bougeard, R. & Fischer, C. (2002). The role of the temporal pole in auditory processing. *Epileptic Disord* 4 Suppl 1: S29-32.
- Brand, M., Eggers, C., Reinhold, N., Fujiwara, E., Kessler, J., Heiss, W.D. & Markowitsch, H.J. (2009). Functional brain imaging in fourteen patients with dissociative amnesia reveals right inferolateral prefrontal hypometabolism. *Psychiatry Research: Neuroimaging* (doi:10.1016/j.psychresns.2009.03.008).
- Brand, M. & Markowitsch, H.J. (2003). The principles of bottleneck structures. In R. Kluwe, G. Lürer & F. Rösler (Eds.), *Principles of learning and memory* (pp.171-184). Basel: Birkhäuser.
- Brand, M. & Markowitsch, H.J. (2008). The role of prefrontal cortex in episodic memory. In E. Dere, A. Easton, L. Nadel & J.P. Huston (Eds.), *Handbook of Episodic Memory* (18) (pp.317-343). Amsterdam: Elsevier Science.
- Brandt, J. & Benedict, R.H. (1993). Assessment of retrograde amnesia: Findings with a new public events procedure. *Neuropsychology* 7: 217-227.

- Brewer, W. (1996). What is recollective memory? In D. C. Rubin (Ed.), *Remembering our past: Studies in autobiographical memory* (pp.19-66). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bright, P., Buckman, J., Fradera, A., Yoshimasu, H., Colchester, A.C. & Kopelman, M.D. (2006). Retrograde amnesia in patients with hippocampal, medial temporal, temporal lobe, or frontal pathology. *Learn Mem* 13(5): 545-57.
- Brooks-Gunn, J. & Lewis, M. (1984). The development of early visual self-recognition. *Developmental Review* 4: 216-239.
- Brown, R. & Kulik, J. (1977). Flashbulb memories. *Cognition* 5: 73-99.
- Buchanan, T.W., Tranel, D. & Adolphs, R. (2005). Emotional autobiographical memories in amnesic patients with medial temporal lobe damage. *J Neurosci* 25(12): 3151-60.
- Buchanan, T.W., Tranel, D. & Adolphs, R. (2006). Memories for emotional autobiographical events following unilateral damage to medial temporal lobe. *Brain* 129(Pt 1): 115-27.
- Buckner, R.L. & Carroll, D.C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends Cogn Sci* 11(2): 49-57.
- Buckner, R.L. & Koutstaal, W. (1998). Functional neuroimaging studies of encoding, priming, and explicit memory retrieval. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95(3): 891-8.
- Buckner, R.L., Koutstaal, W., Schacter, D.L. & Rosen, B.R. (2000). Functional MRI evidence for a role of frontal and inferior temporal cortex in amodal components of priming. *Brain* 123 Pt 3: 620-40.
- Buckner, R.L., Koutstaal, W., Schacter, D.L., Wagner, A.D. & Rosen, B.R. (1998). Functional-anatomic study of episodic retrieval using fMRI. I. Retrieval effort versus retrieval success. *Neuroimage* 7(3): 151-62.
- Buckner, R.L., Wheeler, M.E. & Sheridan, M.A. (2001). Encoding processes during retrieval tasks. *J Cogn Neurosci* 13(3): 406-15.
- Burgess, N., Becker, S., King, J.A. & O'Keefe, J. (2001). Memory for events and their spatial context: models and experiments. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1493-503.
- Burgess, N. & Hitch, G. (2005). Computational models of working memory: putting long-term memory into context. *Trends Cogn Sci* 9(11): 535-41.
- Burgess, N., Maguire, E.A. & O'Keefe, J. (2002). The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron* 35(4): 625-41.
- Burianova, H. & Grady, C.L. (2007). Common and unique neural activations in autobiographical, episodic, and semantic retrieval. *J Cogn Neurosci* 19(9): 1520-34.
- Cabeza, R., Anderson, N.D., Houle, S., Mangels, J.A. & Nyberg, L. (2000). Age-related differences in neural activity during item and temporal-order memory retrieval: a positron emission tomography study. *J Cogn Neurosci* 12(1): 197-206.
- Cabeza, R., Dolcos, F., Graham, R. & Nyberg, L. (2002). Similarities and differences in the neural correlates of episodic memory retrieval and working memory. *Neuroimage* 16(2): 317-30.
- Cabeza, R., Grady, C.L., Nyberg, L., McIntosh, A.R., Tulving, E., Kapur, S., Jennings, J.M., Houle, S. & Craik, F.I. (1997). Age-related differences in neural activity during memory encoding and retrieval: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 17(1): 391-400.
- Cabeza, R., Locantore, J.K. & Anderson, N.D. (2003). Lateralization of prefrontal activity during episodic memory retrieval: evidence for the production-monitoring hypothesis. *J Cogn Neurosci* 15(2): 249-59.

- Cabeza, R. & Nyberg, L. (2000). Imaging cognition II: An empirical review of 275 PET and fMRI studies. *J Cogn Neurosci* 12(1): 1-47.
- Cabeza, R. & Nyberg, L. (2003). Functional neuroimaging of memory. *Neuropsychologia* 41(3): 241-4.
- Cabeza, R., Prince, S.E., Daselaar, S.M., Greenberg, D.L., Budde, M., Dolcos, F., LaBar, K.S. & Rubin, D.C. (2004). Brain activity during episodic retrieval of autobiographical and laboratory events: an fMRI study using a novel photo paradigm. *J Cogn Neurosci* 16(9): 1583-94.
- Cabeza, R. & St Jacques, P. (2007). Functional neuroimaging of autobiographical memory. *Trends Cogn Sci* 11(5): 219-27.
- Cahill, L. (2000). Emotional modulation of long-term memory storage in humans: adrenergic activation and the amygdala. In J.P. Aggleton (Ed.), *The amygdala: a functional analysis* (pp.425-445). Oxford: Oxford University Press.
- Cahill, L., Babinsky, R., Markowitsch, H.J. & McGaugh, J.L. (1995). The amygdala and emotional memory. *Nature* 377(6547): 295-6.
- Cahill, L., Haier, R.J., White, N.S., Fallon, J., Kilpatrick, L., Lawrence, C., Potkin, S.G. & Alkire, M.T. (2001). Sex-related difference in amygdala activity during emotionally influenced memory storage. *Neurobiol Learn Mem* 75(1): 1-9.
- Calabrese, P., Babinsky, R. & Markowitsch, H.J. (1997). Autobiographisches Gedächtnis - Interview. Bury St. Edmunds, Thames Valley Test Company.
- Calabrese, P., Markowitsch, H.J., Durwen, H.F., Widlitzek, H., Haupts, M., Holinka, B. & Gehlen, W. (1996). Right temporofrontal cortex as critical locus for the ecphory of old episodic memories. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 61(3): 304-10.
- Cavanna, A.E. & Trimble, M.R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain* 129(Pt 3): 564-83.
- Chabardes, S., Kahane, P., Minotti, L., Hoffmann, D. & Benabid, A.L. (2002). Anatomy of the temporal pole region. *Epileptic Disord* 4 Suppl 1: S9-15.
- Clayton, N.S., Griffiths, D.P., Emery, N.J. & Dickinson, A. (2001). Elements of episodic-like memory in animals. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1483-91.
- Conway, M.A. (1996). Autobiographical knowledge and autobiographical memories. In D. C. Rubin (Ed.), *Remembering our past: Studies in autobiographical memory* (pp.67-93). Cambridge: Cambridge University Press.
- Conway, M.A. (1997). Inventory experience memory identity. In J. W. Pennebaker, D. Paez & B. Rimae (Eds.), *Collective memory of political events: Social psychological perspectives* (pp.21-45). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates Inc.
- Conway, M.A. (2000a). Disruption and loss of autobiographical memory. In F. Boller und J. Grafman (Eds.), *Handbook of neuropsychology* (2) (pp.281-313). Amsterdam: Elsevier Publishers.
- Conway, M.A. (2001). Sensory-perceptual episodic memory and its context: autobiographical memory. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1375-84.
- Conway, M.A. & Pleydell-Pearce, C.W. (2000b). The construction of autobiographical memories in the self-memory system. *Psychol Rev* 107(2): 261-88.
- Conway, M.A., Pleydell-Pearce, C.W., Whitecross, S.E. & Sharpe, H. (2003). Neurophysiological correlates of memory for experienced and imagined events. *Neuropsychologia* 41(3): 334-40.
- Conway, M.A. & Rubin, D.C. (1993). The structure of autobiographical memory. In A. E. Collins, S.E. Gathercole, M.A. Conway & P.E.M. Morris (Eds.), *Theories of memory* (pp.103-137). Hove, UK: Lawrence Erlbaum Associates Inc.

- Conway, M.A., Turk, D.J., Miller, S.L., Logan, J., Nebes, R.D., Meltzer, C.C. & Becker, J.T. (1999). A positron emission tomography (PET) study of autobiographical memory retrieval. *Memory* 7(5-6): 679-702.
- Cowan, N. (1984). On short and long auditory stores. *Psychol Bull* 96(2): 341-70.
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behav Brain Sci* 24(1): 87-114; discussion 114-85.
- Crovitz, H.F. & Schiffmann, H. (1974). Frequency of episodic memories as a function of their age. *Bulletin of the Psychonomic Society* 4: 517-518.
- Damasio, A.R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 351(1346): 1413-20.
- Damasio, A.R., Eslinger, P.J., Damasio, H., Van Hoesen, G.W. & Cornell, S. (1985). Multimodal amnesic syndrome following bilateral temporal and basal forebrain damage. *Arch Neurol* 42(3): 252-9.
- Damasio, A.R., Tranel, D. & Damasio, H. (1991). Somatic markers and the guidance of behavior: theory and preliminary testing. In H.S. Levin, H.M. Eisenberg & A.L. Benton (Eds.), *Frontal Lobe Function and Dysfunction* (pp.217-229). New York: Oxford University Press.
- De Bellis, M.D., Keshavan, M.S., Beers, S.R., Hall, J., Frustaci, K., Masalehdan, A., Noll, J. & Boring, A.M. (2001). Sex differences in brain maturation during childhood and adolescence. *Cereb Cortex* 11(6): 552-7.
- Denkova, E., Botzung, A. & Manning, L. (2006a). Neural correlates of remembering/knowing famous people: an event-related fMRI study. *Neuropsychologia* 44(14): 2783-91.
- Denkova, E., Botzung, A., Scheiber, C. & Manning, L. (2006b). Implicit emotion during recollection of past events: a nonverbal fMRI study. *Brain Res* 1078(1): 143-50.
- Denkova, E., Botzung, A., Scheiber, C. & Manning, L. (2006c). Material-independent cerebral network of re-experiencing personal events: evidence from two parallel fMRI experiments. *Neurosci Lett* 407(1): 32-6.
- Dere, E., Kart-Teke, E., Huston, J.P. & De Souza Silva, M.A. (2006). The case for episodic memory in animals. *Neurosci Biobehav Rev* 30(8): 1206-24.
- Desgranges, B., Baron, J.C., de la Sayette, V., Petit-Taboué, M.C., Benali, K., Landeau, B., Lechevalier, B. & Eustache, F. (1998). The neural substrates of memory systems impairment in Alzheimer's disease. A PET study of resting brain glucose utilization. *Brain* 121 (Pt 4): 611-31.
- Desgranges, B., Baron, J.C., Lalevee, C., Giffard, B., Viader, F., de La Sayette, V. & Eustache, F. (2002). The neural substrates of episodic memory impairment in Alzheimer's disease as revealed by FDG-PET: relationship to degree of deterioration. *Brain* 125(Pt 5): 1116-24.
- Dolan, R.J. & Fletcher, P.F. (1999). Encoding and retrieval in human medial temporal lobes: an empirical investigation using functional magnetic resonance imaging (fMRI). *Hippocampus* 9(1): 25-34.
- Dolan, R.J., Lane, R., Chua, P. & Fletcher, P. (2000). Dissociable temporal lobe activations during emotional episodic memory retrieval. *Neuroimage* 11(3): 203-9.
- Dolcos, F., LaBar, K.S. & Cabeza, R. (2004). Dissociable effects of arousal and valence on prefrontal activity indexing emotional evaluation and subsequent memory: an event-related fMRI study. *Neuroimage* 23(1): 64-74.

- Douville, K., Woodard, J.L., Seidenberg, M., Miller, S.K., Leveroni, C.L., Nielson, K.A., Franczak, M., Antuono, P. & Rao, S.M. (2005). Medial temporal lobe activity for recognition of recent and remote famous names: an event-related fMRI study. *Neuropsychologia* 43(5): 693-703.
- Driessen, M., Beblo, T., Mertens, M., Piefke, M., Rullkoetter, N., Silva-Saavedra, A., Reddemann, L., Rau, H., Markowitsch, H.J., Wulff, H., Lange, W. & Woermann, F.G. (2004). Posttraumatic stress disorder and fMRI activation patterns of traumatic memory in patients with borderline personality disorder. *Biol Psychiatry* 55(6): 603-11.
- Dudukovic, N.M. & Wagner, A.D. (2007). Goal-dependent modulation of declarative memory: neural correlates of temporal recency decisions and novelty detection. *Neuropsychologia* 45(11): 2608-20.
- Duval, S. & Wicklund, R.A. (1973). Effects of objective self-awareness on attribution of causality. *Journal of Experimental Social Psychology* 9: 17-31.
- Ebbinghaus, H. (1885). *Über das Gedächtnis*. Leipzig: Duncker & Humblot.
- Eichenbaum, H. (2001a). The long and winding road to memory consolidation. *Nat Neurosci* 4(11): 1057-8.
- Eichenbaum, H. (2001b). The hippocampus and declarative memory: cognitive mechanisms and neural codes. *Behav Brain Res* 127(1-2): 199-207.
- Eslinger, P.J., Flaherty-Craig, C.V. & Benton, A.L. (2004). Developmental outcomes after early prefrontal cortex damage. *Brain Cogn* 55(1): 84-103.
- Eustache, F., Piolino, P., Giffard, B., Viader, F., De La Sayette, V., Baron, J.C. & Desgranges, B. (2004). 'In the course of time': a PET study of the cerebral substrates of autobiographical amnesia in Alzheimer's disease. *Brain* 127(Pt 7): 1549-60.
- Eyraud, R. & Caumer, J. (2000). *Ich habe vergessen, wer ich bin. Die Geschichte eines Mannes, der ganz von vorne beginnen mußte*. München: Piper Verlag GmbH.
- Fast, K., Fujiwara, E. & Markowitsch, H.J. (2004). Famous Faces Test, Hogrefe.
- Fast, K., Fujiwara, E. & Markowitsch, H.J. (2006). Bielefelder Autobiographischer Gedächtnistest, Lisse: Swets & Zeitlinger.
- Fink, G.R. (2003). In search of one's own past: the neural bases of autobiographical memories. *Brain* 126(Pt 7): 1509-10.
- Fink, G.R., Markowitsch, H.J., Reinkemeier, M., Bruckbauer, T., Kessler, J. & Heiss, W.D. (1996). Cerebral representation of one's own past: neural networks involved in autobiographical memory. *J Neurosci* 16(13): 4275-82.
- Fiske, K.E. & Pillemer, D.B. (2006). Adult recollections of earliest childhood dreams: a cross-cultural study. *Memory* 14(1): 57-67.
- Fivush, R. (2001). Owing experience: Developing subjective perspective in autobiographical narratives. In C. Moore und K. Lemmon (Eds.), *The self in time: Developmental perspectives* (pp.35-52). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Fletcher, P.C., Frith, C.D., Baker, S.C., Shallice, T., Frackowiak, R.S. & Dolan, R.J. (1995). The mind's eye--precuneus activation in memory-related imagery. *Neuroimage* 2(3): 195-200.
- Fletcher, P.C. & Henson, R.N. (2001). Frontal lobes and human memory: insights from functional neuroimaging. *Brain* 124(Pt 5): 849-81.
- Fletcher, P.C., Shallice, T., Frith, C.D., Frackowiak, R.S. & Dolan, R.J. (1998). The functional roles of prefrontal cortex in episodic memory. II. Retrieval. *Brain* 121 (Pt 7): 1249-56.
- Fonagy, P., Gergely, G., Jurist, E.L. & Target, M. (2004). *Affektregulierung, Mentalisierung und die Entwicklung des Selbst*. Stuttgart: Klett-Cotta.

- Franke, G.H. (2002). Die Symptom-Checkliste von L.R. Derogatis. Göttingen, Hogrefe.
- Frankland, P.W. & Bontempi, B. (2005). The organization of recent and remote memories. *Nat Rev Neurosci* 6(2): 119-30.
- Fransson, P. (2006). How default is the default mode of brain function? Further evidence from intrinsic BOLD signal fluctuations. *Neuropsychologia* 44(14): 2836-45.
- Frey, S. & Petrides, M. (2000). Orbitofrontal cortex: A key prefrontal region for encoding information. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97(15): 8723-7.
- Frey, S. & Petrides, M. (2002). Orbitofrontal cortex and memory formation. *Neuron* 36(1): 171-6.
- Friederici, A.D. (2002). Towards a neural basis of auditory sentence processing. *Trends Cogn Sci* 6(2): 78-84.
- Friederici, A.D. (2009). Pathways to language: fiber tracts in the human brain. *Trends Cogn Sci* 13(4): 175-81.
- Friston, K.J., Holmes, A., Worsley, K., Poline, J., Frith, C.D. & Frackowiack, R.S.J. (1995). Statistical parametric maps in functional imaging: A general linear approach. *Hum Brain Mapp* 2: 189-210.
- Fujii, T., Moscovitch, M. & Nadel, L. (2000). Consolidation, retrograde amnesia and the temporal lobe. In F. Boller, J. Grafman & L.S. Cermak (section editor) (Eds.), *The Handbook of Neuropsychology* (pp.223-250). Amsterdam: Elsevier.
- Fujita, F., Diener, E. & Sandvik, E. (1991). Gender differences in negative affect and well-being: the case for emotional intensity. *J Pers Soc Psychol* 61(3): 427-34.
- Galton, F. (1879). Psychometric experiments. *Brain* 2: 149-162.
- Gardiner, J.M. (2001). Episodic memory and autonoetic consciousness: a first-person approach. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1351-61.
- Gibson, K.R. (1991). Myelination and behavioral development: A comparative perspective of neoteny, altriciality and intelligence. In K.R. Gibson und A.C. Peterson (Eds.), *Brain maturation and cognitive development: Comparative and cross-cultural perspectives* (pp.29-63). New York: de Gruyter.
- Gilboa, A. (2004a). Autobiographical and episodic memory--one and the same? Evidence from prefrontal activation in neuroimaging studies. *Neuropsychologia* 42(10): 1336-49.
- Gilboa, A., Ramirez, J., Kohler, S., Westmacott, R., Black, S.E. & Moscovitch, M. (2005). Retrieval of autobiographical memory in Alzheimer's disease: relation to volumes of medial temporal lobe and other structures. *Hippocampus* 15(4): 535-50.
- Gilboa, A., Winocur, G., Grady, C.L., Hevenor, S.J. & Moscovitch, M. (2004b). Remembering our past: functional neuroanatomy of recollection of recent and very remote personal events. *Cereb Cortex* 14(11): 1214-25.
- Gogtay, N., Giedd, J.N., Lusk, L., Hayashi, K.M., Greenstein, D., Vaituzis, A.C., Nugent, T.F., 3rd, Herman, D.H., Clasen, L.S., Toga, A.W., Rapoport, J.L. & Thompson, P.M. (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101(21): 8174-9.
- Gogtay, N., Nugent, T.F., 3rd, Herman, D.H., Odonez, A., Greenstein, D., Hayashi, K.M., Clasen, L., Toga, A.W., Giedd, J.N., Rapoport, J.L. & Thompson, P.M. (2006). Dynamic mapping of normal human hippocampal development. *Hippocampus* 16(8): 664-72.
- Goldberg, E., Antin, S.P., Bilder, R.M., Jr., Gerstman, L.J., Hughes, J.E. & Mattis, S. (1981). Retrograde amnesia: possible role of mesencephalic reticular activation in long-term memory. *Science* 213(4514): 1392-4.

- Gopnik, A. & Graf, P. (1988). Knowing how you know: Young children's ability to identify and remember the sources of their beliefs. *Child Development* 59: 98-110.
- Grabowski, T.J., Damasio, H., Tranel, D., Ponto, L.L., Hichwa, R.D. & Damasio, A.R. (2001). A role for left temporal pole in the retrieval of words for unique entities. *Hum Brain Mapp* 13(4): 199-212.
- Grady, C.L., McIntosh, A.R., Beig, S. & Craik, F.I. (2001). An examination of the effects of stimulus type, encoding task, and functional connectivity on the role of right prefrontal cortex in recognition memory. *Neuroimage* 14(3): 556-71.
- Grafton, S.T., Fadiga, L., Arbib, M.A. & Rizzolatti, G. (1997). Premotor cortex activation during observation and naming of familiar tools. *Neuroimage* 6(4): 231-6.
- Graham, K.S., Lee, A.C., Brett, M. & Patterson, K. (2003). The neural basis of autobiographical and semantic memory: new evidence from three PET studies. *Cogn Affect Behav Neurosci* 3(3): 234-54.
- Griffith, H.R., Richardson, E., Pyzalski, R.W., Bell, B., Dow, C., Hermann, B.P. & Seidenberg, M. (2006). Memory for famous faces and the temporal pole: functional imaging findings in temporal lobe epilepsy. *Epilepsy Behav* 9(1): 173-80.
- Habib, R., Nyberg, L. & Tulving, E. (2003). Hemispheric asymmetries of memory: the HERA model revisited. *Trends Cogn Sci* 7(6): 241-245.
- Happaney, K., Zelazo, P.D. & Stuss, D.T. (2004). Development of orbitofrontal function: current themes and future directions. *Brain Cogn* 55(1): 1-10.
- Harley, K. & Reese, E. (1999). Origins of autobiographical memory. *Dev Psychol* 35(5): 1338-48.
- Harpaz-Rotem, I. & Hirst, W. (2005). The earliest memory in individuals raised in either traditional and reformed kibbutz or outside the kibbutz. *Memory* 13(1): 51-62.
- Hebb, D.O. (1949). *The organization of behavior*. New York: Wiley.
- Hering, E. (1870). Ueber das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Vortrag gehalten in der feierlichen Sitzung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien am XXX. Mai MDCCCLXXX. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft.
- Herpertz, S.C. (2003). Emotional processing in personality disorder. *Curr Psychiatry Rep* 5(1): 23-7.
- Hodges, J.R. & Graham, K.S. (1998). A reversal of the temporal gradient for famous person knowledge in semantic dementia: implications for the neural organisation of long-term memory. *Neuropsychologia* 36(8): 803-25.
- Holdstock, J.S., Mayes, A.R., Roberts, N., Cezayirli, E., Isaac, C.L., O'Reilly, R.C. & Norman, K.A. (2002). Under what conditions is recognition spared relative to recall after selective hippocampal damage in humans? *Hippocampus* 12(3): 341-51.
- Hornak, J., Bramham, J., Rolls, E.T., Morris, R.G., O'Doherty, J., Bullock, P.R. & Polkey, C.E. (2003). Changes in emotion after circumscribed surgical lesions of the orbitofrontal and cingulate cortices. *Brain* 126(Pt 7): 1691-712.
- Hornung, W.P., Feldmann, R., Klingberg, S., Buchkremer, G. & Reker, T. (1999). Long-term effects of a psychoeducational psychotherapeutic intervention for schizophrenic outpatients and their key-persons--results of a five-year follow-up. *Eur Arch Psychiatry Clin Neurosci* 249(3): 162-7.
- Howe, M. (2000). *The fate of early memories: Developmental science and the retention of childhood experiences*. Washington, DC, US: American Psychological Association.
- Howe, M.L. (2003). Memories from the cradle. *Current Directions in Psychological Sciences* 12(2): 62-65.

- Howe, M.L. & Courage, M.L. (1993). On resolving the enigma of infantile amnesia. *Psychol Bull* 113(2): 305-26.
- Huttenlocher, P.R. (1979). Synaptic density in human frontal cortex - developmental changes and effects of aging. *Brain Res* 163(2): 195-205.
- Huttenlocher, P.R. (1990). Morphometric study of human cerebral cortex development. *Neuropsychologia* 28(6): 517-27.
- Huttenlocher, P.R. & Dabholkar, A.S. (1997). Regional differences in synaptogenesis in human cerebral cortex. *J Comp Neurol* 387(2): 167-78.
- Hynes, C.A., Baird, A.A. & Grafton, S.T. (2006). Differential role of the orbital frontal lobe in emotional versus cognitive perspective-taking. *Neuropsychologia* 44(3): 374-83.
- Jack, F. & Hayne, H. (2007). Eliciting adults' earliest memories: does it matter how we ask the question? *Memory* 15(6): 647-63.
- Johnson, S.C., Baxter, L.C., Wilder, L.S., Pipe, J.G., Heiserman, J.E. & Prigatano, G.P. (2002). Neural correlates of self-reflection. *Brain* 125(Pt 8): 1808-14.
- Kagan, J. (1982). The emergence of self. *J Child Psychol Psychiatry* 23(4): 363-81.
- Kandel, E.R. (2001). The molecular biology of memory storage: a dialog between genes and synapses. *Biosci Rep* 21(5): 565-611.
- Kandel, E.R. (2004). The molecular biology of memory storage: a dialog between genes and synapses. *Biosci Rep* 24(4-5): 475-522.
- Kapur, N. & Brooks, D.J. (1999). Temporally-specific retrograde amnesia in two cases of discrete bilateral hippocampal pathology. *Hippocampus* 9(3): 247-54.
- Kapur, N., Young, A., Bateman, D. & Kennedy, P. (1989). Focal retrograde amnesia: a long term clinical and neuropsychological follow-up. *Cortex* 25(3): 387-402.
- Kapur, S., Craik, F.I., Tulving, E., Wilson, A.A., Houle, S. & Brown, G.M. (1994). Neuroanatomical correlates of encoding in episodic memory: levels of processing effect. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91(6): 2008-11.
- Kirwan, C.B., Bayley, P.J., Galvan, V.V. & Squire, L.R. (2008). Detailed recollection of remote autobiographical memory after damage to the medial temporal lobe. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105(7): 2676-80.
- Kitchener, E.G., Hodges, J.R. & McCarthy, R. (1998). Acquisition of post-morbid vocabulary and semantic facts in the absence of episodic memory. *Brain* 121 (Pt 7): 1313-27.
- Klein, S.B., German, T.P., Cosmides, L. & Gabriel, R. (2004). A theory of autobiographical memory: Necessary components and disorders resulting from their loss. *Social Cognition* 22(460-490).
- Klingberg, T., Vaidya, C.J., Gabrieli, J.D., Moseley, M.E. & Hedehus, M. (1999). Myelination and organization of the frontal white matter in children: a diffusion tensor MRI study. *Neuroreport* 10(13): 2817-21.
- Knowlton, B.J. & Squire, L.R. (1993). The learning of categories: parallel brain systems for item memory and category knowledge. *Science* 262(5140): 1747-9.
- Knowlton, B.J. & Squire, L.R. (1995). Remembering and knowing: two different expressions of declarative memory. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 21(3): 699-710.
- Kolb, B., Wilson, B. & Taylor, L. (1992). Developmental changes in the recognition and comprehension of facial expression: implications for frontal lobe function. *Brain Cogn* 20(1): 74-84.
- Konishi, S., Uchida, I., Okuaki, T., Machida, T., Shirouzu, I. & Miyashita, Y. (2002). Neural correlates of recency judgment. *J Neurosci* 22(21): 9549-55.
- Kopelman, M.D. & Kapur, N. (2001). The loss of episodic memories in retrograde amnesia: single-case and group studies. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1409-21.

- Kopelman, M.D., Wilson, B.A. & Baddeley, A.D. (1989). The autobiographical memory interview: a new assessment of autobiographical and personal semantic memory in amnesic patients. *J Clin Exp Neuropsychol* 11(5): 724-44.
- Kopelman, M.D., Wilson, B.A. & Baddeley, A.D. (1990). The autobiographical memory interview. Bury St. Edmunds, Thames Valley Test Company.
- Krampen, G. & Reichle, B. (2002). Frühes Erwachsenenalter. In R. Oerter und L. Montada (Eds.), *Entwicklungspsychologie* (pp.319-335). Weinheim: Beltz.
- Krause, B.J., Schmidt, D., Mottaghy, F.M., Taylor, J., Halsband, U., Herzog, H., Tellmann, L. & Muller-Gartner, H.W. (1999). Episodic retrieval activates the precuneus irrespective of the imagery content of word pair associates. A PET study. *Brain* 122 (Pt 2): 255-63.
- Kroll, N.E., Markowitsch, H.J., Knight, R.T. & von Cramon, D.Y. (1997). Retrieval of old memories: the temporofrontal hypothesis. *Brain* 120 (Pt 8): 1377-99.
- Krueger, F., Moll, J., Zahn, R., Heinecke, A. & Grafman, J. (2007). Event frequency modulates the processing of daily life activities in human medial prefrontal cortex. *Cereb Cortex* 17(10): 2346-53.
- Lang, P.J., Bradley, M.M. & Cuthbert, B.N. (1995). The International Affective Picture System (IAPS): Photographic slides. Gainesville, FL., University of Florida.
- Larsen, S.F., Thompson, C.P. & Hansen, T. (1996). Time in autobiographical memory. In D. C. Rubin (Ed.), *Remembering Our Past: Studies in Autobiographical Memory* Cambridge: Cambridge University Press.
- Leiner, H.C., Leiner, A.L. & Dow, R.S. (1995). The underestimated cerebellum. *Hum Brain Mapp* 2: 244-254.
- Lepage, M., Habib, R. & Tulving, E. (1998). Hippocampal PET activations of memory encoding and retrieval: the HIPER model. *Hippocampus* 8(4): 313-22.
- Lepow, B., Blunck, U., Schulze, K. & Ferstl, R. (1993). Der Kieler Altgedächtnistest: Neuentwicklung eines deutschsprachigen Famous Event- Tests zur Erfassung des Altgedächtnisses. *Diagnostica* 39: 240-256.
- Lepow, B. & Dierks, C. (1997). Diagnostik des Altgedächtnisses mit der endgültigen Lang- und Kurzform des "Kieler Altgedächtnistests". *Diagnostica* 43: 193-209.
- Leslie, A.M. (2000). "Theory of Mind" a mechanism of selective attention. In M.S. Gazzaniga (Ed.), *The New Cognitive Neurosciences* (pp.1235 - 1247). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Levine, B., Svoboda, E., Hay, J.F., Winocur, G. & Moscovitch, M. (2002). Aging and autobiographical memory: dissociating episodic from semantic retrieval. *Psychol Aging* 17(4): 677-89.
- Levine, B., Turner, G.R., Tisserand, D., Hevenor, S.J., Graham, S.J. & McIntosh, A.R. (2004). The functional neuroanatomy of episodic and semantic autobiographical remembering: a prospective functional MRI study. *J Cogn Neurosci* 16(9): 1633-46.
- Lewis, M. & Brooks-Gunn, J. (1979). *Social cognition and the acquisition of self*. New York: Plenum.
- Luciana, M. & Nelson, C.A. (1998). The functional emergence of prefrontally-guided working memory systems in four- to eight-year-old children. *Neuropsychologia* 36(3): 273-93.
- Macrae, C.N., Moran, J.M., Heatherton, T.F., Banfield, J.F. & Kelley, W.M. (2004). Medial prefrontal activity predicts memory for self. *Cereb Cortex* 14(6): 647-54.
- Madden, D.J., Turkington, T.G., Provenzale, J.M., Denny, L.L., Hawk, T.C., Gottlob, L.R. & Coleman, R.E. (1999). Adult age differences in the functional neuroanatomy of verbal recognition memory. *Hum Brain Mapp* 7(2): 115-35.

- Maddock, R.J. (1999). The retrosplenial cortex and emotion: new insights from functional neuroimaging of the human brain. *Trends Neurosci* 22(7): 310-6.
- Maddock, R.J. & Buonocore, M.H. (1997). Activation of left posterior cingulate gyrus by the auditory presentation of threat-related words: an fMRI study. *Psychiatry Res* 75(1): 1-14.
- Maddock, R.J., Garrett, A.S. & Buonocore, M.H. (2001). Remembering familiar people: the posterior cingulate cortex and autobiographical memory retrieval. *Neuroscience* 104(3): 667-76.
- Maguire, E.A. (2001). Neuroimaging studies of autobiographical event memory. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1441-51.
- Maguire, E.A. (2001c). The retrosplenial contribution to human navigation: a review of lesion and neuroimaging findings. *Scand J Psychol* 42(3): 225-38.
- Maguire, E.A. & Frith, C.D. (2003a). Aging affects the engagement of the hippocampus during autobiographical memory retrieval. *Brain* 126(Pt 7): 1511-23.
- Maguire, E.A. & Frith, C.D. (2003b). Lateral asymmetry in the hippocampal response to the remoteness of autobiographical memories. *J Neurosci* 23(12): 5302-7.
- Maguire, E.A. & Frith, C.D. (2004). The brain network associated with acquiring semantic knowledge. *Neuroimage* 22(1): 171-8.
- Maguire, E.A., Frith, C.D. & Morris, R.G. (1999). The functional neuroanatomy of comprehension and memory: the importance of prior knowledge. *Brain* 122 (Pt 10): 1839-50.
- Maguire, E.A., Henson, R.N., Mummery, C.J. & Frith, C.D. (2001b). Activity in prefrontal cortex, not hippocampus, varies parametrically with the increasing remoteness of memories. *Neuroreport* 12(3): 441-4.
- Maguire, E.A. & Mummery, C.J. (1999). Differential modulation of a common memory retrieval network revealed by positron emission tomography. *Hippocampus* 9(1): 54-61.
- Maguire, E.A., Vargha-Khadem, F. & Mishkin, M. (2001). The effects of bilateral hippocampal damage on fMRI regional activations and interactions during memory retrieval. *Brain* 124(Pt 6): 1156-70.
- Manns, J.R., Hopkins, R.O. & Squire, L.R. (2003). Semantic memory and the human hippocampus. *Neuron* 38(1): 127-33.
- Maratos, E.J., Dolan, R.J., Morris, J.S., Henson, R.N. & Rugg, M.D. (2001). Neural activity associated with episodic memory for emotional context. *Neuropsychologia* 39(9): 910-20.
- Marci, C.D., Glick, D.M., Loh, R. & Dougherty, D.D. (2007). Autonomic and prefrontal cortex responses to autobiographical recall of emotions. *Cogn Affect Behav Neurosci* 7(3): 243-50.
- Markowitsch, H.J. (1985). Der Fall H.M. im Dienste der Hirnforschung. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 38: 410-416.
- Markowitsch, H.J. (1995). Which brain regions are critically involved in the retrieval of old episodic memory? *Brain Res Brain Res Rev* 21(2): 117-27.
- Markowitsch, H.J. (1998). Differential contribution of right and left amygdala to affective information processing. *Behav Neurol* 11(4): 233-244.
- Markowitsch, H.J. (1999a). Functional neuroimaging correlates of functional amnesia. *Memory* 7(5-6): 561-83.
- Markowitsch, H.J. (1999b). *Gedächtnisstörungen*. Stuttgart: Kohlhammer.

- Markowitsch, H.J. (2000). Memory and Amnesia. In Mesulam M.- M. (Ed.), *Principles of cognitive and behavioral neurology* (pp.257-293). New York: Oxford University Press.
- Markowitsch, H.J. (2002). *Dem Gedächtnis auf der Spur. Vom Erinnern und Vergessen*. Darmstadt: Primus Verlag GmbH.
- Markowitsch, H.J. (2003a). Autonoetic consciousness. In T. Kircher und A. David (Eds.), *The Self in Neuroscience and Psychiatry* (pp.180-196). Cambridge: Cambridge University Press.
- Markowitsch, H.J. (2003b). Psychogenic amnesia. *Neuroimage* 20 Suppl 1: S132-8.
- Markowitsch, H.J., Calabrese, P., Haupts, M., Durwen, H.F., Liess, J. & Gehlen, W. (1993). Searching for the anatomical basis of retrograde amnesia. *J Clin Exp Neuropsychol* 15(6): 947-67.
- Markowitsch, H.J., Calabrese, P., Neufeld, H., Gehlen, W. & Durwen, H.F. (1999a). Retrograde amnesia for world knowledge and preserved memory for autobiographic events. A case report. *Cortex* 35(2): 243-52.
- Markowitsch, H.J., Emmans, D., Irle, E., Streicher, M. & Preilowski, B. (1985). Cortical and subcortical afferent connections of the primate's temporal pole: a study of rhesus monkeys, squirrel monkeys, and marmosets. *J Comp Neurol* 242(3): 425-58.
- Markowitsch, H.J., Reinkemeier, M., Thiel, A., Kessler, J., Koyuncu, A. & Heiss, W.D. (1999b). Autobiographical memory activates the right amygdala and temporo-frontal link- A PET-study. *Acta Neurobiologiae Experimentalis* 59: 219.
- Markowitsch, H.J., Thiel, A., Reinkemeier, M., Kessler, J., Koyuncu, A. & Heiss, W.D. (2000). Right amygdalar and temporo-frontal activation during autobiographic, but not during fictitious memory retrieval. *Behav Neurol* 12(4): 181-190.
- Markowitsch, H.J., Vandekerckhove, M.M., Lanfermann, H. & Russ, M.O. (2003c). Engagement of lateral and medial prefrontal areas in the ephory of sad and happy autobiographical memories. *Cortex* 39(4-5): 643-65.
- Markowitsch, H.J. & Welzer, H. (2005). *Das autobiographische Gedächtnis. Hirnorganische Grundlagen und biosoziale Entwicklung*. Stuttgart: Klett-Cotta.
- Marr, D. (1970). A theory for cerebral neocortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 176(43): 161-234.
- Marr, D. (1971). Simple memory: a theory for archicortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 262(841): 23-81.
- Martin, A., Wiggs, C.L., Ungerleider, L.G. & Haxby, J.V. (1996). Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature* 379(6566): 649-52.
- Mayes, A.R., Downes, J.J., McDonald, C., Poole, V., Rooke, S., Sagar, H.J. & Meudell, P.R. (1994). Two tests for assessing remote public knowledge: a tool for assessing retrograde amnesia. *Memory* 2(2): 183-210.
- Mayes, A.R. & Montaldi, D. (2001). Exploring the neural bases of episodic and semantic memory: the role of structural and functional neuroimaging. *Neurosci Biobehav Rev* 25(6): 555-73.
- McAndrews, M.P. & Milner, B. (1991). The frontal cortex and memory for temporal order. *Neuropsychologia* 29(9): 849-59.
- McCormack, T. & Hoerl, C. (2001). The child in time: Episodic memory and the concept of the past. In C. Moore & K. Lemmon (Eds.), *The self in time: Developmental Issues*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- McDermott, K.B., Buckner, R.L., Petersen, S.E., Kelley, W.M. & Sanders, A.L. (1999). Set- and code-specific activation in frontal cortex: an fMRI study of encoding and retrieval of faces and words. *J Cogn Neurosci* 11(6): 631-40.
- McGaugh, J.L. (2000). Memory--a century of consolidation. *Science* 287(5451): 248-51.

- McGaugh, J.L. (2002). Memory consolidation and the amygdala: a systems perspective. *Trends Neurosci* 25(9): 456.
- McGaugh, J.L., McIntyre, C.K. & Power, A.E. (2002). Amygdala modulation of memory consolidation: interaction with other brain systems. *Neurobiol Learn Mem* 78(3): 539-52.
- McGaugh, J.L. & Roozendaal, B. (2002). Role of adrenal stress hormones in forming lasting memories in the brain. *Curr Opin Neurobiol* 12(2): 205-10.
- McKinnon, M.C., Black, S.E., Miller, B., Moscovitch, M. & Levine, B. (2006). Autobiographical memory in semantic dementia: implication for theories of limbic-neocortical interaction in remote memory. *Neuropsychologia* 44(12): 2421-9.
- McKinnon, M.C., Nica, E.I., Sengdy, P., Kovacevic, N., Moscovitch, M., Freedman, M., Miller, B.L., Black, S.E. & Levine, B. (2008). Autobiographical memory and patterns of brain atrophy in frontotemporal lobar degeneration. *J Cogn Neurosci* 20(10): 1839-53.
- Menon, R.S., Ogawa, S., Kim, S.G., Ellermann, J.M., Merkle, H., Tank, D.W. & Ugurbil, K. (1992). Functional brain mapping using magnetic resonance imaging. Signal changes accompanying visual stimulation. *Invest Radiol* 27 Suppl 2: S47-53.
- Mesulam, M.M. (2000). Behavioral neuroanatomy: Large-scale networks, association cortex, frontal syndromes, the limbic system, and hemispheric specializations. In M. M. Mesulam (Ed.), *Principles of Behavioral and Cognitive Neurology* (pp.1-121). New York: Oxford University Press.
- Miller, B.L., Seeley, W.W., Mychack, P., Rosen, H.J., Mena, I. & Boone, K. (2001a). Neuroanatomy of the self: evidence from patients with frontotemporal dementia. *Neurology* 57(5): 817-21.
- Miller, G.A. (1956). The magical number seven plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. *Psychol Rev* 63(2): 81-97.
- Miller, L.A., Caine, D., Harding, A., Thompson, E.J., Large, M. & Watson, J.D. (2001b). Right medial thalamic lesion causes isolated retrograde amnesia. *Neuropsychologia* 39(10): 1037-46.
- Miller, L.A., Caine, D. & Watson, J.D. (2003). A role for the thalamus in memory for unique entities. *Neurocase* 9(6): 504-14.
- Milner, B. (1959). The memory defect in bilateral hippocampal lesions. *Psychiatr Res Rep Am Psychiatr Assoc* No 11: 43-58.
- Milner, B., Corsi, P. & Leonard, G. (1991). Frontal-lobe contribution to recency judgements. *Neuropsychologia* 29(6): 601-18.
- Milner, B., Petrides, M. & Smith, M.L. (1985). Frontal lobes and the temporal organization of memory. *Hum Neurobiol* 4(3): 137-42.
- Moran, J.M., Macrae, C.N., Heatherton, T.F., Wyland, C.L. & Kelley, W.M. (2006). Neuroanatomical evidence for distinct cognitive and affective components of self. *J Cogn Neurosci* 18(9): 1586-94.
- Moran, M.A., Mufson, E.J. & Mesulam, M.M. (1987). Neural inputs into the temporopolar cortex of the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 256(1): 88-103.
- Morin, A. (2007). Self-awareness and the left hemisphere: the dark side of selectively reviewing the literature. *Cortex* 43(8): 1068-73; discussion 1074-82.
- Morin, A. & Michaud, J. (2007). Self-awareness and the left inferior frontal gyrus: inner speech use during self-related processing. *Brain Res Bull* 74(6): 387-96.
- Moscovitch, M. & Nadel, L. (1998). Consolidation and the hippocampal complex revisited: in defense of the multiple-trace model. *Curr Opin Neurobiol* 8(2): 297-300.

- Moscovitch, M. & Nadel, L. (1999). Multiple-trace theory and semantic dementia: Response to K.S. Graham (1999). *Trends Cogn Sci* 3(3): 87-89.
- Moscovitch, M., Rosenbaum, R.S., Gilboa, A., Addis, D.R., Westmacott, R., Grady, C., McAndrews, M.P., Levine, B., Black, S., Winocur, G. & Nadel, L. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *J Anat* 207(1): 35-66.
- Nadel, L., Campbell, J. & Ryan, L. (2007). Autobiographical memory retrieval and hippocampal activation as a function of repetition and the passage of time. *Neural Plast* 2007: 90472.
- Nadel, L. & Land, C. (2000a). Memory traces revisited. *Nat Rev Neurosci* 1(3): 209-12.
- Nadel, L. & Moscovitch, M. (1997). Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Curr Opin Neurobiol* 7(2): 217-27.
- Nadel, L., Samsonovich, A., Ryan, L. & Moscovitch, M. (2000b). Multiple trace theory of human memory: computational, neuroimaging, and neuropsychological results. *Hippocampus* 10(4): 352-68.
- Nadel, L. & Zola-Morgan, S. (1984). Infantile amnesia: A neurobiological perspective. In M. Moscovitch (Ed.), *Infant memory: Its relation to normal and pathological memory in humans and other animals* (pp.145-172). New York: Plenum Press.
- Nelson, K. (1989). *Narratives from the crib*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Nelson, K. (1992). Emergence of autobiographical memory at age 4. *Human Development* 35: 172-177.
- Nelson, K. (1993). The physiological and social origins of autobiographical memory. *Psychol Sci* 4: 7-14.
- Nelson, K. (1996). *Language in cognitive development: The emergence of the mediated mind*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Nelson, K. & Fivush, R. (2000). Socialization of memory. In E. Tulving und F.I.M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* (pp.283-295). Oxford: Oxford University Press.
- Nelson, K. & Fivush, R. (2004). The emergence of autobiographical memory: A social-cultural developmental theory. *Psychol Review* 111: 486-511.
- Newcombe, N.S., Lloyd, M.E. & Ratliff, K.R. (2007). Development of episodic and autobiographical memory: a cognitive neuroscience perspective. *Adv Child Dev Behav* 35: 37-85.
- Niki, K. & Luo, J. (2002). An fMRI study on the time-limited role of the medial temporal lobe in long-term topographical autobiographic memory. *J Cogn Neurosci* 14(3): 500-7.
- Nolde, S.F., Johnson, M.K. & D'Esposito, M. (1998). Left prefrontal activation during episodic remembering: an event-related fMRI study. *Neuroreport* 9(15): 3509-14.
- Noppeney, U. & Price, C.J. (2002). Retrieval of visual, auditory, and abstract semantics. *Neuroimage* 15(4): 917-26.
- Northoff, G., Heinzel, A., de Greck, M., Bermanpohl, F., Dobrowolny, H. & Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain--a meta-analysis of imaging studies on the self. *Neuroimage* 31(1): 440-57.
- Nyberg, L., Forkstam, C., Petersson, K.M., Cabeza, R. & Ingvar, M. (2002). Brain imaging of human memory systems: between-systems similarities and within-system differences. *Brain Res Cogn Brain Res* 13(2): 281-92.
- Nyberg, L., Marklund, P., Persson, J., Cabeza, R., Forkstam, C., Petersson, K.M. & Ingvar, M. (2003). Common prefrontal activations during working memory, episodic memory, and semantic memory. *Neuropsychologia* 41(3): 371-7.

- Nyberg, L., McIntosh, A.R., Cabeza, R., Habib, R., Houle, S. & Tulving, E. (1996). General and specific brain regions involved in encoding and retrieval of events: what, where, and when. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93(20): 11280-5.
- Ogawa, S., Menon, R.S., Tank, D.W., Kim, S.G., Merkle, H., Ellermann, J.M. & Ugurbil, K. (1993). Functional brain mapping by blood oxygenation level-dependent contrast magnetic resonance imaging. A comparison of signal characteristics with a biophysical model. *Biophys J* 64(3): 803-12.
- Ogawa, S., Tank, D.W., Menon, R., Ellermann, J.M., Kim, S.G., Merkle, H. & Ugurbil, K. (1992). Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: functional brain mapping with magnetic resonance imaging. *Proc Natl Acad Sci U S A* 89(13): 5951-5.
- O'Kane, G., Kensinger, E.A. & Corkin, S. (2004). Evidence for semantic learning in profound amnesia: an investigation with patient H.M. *Hippocampus* 14(4): 417-25.
- O'Keefe, J. & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Oxford University Press.
- Olson, I.R., Plotzker, A. & Ezzyat, Y. (2007). The Enigmatic temporal pole: a review of findings on social and emotional processing. *Brain* 130(Pt 7): 1718-31.
- O'Neill, D.K. & Gopnik, A. (1991). Young children's ability to identify the sources of their beliefs. *Dev Psychol* 27: 390-397.
- Papez, J.W. (1937). A proposed mechanism of emotion. *Archives of Neurology and Psychiatry* 38: 725-743.
- Pelletier, M., Bouthillier, A., Levesque, J., Carrier, S., Breault, C., Paquette, V., Mensour, B., Leroux, J.M., Beaudoin, G., Bourgouin, P. & Beauregard, M. (2003). Separate neural circuits for primary emotions? Brain activity during self-induced sadness and happiness in professional actors. *Neuroreport* 14(8): 1111-6.
- Perner, J. (1991). *Understanding the representational mind*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Perner, J. (2001). Episodic memory: Essential distinctions and developmental implications. In C. Moore und K. Lemmon (Eds.), *The self in time: Developmental perspectives* (pp.181–202). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Perner, J. & Ruffman, T. (1995). Episodic memory and auto-noetic consciousness: Developmental evidence and a theory of childhood amnesia. *Journal of Experimental Child Psychology* 59: 516-548.
- Pessoa, L. (2008). On the relationship between emotion and cognition. *Nat Rev Neurosci* 9(2): 148-58.
- Petersen, S.E., Fox, P.T., Posner, M.I., Mintun, M. & Raichle, M.E. (1988). Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature* 331(6157): 585-9.
- Peterson, C. (2002). Children's long-term memory for autobiographical events. *Developmental Review* 22: 370-402.
- Peterson, C., Grant, V.V. & Boland, L.D. (2005). Childhood amnesia in children and adolescents: their earliest memories. *Memory* 13(6): 622-37.
- Pfefferbaum, A., Mathalon, D.H., Sullivan, E.V., Rawles, J.M., Zipursky, R.B. & Lim, K.O. (1994). A quantitative magnetic resonance imaging study of changes in brain morphology from infancy to late adulthood. *Arch Neurol* 51(9): 874-87.
- Phan, K.L., Wager, T., Taylor, S.F. & Liberzon, I. (2002). Functional neuroanatomy of emotion: a meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *Neuroimage* 16(2): 331-48.

- Piefke, M. & Fink, G.R. (2005a). Recollections of one's own past: the effects of aging and gender on the neural mechanisms of episodic autobiographical memory. *Anat Embryol (Berl)* 210(5-6): 497-512.
- Piefke, M., Weiss, P.H., Markowitsch, H.J. & Fink, G.R. (2005b). Gender differences in the functional neuroanatomy of emotional episodic autobiographical memory. *Hum Brain Mapp* 24(4): 313-24.
- Piefke, M., Weiss, P.H., Zilles, K., Markowitsch, H.J. & Fink, G.R. (2003). Differential remoteness and emotional tone modulate the neural correlates of autobiographical memory. *Brain* 126(Pt 3): 650-68.
- Pillemer, D.B. & White, S.H. (1989). Childhood events recalled by children and adults. *Adv Child Dev Behav* 21: 297-340.
- Piolino, P., Chetelat, G., Matuszewski, V., Landeau, B., Mezenge, F., Viader, F., de la Sayette, V., Eustache, F. & Desgranges, B. (2007a). In search of autobiographical memories: A PET study in the frontal variant of frontotemporal dementia. *Neuropsychologia* 45(12): 2730-43.
- Piolino, P., Desgranges, B., Benali, K. & Eustache, F. (2002). Episodic and semantic remote autobiographical memory in ageing. *Memory* 10(4): 239-57.
- Piolino, P., Desgranges, B., Clarys, D., Guillery-Girard, B., Tacconnat, L., Isingrini, M. & Eustache, F. (2006). Autobiographical memory, auto-nostalgia, and self-perspective in aging. *Psychol Aging* 21(3): 510-25.
- Piolino, P., Desgranges, B., Manning, L., North, P., Jokic, C. & Eustache, F. (2007b). Autobiographical memory, the sense of recollection and executive functions after severe traumatic brain injury. *Cortex* 43(2): 176-95.
- Piolino, P., Giffard-Quillon, G., Desgranges, B., Chetelat, G., Baron, J.C. & Eustache, F. (2004). Re-experiencing old memories via hippocampus: a PET study of autobiographical memory. *Neuroimage* 22(3): 1371-83.
- Poettrich, K., Weiss, P.H., Werner, A., Lux, S., Donix, M., Gerber, J., von Kummer, R., Fink, G.R. & Holthoff, V.A. (2007). Altered neural network supporting declarative long-term memory in mild cognitive impairment. *Neurobiol Aging*.
- Poldrack, R.A., Clark, J., Pare-Blagoev, E.J., Shohamy, D., Creso Moyano, J., Myers, C. & Gluck, M.A. (2001). Interactive memory systems in the human brain. *Nature* 414(6863): 546-50.
- Povinelli, D.J. (1995). The unduplicated self. In P. Rochat (Ed.), *The self in early infancy* (pp.161-192). Amsterdam: Elsevier.
- Povinelli, D.J., Landau, K.R. & Perilloux, H.K. (1996). Self-recognition in young children using delayed versus live feedback: evidence of a developmental asynchrony. *Child Dev* 67(4): 1540-54.
- Pritzel, M., Brand, M. & Markowitsch, H.J. (2003). *Gehirn und Verhalten: Ein Grundkurs der physiologischen Psychologie*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Raichle, M.E., MacLeod, A.M., Snyder, A.S., Powers, W.J. & Gusnard, D.A. (2001). A default mode of brain function. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98(no.2): 676-682.
- Rajah, M.N. & McIntosh, A.R. (2005). Overlap in the functional neural systems involved in semantic and episodic memory retrieval. *J Cogn Neurosci* 17(3): 470-82.
- Ranganath, C., Heller, A.S. & Wilding, E.L. (2007). Dissociable correlates of two classes of retrieval processing in prefrontal cortex. *Neuroimage* 35(4): 1663-73.
- Reber, P.J., Knowlton, B.J. & Squire, L.R. (1996). Dissociable properties of memory systems: differences in the flexibility of declarative and nondeclarative knowledge. *Behav Neurosci* 110(5): 861-71.

- Reed, J.M. & Squire, L.R. (1998). Retrograde amnesia for facts and events: findings from four new cases. *J Neurosci* 18(10): 3943-54.
- Reese, E., Haden, C.A. & Fivush, R. (1993). Mother-child conversations about the past: Relationships of style and memory over time. *Cognitive Development* 8: 403-430.
- Reinhold, N., Kühnel, S., Brand, M. & Markowitsch, H.J. (2006). Functional Neuroimaging in Memory and Memory Disturbances. *Current Medical Imaging Reviews* 2(1): 35-57.
- Rekkas, P.V. & Constable, R.T. (2005a). Evidence that autobiographic memory retrieval does not become independent of the hippocampus: an fMRI study contrasting very recent with remote events. *J Cogn Neurosci* 17(12): 1950-61.
- Rekkas, P.V., Westerveld, M., Skudlarski, P., Zumer, J., Pugh, K., Spencer, D.D. & Constable, R.T. (2005b). Neural correlates of temporal-order judgments versus those of spatial-location: deactivation of hippocampus may facilitate spatial performance. *Brain Cogn* 59(2): 103-13.
- Rempel-Clower, N.L., Zola, S.M., Squire, L.R. & Amaral, D.G. (1996). Three cases of enduring memory impairment after bilateral damage limited to the hippocampal formation. *J Neurosci* 16(16): 5233-55.
- Ribot, T. (1882). *Diseases of memory*. New York: D. Appleton and Co.
- Ritchie, J. (1984). Physiological basis of conduction in myelinated nerve fibers. In P. Morell (Ed.), *Myelin* (pp.117-145). New York: Plenum.
- Robinson, J.A. (1976). Sampling autobiographical memory. *Cognitive Psychology* 8(4): 578-595.
- Rosenbaum, R.S., Winocur, G. & Moscovitch, M. (2001). New views on old memories: re-evaluating the role of the hippocampal complex. *Behav Brain Res* 127(1-2): 183-97.
- Rosenzweig, M.R., Bennett, E.L., Colombo, P.J., Lee, D.W. & Serrano, P.A. (1993). Short-term, intermediate-term, and long-term memories. *Behav Brain Res* 57(2): 193-8.
- Rovee-Collier, C., Hayne, H. & Colombo, M. (2001). *The development of implicit and explicit memory*. Amsterdam: John Benjamins.
- Rubia, K., Overmeyer, S., Taylor, E., Brammer, M., Williams, S.C., Simmons, A., Andrew, C. & Bullmore, E.T. (2000). Functional frontalisation with age: mapping neurodevelopmental trajectories with fMRI. *Neurosci Biobehav Rev* 24(1): 13-9.
- Rubin, D.C. (2000). The distribution of early childhood memories. *Memory* 8(4): 265-9.
- Ryan, L., Cox, C., Hayes, S.M. & Nadel, L. (2008). Hippocampal activation during episodic and semantic memory retrieval: comparing category production and category cued recall. *Neuropsychologia* 46(8): 2109-21.
- Ryan, L., Nadel, L., Keil, K., Putnam, K., Schnyer, D., Trouard, T. & Moscovitch, M. (2001). Hippocampal complex and retrieval of recent and very remote autobiographical memories: evidence from functional magnetic resonance imaging in neurologically intact people. *Hippocampus* 11(6): 707-14.
- Sampaio, R.C. (2001). Myelination in the developing human brain. In C. Nelson und M. Luciana (Eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (pp.35-44). Cambridge, MA: MIT Press.
- Schacter, D.L., Alpert, N.M., Savage, C.R., Rauch, S.L. & Albert, M.S. (1996). Conscious recollection and the human hippocampal formation: evidence from positron emission tomography. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93(1): 321-5.
- Schacter, D.L. & Moscovitch, M. (1984). Infants, amnesics and dissociable memory systems. In M. Moscovitch (Ed.), *Infant memory: Its relation to normal and pathological memory in humans and other animals* (pp.173-216). New York: Plenum Press.

- Schacter, D.L. & Wagner, A.D. (1999). Medial temporal lobe activations in fMRI and PET studies of episodic encoding and retrieval. *Hippocampus* 9(1): 7-24.
- Schmahmann, J.D. & Sherman, J.C. (1998). The cerebellar cognitive affective syndrome. *Brain* 121 (Pt 4): 561-79.
- Schmidtke, K. & Vollmer-Scholck, H. (1999). Autobiographisches Altgedächtnisinventar und semantisches Altgedächtnisinventar. *Zeitschrift für Neuropsychologie* 10: 13-23.
- Schuri, U. (1988). Lernen und Gedächtnis. In D. Von Cramon und J. Zihl (Eds.), *Neuropsychologische Rehabilitation. Grundlagen-Diagnostik-Behandlungsverfahren* (215-247) Berlin: Springer.
- Scoville, W.B. & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 20(1): 11-21.
- Segalowitz, S.J. & Davies, P.L. (2004). Charting the maturation of the frontal lobe: an electrophysiological strategy. *Brain Cogn* 55(1): 116-33.
- Seitz, R.J., Nickel, J. & Azari, N.P. (2006). Functional modularity of the medial prefrontal cortex: involvement in human empathy. *Neuropsychology* 20(6): 743-51.
- Serres, L. (2001). Morphological changes of the human hippocampal formation from midgestation to early childhood. In K. Nelson und M. Luciana (Eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (pp.45-58). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Shah, N.J., Marshall, J.C., Zafiris, O., Schwab, A., Zilles, K., Markowitsch, H.J. & Fink, G.R. (2001). The neural correlates of person familiarity. A functional magnetic resonance imaging study with clinical implications. *Brain* 124(Pt 4): 804-15.
- Shamay-Tsoory, S.G., Tomer, R., Goldsher, D., Berger, B.D. & Aharon-Peretz, J. (2004). Impairment in cognitive and affective empathy in patients with brain lesions: anatomical and cognitive correlates. *J Clin Exp Neuropsychol* 26(8): 1113-27.
- Shimamura, A.P., Janowsky, J.S. & Squire, L.R. (1990). Memory for the temporal order of events in patients with frontal lobe lesions and amnesic patients. *Neuropsychologia* 28(8): 803-13.
- Shimamura, A.P. & Squire, L.R. (1987). A neuropsychological study of fact memory and source amnesia. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 13(3): 464-73.
- Sinz, R. (1979). *Neurobiologie des Gedächtnis*. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Skowronski, J.J., Walker, W.R. & Betz, A.L. (2003). Ordering our world: An examination of time in autobiographical memory. *Memory* 11(3): 247-60.
- Smith, A.P., Henson, R.N., Dolan, R.J. & Rugg, M.D. (2004). fMRI correlates of the episodic retrieval of emotional contexts. *Neuroimage* 22(2): 868-78.
- Sowell, E.R., Delis, D., Stiles, J. & Jernigan, T.L. (2001). Improved memory functioning and frontal lobe maturation between childhood and adolescence: a structural MRI study. *J Int Neuropsychol Soc* 7(3): 312-22.
- Spiers, H.J., Maguire, E.A. & Burgess, N. (2001). Hippocampal amnesia. *Neurocase* 7(5): 357-82.
- Spreng, R.N., Mar, R.A. & Kim, A.S. (2008). The Common Neural Basis of Autobiographical Memory, Propection, Navigation, Theory of Mind and the Default Mode: A Quantitative Meta-analysis. *J Cogn Neurosci*.
- Squire, L.R. (1982). The neuropsychology of human memory. *Annu Rev Neurosci* 5: 241-73.
- Squire, L.R. (1987). *Memory and Brain*. New York: Oxford University Press.
- Squire, L.R. (2004). Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiol Learn Mem* 82(3): 171-7.
- Squire, L.R. & Alvarez, P. (1995a). Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Curr Opin Neurobiol* 5: 169-177.

- Squire, L.R. & Bayley, P.J. (2007). The neuroscience of remote memory. *Curr Opin Neurobiol* 17(2): 185-96.
- Squire, L.R., Haist, F. & Shimamura, A.P. (1989). The neurology of memory: quantitative assessment of retrograde amnesia in two groups of amnesic patients. *J Neurosci* 9(3): 828-39.
- Squire, L.R., Knowlton, B. & Musen, G. (1993). The structure and organization of memory. *Annu Rev Psychol* 44: 453-95.
- Squire, L.R. & Knowlton, B.J. (1995b). Learning about categories in the absence of memory. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92(26): 12470-4.
- Squire, L.R. & Knowlton, B.J. (2000). The medial temporal lobe, the hippocampus and the memory system of the brain. In M.S. Gazzaniga (Ed.), *The new cognitive neurosciences* (2nd edition) (pp.765-779). Cambridge MA: MIT Press.
- Squire, L.R., Stark, C.E. & Clark, R.E. (2004). The medial temporal lobe. *Annu Rev Neurosci* 27: 279-306.
- Squire, L.R. & Zola, S.M. (1998). Episodic memory, semantic memory, and amnesia. *Hippocampus* 8(3): 205-11.
- Squire, L.R. & Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe memory system. *Science* 253(5026): 1380-6.
- St Jacques, P., Rubin, D.C., LaBar, K.S. & Cabeza, R. (2008). The short and long of it: neural correlates of temporal-order memory for autobiographical events. *J Cogn Neurosci* 20(7): 1327-41.
- Steinvorth, S., Corkin, S. & Halgren, E. (2006). Ecphory of autobiographical memories: an fMRI study of recent and remote memory retrieval. *Neuroimage* 30(1): 285-98.
- Steinvorth, S., Levine, B. & Corkin, S. (2005). Medial temporal lobe structures are needed to re-experience remote autobiographical memories: evidence from H.M. and W.R. *Neuropsychologia* 43(4): 479-96.
- Stevens, M. (1979). Famous Personality Test: A test for measuring memory. *Bulletin of the British Psychological Society*. 32: 211.
- Stracciari, A., Mattarozzi, K., Fonti, C. & Guarino, M. (2005). Functional focal retrograde amnesia: lost access to abstract autobiographical knowledge? *Memory* 13(7): 690-9.
- Stuss, D.T. (1991). Self, awareness and the frontal lobes: A neuropsychological perspective. In J. Strauss und G.R. Goethals (Eds.), *The self: Interdisciplinary approaches* (pp.255-278). New York: Springer.
- Stuss, D.T. & Anderson, V. (2004). The frontal lobes and theory of mind: developmental concepts from adult focal lesion research. *Brain Cogn* 55(1): 69-83.
- Suddendorf, T. & Busby, J. (2003). Mental time travel in animals? *Trends Cogn Sci* 7(9): 391-396.
- Sugiura, M., Shah, N.J., Zilles, K. & Fink, G.R. (2005). Cortical representations of personally familiar objects and places: functional organization of the human posterior cingulate cortex. *J Cogn Neurosci* 17(2): 183-98.
- Summerfield, J.J., Hassabis, D. & Maguire, E.A. (2009). Cortical midline involvement in autobiographical memory. *Neuroimage* 44(3): 1188-200.
- Svoboda, E. & Levine, B. (2009). The effects of rehearsal on the functional neuroanatomy of episodic autobiographical and semantic remembering: a functional magnetic resonance imaging study. *J Neurosci* 29(10): 3073-82.
- Svoboda, E., McKinnon, M.C. & Levine, B. (2006). The functional neuroanatomy of autobiographical memory: A meta-analysis. *Neuropsychologia* 44: 2189-2208.

- Thompson, P.M., Giedd, J.N., Woods, R.P., MacDonald, D., Evans, A.C. & Toga, A.W. (2000). Growth patterns in the developing brain detected by using continuum mechanical tensor maps. *Nature* 404(6774): 190-3.
- Thompson-Schill, S.L. (2003). Neuroimaging studies of semantic memory: inferring "how" from "where". *Neuropsychologia* 41(3): 280-92.
- Tranel, D. & Jones, R.D. (2006). Knowing "what" and knowing "when". *J Clin Exp Neuropsychol* 28(1): 43-66.
- Tsukiura, T., Fujii, T., Okuda, J., Ohtake, H., Kawashima, R., Itoh, M., Fukuda, H. & Yamadori, A. (2002). Time-dependent contribution of the hippocampal complex when remembering the past: a PET study. *Neuroreport* 13(17): 2319-23.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In Tulving E. und Donaldson W. (Eds.), *Organization of memory* (pp.382-402). New York, NY: Academic Press Inc.
- Tulving, E. (1983). *Elements of episodic memory*. Cambridge: Oxford University Press.
- Tulving, E. (1985). How many memory systems are there? *American Psychologist* 40(4): 385-398.
- Tulving, E. (1989). Remembering and knowing the past. *American Scientist* 77: 361-367.
- Tulving, E. (1991). Concepts of human memory. In L. Squire, G. Lynch, N.M. Weinberger & J.L. McGaugh (Eds.), *Memory: Organization and Locus of Change* (pp.3-32). New York: Oxford University Press.
- Tulving, E. (1995). Organization of memory: Quo vadis? In M.S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp.839-847). Cambridge: MIT Press.
- Tulving, E. (2001). Episodic memory and common sense: how far apart? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1505-15.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annu Rev Psychol* 53: 1-25.
- Tulving, E. (2005). Episodic Memory and Autonoesis: Uniquely Human? In H. Terrace und J. Metcalfe (Eds.), *The missing link in cognition: Evolution of self-knowing consciousness* (pp.3-56). New York: Oxford University Press.
- Tulving, E., Kapur, S., Craik, F.I., Moscovitch, M. & Houle, S. (1994a). Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91(6): 2016-20.
- Tulving, E., Kapur, S., Markowitsch, H.J., Craik, F.I., Habib, R. & Houle, S. (1994b). Neuroanatomical correlates of retrieval in episodic memory: auditory sentence recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91(6): 2012-5.
- Tulving, E. & Markowitsch, H.J. (1998). Episodic and declarative memory: role of the hippocampus. *Hippocampus* 8(3): 198-204.
- Tulving, E., Markowitsch, H.J., Kapur, S., Habib, R. & Houle, S. (1994c). Novelty encoding networks in the human brain: positron emission tomography data. *Neuroreport* 5(18): 2525-8.
- Tulving, E., Schacter, D.L., McLachlan, D.R. & Moscovitch, M. (1988). Priming of semantic autobiographical knowledge: a case study of retrograde amnesia. *Brain Cogn* 8(1): 3-20.
- Vandekerckhove, M.M., Markowitsch, H.J., Mertens, M. & Woermann, F.G. (2005). Bi-hemispheric engagement in the retrieval of autobiographical episodes. *Behav Neurol* 16(4): 203-10.
- Vandenberghe, R., Price, C., Wise, R., Josephs, O. & Frackowiak, R.S. (1996). Functional anatomy of a common semantic system for words and pictures. *Nature* 383(6597): 254-6.

- Vargha-Khadem, F., Gadian, D.G. & Mishkin, M. (2001). Dissociations in cognitive memory: the syndrome of developmental amnesia. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1435-40.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D.G., Watkins, K.E., Connelly, A., Van Paesschen, W. & Mishkin, M. (1997). Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science* 277(5324): 376-80.
- Verfaellie, M., Koseff, P. & Alexander, M.P. (2000). Acquisition of novel semantic information in amnesia: effects of lesion location. *Neuropsychologia* 38(4): 484-92.
- Viard, A., Piolino, P., Desgranges, B., Chetelat, G., Lebreton, K., Landeau, B., Young, A., De La Sayette, V. & Eustache, F. (2007). Hippocampal activation for autobiographical memories over the entire lifetime in healthy aged subjects: an fMRI study. *Cereb Cortex* 17(10): 2453-67.
- Vincent, A., Buckley, C., Schott, J.M., Baker, I., Dewar, B.K., Detert, N., Clover, L., Parkinson, A., Bien, C.G., Omer, S., Lang, B., Rossor, M.N. & Palace, J. (2004). Potassium channel antibody-associated encephalopathy: a potentially immunotherapy-responsive form of limbic encephalitis. *Brain* 127(Pt 3): 701-12.
- Vogeley, K., Bussfeld, P., Newen, A., Herrmann, S., Happe, F., Falkai, P., Maier, W., Shah, N.J., Fink, G.R. & Zilles, K. (2001). Mind reading: neural mechanisms of theory of mind and self-perspective. *Neuroimage* 14(1 Pt 1): 170-81.
- Vogeley, K., May, M., Ritzl, A., Falkai, P., Zilles, K. & Fink, G.R. (2004). Neural correlates of first-person perspective as one constituent of human self-consciousness. *J Cogn Neurosci* 16(5): 817-27.
- Vollmer-Scholck, H., Garbelotto, S. & Schmidtke, K. (2000). Der Berühmte-Personen-Test des Altgedächtnisses für öffentliche Daten 1961-1995. *Zeitschrift für Neuropsychologie* 11: 12-22.
- Wagner, A.D., Poldrack, R.A., Eldridge, L.L., Desmond, J.E., Glover, G.H. & Gabrieli, J.D. (1998). Material-specific lateralization of prefrontal activation during episodic encoding and retrieval. *Neuroreport* 9(16): 3711-7.
- Wang, Q. (2001). Culture effects on adults' earliest childhood recollection and self-description: implications for the relation between memory and the self. *J Pers Soc Psychol* 81(2): 220-33.
- Wang, Q., Leichtman, M.D. & White, S.H. (1998). Childhood memory and self-description in young Chinese adults: the impact of growing up an only child. *Cognition* 69(1): 73-103.
- Wang, Q. & Ross, M. (2005). What we remember and what we tell: the effects of culture and self-priming on memory representations and narratives. *Memory* 13(6): 594-606.
- Weiskrantz, L. (2001). Commentary responses and conscious awareness in humans: the implications for awareness in non-human animals. *Animal Welfare* 10: S41-S46.
- Welch-Ross, M.K. (2001). Personalizing the temporally extended self: Evaluative self-awareness and the development of autobiographical memory. In C. Moore und K. Lemmon (Eds.), *The self in time: Developmental perspectives* (pp.97-120). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Welzer, H. (2002). *Das kommunikative Gedächtnis. Eine Theorie der Erinnerung*. München: C.H. Beck.
- Welzer, H. & Markowitsch, H.J. (2005). Towards a bio-psycho-social model of autobiographical memory. *Memory* 13(1): 63-78.

- Westmacott, R., Leach, L., Freedman, M. & Moscovitch, M. (2001). Different patterns of autobiographical memory loss in semantic dementia and medial temporal lobe amnesia: a challenge to consolidation theory. *Neurocase* 7(1): 37-55.
- Westmacott, R. & Moscovitch, M. (2001). Names and words without meaning: incidental postmorbid semantic learning in a person with extensive bilateral medial temporal damage. *Neuropsychology* 15(4): 586-96.
- Westmacott, R. & Moscovitch, M. (2003). The contribution of autobiographical significance to semantic memory. *Mem Cognit* 31(5): 761-74.
- Wheeler, M.A. (2000). Episodic memory and auto-noetic consciousness. In E. Tulving und F.I.M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* New York: Oxford University Press.
- Wheeler, M.A., Stuss, D.T. & Tulving, E. (1997). Toward a theory of episodic memory: the frontal lobes and auto-noetic consciousness. *Psychol Bull* 121(3): 331-54.
- Whitney, C., Huber, W., Klann, J., Weis, S., Krach, S. & Kircher, T. (2009). Neural correlates of narrative shifts during auditory story comprehension. *Neuroimage* 47(1): 360-6.
- Wiggs, C.L., Weisberg, J. & Martin, A. (1999). Neural correlates of semantic and episodic memory retrieval. *Neuropsychologia* 37(1): 103-18.
- Wingfield, A. & Kahana, M.J. (2002). The dynamics of memory retrieval in older adulthood. *Can J Exp Psychol* 56(3): 187-99.
- Woodard, J.L., Seidenberg, M., Nielson, K.A., Miller, S.K., Franczak, M., Antuono, P., Douville, K.L. & Rao, S.M. (2007). Temporally graded activation of neocortical regions in response to memories of different ages. *J Cogn Neurosci* 19(7): 1113-24.
- Zald, D.H. (2003). The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli. *Brain Res Brain Res Rev* 41(1): 88-123.
- Zeman, A. (2001). Consciousness. *Brain* 124(Pt 7): 1263-89.
- Ziehen, T. (1908). *Das Gedächtnis*. Berlin: A. Hirschwald.

Anhang A: Vortests Händigkeitstest und Symptom-Checkliste

EDINBURGH HÄNDIGKEITS-FRAGEBOGEN

(© R.C. Oldfield, *Neuropsychologia*, 1971, 9, 97-113)

Name:

Geburtsdatum:

Geschlecht:

Bitte geben Sie an, welche Hand Sie bei den folgenden Tätigkeiten bevorzugen, indem Sie ein '+'-Zeichen in die entsprechende Spalte (linke Hand oder rechte Hand) eintragen. Wenn die Bevorzugung einer Hand bei einer Tätigkeit so stark ausgeprägt ist, daß Sie niemals versuchen würden, die andere Hand zu gebrauchen, außer Sie würden dazu gezwungen, tragen Sie bitte '++'-in die Spalte ein. Wenn Sie wirklich keine Hand bevorzugen, tragen Sie bitte ein '+'-Zeichen in beide Spalten ein.

Einige der Aktivitäten erfordern beide Hände. Für diese ist der Teil der Tätigkeit (bzw. das Objekt) für den Sie Ihre Handbevorzugung bestimmen sollen, in Klammern angeben. Bitte bemühen Sie sich alle Fragen zu beantworten, und lassen Sie nur dann eine Zeile frei, wenn Sie wirklich keine Erfahrung mit der Tätigkeit bzw. mit dem Objekt haben.

	Linke Hand	Rechte Hand
1 Schreiben		
2 Malen		
3 Werfen		
4 Schere		
5 Zahnbürste		
6 Messer (ohne Gabel)		
7 Löffel		
8 Besen (obere Hand)		
9 Streichholz anzünden (Streichholz)		
10 Öffnen einer Dose (Deckel)		
I Welchen Fuß bevorzugen Sie um zu schießen?		
II Welches Auge benutzen Sie, wenn Sie nur eines benutzen?		

Laterality Quotient (LQ)	
--------------------------	--

Decile	
--------	--

Berechnung des Lateralitäts Quotienten (LQ) und die Decilen:

Summieren Sie alle '+'-Zeichen für jede Hand, ziehen Sie den Wert für die linke Hand von dem der rechten Hand ab, teilen Sie das Ergebnis durch die Summe der Werte für beide Hände und multiplizieren Sie schließlich das Resultat mit 100.

$$LQ = \frac{R(+) - L(+)}{R(+) + L(+)} * 100$$

Der Bereich des LQ ist -100 bis +100, wobei positive Werte die Dominanz der rechten Hand und negative Werte die Dominanz der linken Hand anzeigen.

Das Ergebnis kann folgendermaßen angegeben werden: LQ = +69, Decile R.4

Tabelle der Decilen

für Dominanz der Rechten Hand

<u>Decile</u>	<u>LQ</u>
1	48
2	60
3	68
4	74
5	80
6	84
7	88
8	92
9	95
10	100

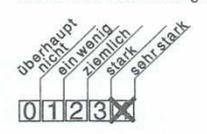
für Dominanz der Linken Hand

<u>Decile</u>	<u>LQ</u>
1	28
2	42
3	54
4	66
5	76
6	83
7	87
8	90
9	92
10	100

Codenummer / Name:	SCL-90-R
Geschlecht: <input type="checkbox"/> männlich <input type="checkbox"/> weiblich	
Bildungsstand: <input type="checkbox"/> Haupt-/Realschule <input type="checkbox"/> Abitur <input type="checkbox"/> abgeschl. Studium <input type="checkbox"/> unbekannt	
Alter:	
Datum:	

Anleitung
 Sie finden auf diesem Blatt eine Liste von Problemen und Beschwerden, die man manchmal hat. Bitte lesen Sie jede Frage sorgfältig durch und entscheiden Sie, wie sehr Sie **in den letzten sieben Tagen** durch diese Beschwerden gestört oder bedrängt worden sind. Überlegen Sie bitte nicht erst, welche Antwort „den besten Eindruck“ machen könnte, sondern antworten Sie so, wie es für Sie persönlich zutrifft. Machen Sie bitte hinter jeder Frage nur ein Kreuz in das Kästchen mit der für Sie am besten zutreffenden Antwort. Streichen Sie versehentliche Antworten deutlich durch und kreuzen Sie danach das richtige Kästchen an.
Bitte beantworten Sie jede Frage!

Beispiel:
 Frage: Wie sehr litten Sie in den letzten sieben Tagen unter Rückenschmerzen?
 Stärke Ihrer Zustimmung:
 Wenn bei Ihnen als Antwort auf diese Frage am besten „sehr stark“ zutrifft, dann kreuzen Sie bitte das Kästchen [4] = „sehr stark“ an.
 Alle Ihre Antworten werden selbstverständlich vertraulich behandelt.



Wie sehr litten Sie in den letzten sieben Tagen unter...?	überhaupt nicht ein wenig ziemlich stark sehr stark
1. Kopfschmerzen	01234
2. Nervosität oder innerem Zittern	01234
3. immer wieder auftauchenden unangenehmen Gedanken, Worten oder Ideen, die Ihnen nicht mehr aus dem Kopf gehen	01234
4. Ohnmachts- oder Schwindelgefühlen	01234
5. Verminderung Ihres Interesses oder Ihrer Freude an Sexualität	01234
6. allzu kritischer Einstellung gegenüber anderen	01234
7. der Idee, daß irgend jemand Macht über Ihre Gedanken hat	01234
8. dem Gefühl, daß andere an den meisten Ihrer Schwierigkeiten Schuld sind	01234
9. Gedächtnisschwierigkeiten	01234
10. Beunruhigung wegen Achtlosigkeit und Nachlässigkeit	01234
11. dem Gefühl, leicht reizbar und verärgert zu sein	01234
12. Herz- und Brustschmerzen	01234
13. Furcht auf offenen Plätzen oder auf der Straße	01234
14. Energielosigkeit oder Verlangsamung in den Bewegungen oder im Denken	01234
15. Gedanken, sich das Leben zu nehmen	01234
16. Hören von Stimmen, die sonst keiner hört	01234
17. Zittern	01234
18. dem Gefühl, daß man den meisten Menschen nicht trauen kann	01234
19. schlechtem Appetit	01234
20. Neigung zum Weinen	01234

Wie sehr litten Sie in den letzten sieben Tagen unter...?	überhaupt nicht ein wenig ziemlich stark sehr stark
21. Schüchternheit oder Unbeholfenheit im Umgang mit dem anderen Geschlecht	01234
22. der Befürchtung, ertappt oder erwisch zu werden	01234
23. plötzlichem Erschrecken ohne Grund	01234
24. Gefühlsausbrüchen, gegenüber denen Sie machtlos waren	01234
25. Befürchtungen, wenn Sie alleine aus dem Haus gehen	01234
26. Selbstvorwürfen über bestimmte Dinge	01234
27. Kreuzschmerzen	01234
28. dem Gefühl, daß es Ihnen schwerfällt, etwas anzufangen	01234
29. Einsamkeitsgefühlen	01234
30. Schwermut	01234
31. dem Gefühl, sich zu viele Sorgen machen zu müssen	01234
32. dem Gefühl, sich für nichts zu interessieren	01234
33. Furchtsamkeit	01234
34. Verletzlichkeit in Gefühlsdingen	01234
35. der Idee, daß andere Leute von Ihren geheimsten Gedanken wissen	01234
36. dem Gefühl, daß andere Sie nicht verstehen oder teilnahmslos sind	01234
37. dem Gefühl, daß die Leute unfreundlich sind oder Sie nicht leiden können	01234
38. der Notwendigkeit, alles sehr langsam zu tun, um sicher zu sein, daß alles richtig ist	01234
39. Herzklopfen oder Herzjagen	01234
40. Übelkeit oder Magenverstimmung	01234

SCL-
90-R

Wie sehr litten Sie in den letzten sieben Tagen unter...?	überhaupt nicht ein wenig ziemlich stark sehr stark	Wie sehr litten Sie in den letzten sieben Tagen unter...?	überhaupt nicht ein wenig ziemlich stark sehr stark
41. Minderwertigkeitsgefühlen gegenüber anderen	011234	66. unruhigem oder gestörtem Schlaf	011234
42. Muskelschmerzen (Muskelkater, Gliederreißen)	011234	67. dem Drang, Dinge zu zerbrechen oder zu zerschmettern	011234
43. dem Gefühl, daß andere Sie beobachten oder über Sie reden	011234	68. Ideen oder Anschauungen, die andere nicht mit Ihnen teilen	011234
44. Einschlafschwierigkeiten	011234	69. starker Befangenheit im Umgang mit anderen	011234
45. dem Zwang, wieder und wieder nachzukontrollieren, was Sie tun	011234	70. Abneigung gegen Menschenmengen, z. B. beim Einkaufen oder im Kino	011234
46. Schwierigkeiten, sich zu entscheiden	011234	71. einem Gefühl, daß alles sehr anstrengend ist	011234
47. Furcht vor Fahrten in Bus, Straßenbahn, U-Bahn oder Zug	011234	72. Schreck- und Panikanfällen	011234
48. Schwierigkeiten beim Atmen	011234	73. Unbehagen beim Essen oder Trinken in der Öffentlichkeit	011234
49. Hitzewallungen und Kälteschauern	011234	74. der Neigung, immer wieder in Erörterungen oder Auseinandersetzungen zu geraten	011234
50. der Notwendigkeit, bestimmte Dinge, Orte oder Tätigkeiten zu meiden, weil Sie durch diese erschreckt werden	011234	75. Nervosität, wenn Sie alleine gelassen werden	011234
51. Leere im Kopf	011234	76. mangelnder Anerkennung Ihrer Leistungen durch andere	011234
52. Taubheit oder Kribbeln in einzelnen Körperteilen	011234	77. Einsamkeitsgefühlen, selbst wenn Sie in Gesellschaft sind	011234
53. dem Gefühl, einen Klumpen (Kloß) im Hals zu haben	011234	78. so starker Ruhelosigkeit, daß Sie nicht stillsitzen können	011234
54. einem Gefühl der Hoffnungslosigkeit angesichts der Zukunft	011234	79. dem Gefühl, wertlos zu sein	011234
55. Konzentrationsschwierigkeiten	011234	80. dem Gefühl, daß Ihnen etwas Schlimmes passieren wird	011234
56. Schwächegefühl in einzelnen Körperteilen	011234	81. dem Bedürfnis, laut zu schreien oder mit Gegenständen zu werfen	011234
57. dem Gefühl, gespannt oder aufgeregt zu sein	011234	82. der Furcht, in der Öffentlichkeit in Ohnmacht zu fallen	011234
58. Schweregefühl in den Armen oder den Beinen	011234	83. dem Gefühl, daß die Leute Sie ausnutzen, wenn Sie es zulassen würden	011234
59. Gedanken an den Tod und ans Sterben	011234	84. sexuellen Vorstellungen, die ziemlich unangenehm für Sie sind	011234
60. dem Drang, sich zu überessen	011234	85. dem Gedanken, daß Sie für Ihre Sünden bestraft werden sollten	011234
61. einem unbehaglichen Gefühl, wenn Leute Sie beobachten oder über Sie reden	011234	86. schreckenerregenden Gedanken und Vorstellungen	011234
62. dem Auftauchen von Gedanken, die nicht Ihre eigenen sind	011234	87. dem Gedanken, daß etwas ernstlich mit Ihrem Körper nicht in Ordnung ist	011234
63. dem Drang, jemanden zu schlagen, zu verletzen oder ihm Schmerz zuzufügen	011234	88. dem Eindruck, sich einer anderen Person nie so richtig nahe fühlen zu können	011234
64. frühem Erwachen am Morgen	011234	89. Schuldgefühlen	011234
65. zwanghafter Wiederholung derselben Tätigkeit wie Berühren, Zählen, Waschen	011234	90. dem Gedanken, daß irgend etwas mit Ihrem Verstand nicht in Ordnung ist	011234

Anhang B: Stimuli-Beispiele

Beispielsätze für semantisches Gedächtnis Gruppe 1: Junge Erwachsene

P1 (1990-1994)

- Durch die Explosion im Kernkraftwerk Tschernobyl wird radioaktive Strahlung freigesetzt
- Boris Becker und Steffi Graf gewinnen im selben Jahr das Wimbledon-Turnier
- Helmut Kohl wird erneut und weiterhin zum Bundeskanzler gewählt, nachdem er 1982 sein Amt betreten hat. Genscher ist dabei sein Stellvertreter

P2 (1995-1998)

- Berlin wird zur Hauptstadt der BRD gewählt und löst damit Bonn ab
- „Schaf Dolly“ wird als erstes geklontes Lebewesen gezeugt
- Roman Herzog wird zum deutschen Bundespräsidenten gewählt

P3 (1999-2002)

- Dem türkischen Geheimdienst gelingt die Festnahme des PKK-Chefs Öcalan
- In Deutschland und allen deutschsprachigen Ländern tritt die neue Rechtschreibreform in Kraft
- Ex-Kanzler Kohl erklärt, von schwarzen Konten gewusst zu haben und beteiligt gewesen zu sein

P4 (2003-2004)

- Zwei Söhne von Saddam Hussein werden ermordet
- Das SARS-Virus bricht aus und verbreitet sich vor allem in China und Kanada
- Deutschland wird Vizeweltmeister im Endspiel gegen Brasilien bei der Fußball-WM

Anhang

Beispielstimuli für autobiographische Ereignisse sortiert nach Lebensphasen aus Gruppe 1, Junge Erwachsene

P1

- Mein Papa macht Fotos, ich soll Tobias einen Kuss auf die Wange geben, er findet das eklig
- Ich gewinne bei einer Tombola im Kindergarten ein Fahrrad
- Meine Schwester Christiane fällt auf Mallorca in einen Kaktus, weil sie sich gegen das Netz lehnt

P2

- Meinen ersten Kuss habe ich im Urlaub auf Rhodos mit einem Animateur namens Fritz
- Im Freibad knalle ich beim Rutschen mit dem Kopf ans Geländer und hab ne Gehirnerschütterung
- Ich bekomme als Strafarbeit 10 Mal den Satz „Ich darf meine Lehrerin nicht anschreien“ auf

P3

- Wir fahren nachts noch ins Freibad, klettern über'n Zaun und wollen dort schwimmen
- Bei der Führerscheinprüfung falle ich durch die theoretische, weil ich nicht genug gelernt habe
- Meine Oma hat nach dem Treppensturz einen Schädelbruch und fällt ins Koma

P4

- Meine erste Prüfung in der Uni besteh ich gut. Das ist eine große Freude und Erleichterung
- Unser Auto geht auf der Fahrt zum Rock am Ring kaputt. Es hopst und wackelt auf der Autobahn
- Mein Vater wird fristlos gekündigt, als er eines Morgens ins Büro kommt

Anhang

Anhang C: SPSS-Ergebnisse

Gruppe 1, Junge Erwachsene: SPSS-Ergebnisse für Abruferfolg

Verarbeitete Fälle

	Fälle					
	Eingeschlossen		Ausgeschlossen		Insgesamt	
	N	Prozent	N	Prozent	N	Prozent
Abruf * Memory * Time	112	100,0%	0	,0%	112	100,0%

Bericht

Abruf

Memory	Time	Mittelwert	N	Standardabweichung
AM	1	99,4043	14	1,60944
	2	99,4043	14	1,18377
	3	99,8014	14	,74299
	4	99,6029	14	1,00952
	Insgesamt		99,5532	56
SM	1	45,6343	14	23,43637
	2	72,4200	14	11,45121
	3	73,0157	14	15,23070
	4	87,8964	14	10,87292
	Insgesamt		69,7416	56
Insgesamt	1	72,5193	28	31,86348
	2	85,9121	28	15,89313
	3	86,4086	28	17,26178
	4	93,7496	28	9,64057
	Insgesamt		84,6474	112

Univariate Varianzanalyse

Zwischensubjektfaktoren

		N
Memory	AM	56
	SM	56
Time	1	28
	2	28
	3	28
	4	28

Anhang

Tests der Zwischensubjekteffekte

Abhängige Variable: Abruferfolg

Quelle	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Korrigiertes Modell	37887,169(a)	7	5412,453	41,789	,000
Konstanter Term	802500,624	1	802500,624	6196,011	,000
Memory	24884,494	1	24884,494	192,130	,000
Time	6570,012	3	2190,004	16,909	,000
Memory * Time	6432,663	3	2144,221	16,555	,000
Fehler	13469,967	104	129,519		
Gesamt	853857,760	112			
Korrigierte Gesamtvariation	51357,136	111			

a R-Quadrat = ,738 (korrigiertes R-Quadrat = ,720)

Post-Hoc-Tests

Mehrfachvergleiche

Abhängige Variable: Abruferfolg

Bonferroni

(I) Time	(J) Time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
					Obergrenze	Untergrenze
1	2	-13,3929(*)	3,04160	,000	-21,5737	-5,2120
	3	-13,8893(*)	3,04160	,000	-22,0702	-5,7084
	4	-21,2304(*)	3,04160	,000	-29,4112	-13,0495
2	1	13,3929(*)	3,04160	,000	5,2120	21,5737
	3	-,4964	3,04160	1,000	-8,6773	7,6845
	4	-7,8375	3,04160	,068	-16,0184	,3434
3	1	13,8893(*)	3,04160	,000	5,7084	22,0702
	2	,4964	3,04160	1,000	-7,6845	8,6773
	4	-7,3411	3,04160	,105	-15,5220	,8398
4	1	21,2304(*)	3,04160	,000	13,0495	29,4112
	2	7,8375	3,04160	,068	-,3434	16,0184
	3	7,3411	3,04160	,105	-,8398	15,5220

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

* Die mittlere Differenz ist auf der Stufe ,05 signifikant.

Anhang

Gruppe 1, Junge Erwachsene: SPSS-Ergebnisse für emotionale Bedeutsamkeit

Verarbeitete Fälle

	Fälle					
	Eingeschlossen		Ausgeschlossen		Insgesamt	
	N	Prozent	N	Prozent	N	Prozent
Emotionale Bedeutsamkeit * memory * time	112	100,0%	0	,0%	112	100,0%

Bericht

Emotionale Bedeutsamkeit

memory	time	Mittelwert	N	Standardabweichung
AM	1	1,0464	14	,44700
	2	1,3929	14	,57517
	3	1,6614	14	,46434
	4	1,6257	14	,64531
	Insgesamt	1,4316	56	,57965
SM	1	-1,4886	14	,71162
	2	-,9679	14	,68315
	3	-1,1236	14	,61909
	4	-,4821	14	,65991
	Insgesamt	-1,0155	56	,74596
Insgesamt	1	-,2211	28	1,41636
	2	,2125	28	1,35234
	3	,2689	28	1,51632
	4	,5718	28	1,24983
	Insgesamt	,2080	112	1,39743

Univariate Varianzanalyse

Zwischensubjektfaktoren

		N
memory	AM	56
	SM	56
time	1	28
	2	28
	3	28
	4	28

Anhang

Tests der Zwischensubjekteffekte

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

Quelle	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Korrigiertes Modell	178,354(a)	7	25,479	68,991	,000
Konstanter Term	4,847	1	4,847	13,125	,000
Memory	167,678	1	167,678	454,026	,000
Time	8,965	3	2,988	8,091	,000
memory * time	1,711	3	,570	1,544	,207
Fehler	38,409	104	,369		
Gesamt	221,610	112			
Korrigierte Gesamtvariation	216,763	111			

a R-Quadrat = ,823 (korrigiertes R-Quadrat = ,811)

Post-Hoc-Tests

Mehrfachvergleiche

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

	(I) time	(J) time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
						Obergrenze	Untergrenze
Tukey-HSD	1	2	-,4336(*)	,16242	,043	-,8577	-,0095
		3	-,4900(*)	,16242	,017	-,9141	-,0659
		4	-,7929(*)	,16242	,000	-1,2169	-,3688
	2	1	,4336(*)	,16242	,043	,0095	,8577
		3	-,0564	,16242	,986	-,4805	,3677
		4	-,3593	,16242	,127	-,7834	,0648
	3	1	,4900(*)	,16242	,017	,0659	,9141
		2	,0564	,16242	,986	-,3677	,4805
		4	-,3029	,16242	,250	-,7269	,1212
	4	1	,7929(*)	,16242	,000	,3688	1,2169
		2	,3593	,16242	,127	-,0648	,7834
		3	,3029	,16242	,250	-,1212	,7269
Bonferroni	1	2	-,4336	,16242	,053	-,8704	,0033
		3	-,4900(*)	,16242	,019	-,9268	-,0532
		4	-,7929(*)	,16242	,000	-1,2297	-,3560
	2	1	,4336	,16242	,053	-,0033	,8704
		3	-,0564	,16242	1,000	-,4933	,3804
		4	-,3593	,16242	,175	-,7961	,0776
	3	1	,4900(*)	,16242	,019	,0532	,9268
		2	,0564	,16242	1,000	-,3804	,4933
		4	-,3029	,16242	,390	-,7397	,1340
	4	1	,7929(*)	,16242	,000	,3560	1,2297
		2	,3593	,16242	,175	-,0776	,7961
		3	,3029	,16242	,390	-,1340	,7397

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

* Die mittlere Differenz ist auf der Stufe ,05 signifikant.

Homogene Untergruppen

Emotionale Bedeutsamkeit

	time	N	Untergruppe	
			2	1
Tukey- HSD(a,b)	1	28	-,2211	
	2	28		,2125
	3	28		,2689
	4	28		,5718
	Signifikanz			1,000

Die Mittelwerte für Gruppen in homogenen Untergruppen werden angezeigt.

Basiert auf Typ III Quadratsumme

Der Fehlerterm ist "Mittel der Quadrate (Fehler) = ,369".

a Verwendet Stichprobengrößen des harmonischen Mittels = 28,000

b Alpha = ,05

Anhang

Gruppe 2, Adoleszente: SPSS-Ergebnisse für Abruferfolg

Verarbeitete Fälle

	Fälle					
	Eingeschlossen		Ausgeschlossen		Insgesamt	
	N	Prozent	N	Prozent	N	Prozent
Abruferfolg * Memory * Time	120	99,2%	1	,8%	121	100,0%

Bericht

Abruferfolg

Memory	Time	Mittelwert	N	Standard- abweichung
AM	1	92,0367	15	4,79557
	2	94,8133	15	6,54534
	3	95,5547	15	4,67143
	4	97,2213	15	3,14970
	Insgesamt		94,9065	60
SM	1	49,4440	15	29,10035
	2	65,0053	15	18,96176
	3	63,5200	15	16,49614
	4	74,0733	15	22,21377
	Insgesamt		63,0107	60
Insgesamt	1	70,7403	30	29,81761
	2	79,9093	30	20,59238
	3	79,5373	30	20,18183
	4	85,6473	30	19,53418
	Insgesamt		78,9586	120

Univariate Varianzanalyse

Zwischensubjektfaktoren

		N
Memory	AM	60
	SM	60
Time	1	30
	2	30
	3	30
	4	30

Anhang

Tests der Zwischensubjekteffekte

Abhängige Variable: Abruferfolg

Quelle	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Korrigiertes Modell	35390,801(a)	7	5055,829	19,544	,000
Konstanter Term	748134,946	1	748134,946	2891,992	,000
Memory	30520,326	1	30520,326	117,979	,000
Time	3405,537	3	1135,179	4,388	,006
Memory * Time	1464,939	3	488,313	1,888	,136
Fehler	28973,494	112	258,692		
Gesamt	812499,241	120			
Korrigierte Gesamtvariation	64364,295	119			

a R-Quadrat = ,550 (korrigiertes R-Quadrat = ,522)

Post-Hoc-Tests

Mehrfachvergleiche

Abhängige Variable: Abruferfolg
Bonferroni

(I) Time	(J) Time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
					Obergrenze	Untergrenze
1	2	-9,1690	4,15285	,176	-20,3232	1,9852
	3	-8,7970	4,15285	,218	-19,9512	2,3572
	4	-14,9070(*)	4,15285	,003	-26,0612	-3,7528
2	1	9,1690	4,15285	,176	-1,9852	20,3232
	3	,3720	4,15285	1,000	-10,7822	11,5262
	4	-5,7380	4,15285	1,000	-16,8922	5,4162
3	1	8,7970	4,15285	,218	-2,3572	19,9512
	2	-,3720	4,15285	1,000	-11,5262	10,7822
	4	-6,1100	4,15285	,864	-17,2642	5,0442
4	1	14,9070(*)	4,15285	,003	3,7528	26,0612
	2	5,7380	4,15285	1,000	-5,4162	16,8922
	3	6,1100	4,15285	,864	-5,0442	17,2642

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

* Die mittlere Differenz ist auf der Stufe ,05 signifikant.

Anhang

Time

Mehrfachvergleiche

Abhängige Variable: Abruferfolg
Bonferroni

(I) Time	(J) Time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
					Obergrenze	Untergrenze
1	2	-9,1690	4,15285	,176	-20,3232	1,9852
	3	-8,7970	4,15285	,218	-19,9512	2,3572
	4	-14,9070(*)	4,15285	,003	-26,0612	-3,7528
2	1	9,1690	4,15285	,176	-1,9852	20,3232
	3	,3720	4,15285	1,000	-10,7822	11,5262
	4	-5,7380	4,15285	1,000	-16,8922	5,4162
3	1	8,7970	4,15285	,218	-2,3572	19,9512
	2	-,3720	4,15285	1,000	-11,5262	10,7822
	4	-6,1100	4,15285	,864	-17,2642	5,0442
4	1	14,9070(*)	4,15285	,003	3,7528	26,0612
	2	5,7380	4,15285	1,000	-5,4162	16,8922
	3	6,1100	4,15285	,864	-5,0442	17,2642

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

* Die mittlere Differenz ist auf der Stufe ,05 signifikant.

Anhang

Gruppe 2, Adoleszente: SPSS-Ergebnisse für emotionale Bedeutsamkeit

Verarbeitete Fälle

	Fälle					
	Eingeschlossen		Ausgeschlossen		Insgesamt	
	N	Prozent	N	Prozent	N	Prozent
Emotionale Bedeutsamkeit * memory * time	112	100,0%	0	,0%	112	100,0%

Bericht

Emotionale Bedeutsamkeit

memory	time	Mittelwert	N	Standardabweichung
AM	1	,7871	14	,98824
	2	1,0981	14	1,00025
	3	1,5392	14	,84861
	4	1,9467	14	,44024
	Insgesamt	1,3428	56	,93800
SM	1	-1,2791	14	,93024
	2	-,8054	14	,94508
	3	-,8033	14	,88475
	4	-,5546	14	1,09394
	Insgesamt	-,8606	56	,97651
Insgesamt	1	-,2460	28	1,41201
	2	,1463	28	1,36057
	3	,3679	28	1,46503
	4	,6961	28	1,51381
	Insgesamt	,2411	112	1,46053

Univariate Varianzanalyse

Zwischensubjektfaktoren

		N
memory	SM	56
	AM	56
time	1	28
	2	28
	3	28
	4	28

Anhang

Tests der Zwischensubjekteffekte

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

Quelle	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Korrigiertes Modell	150,600(a)	7	21,514	25,963	,000
Konstanter Term	6,510	1	6,510	7,856	,006
memory	135,941	1	135,941	164,053	,000
time	13,141	3	4,380	5,286	,002
memory * time	1,518	3	,506	,611	,610
Fehler	86,179	104	,829		
Gesamt	243,289	112			
Korrigierte Gesamtvariation	236,779	111			

a R-Quadrat = ,636 (korrigiertes R-Quadrat = ,612)

Post-Hoc-Tests

Mehrfachvergleiche

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

	(I) time	(J) time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
						Obergrenze	Untergrenze
Tukey-HSD	1	2	-,3923	,24329	,376	-1,0276	,2429
		3	-,6139	,24329	,062	-1,2492	,0213
		4	-,9421(*)	,24329	,001	-1,5773	-,3068
	2	1	,3923	,24329	,376	-,2429	1,0276
		3	-,2216	,24329	,799	-,8568	,4136
		4	-,5497	,24329	,114	-1,1850	,0855
	3	1	,6139	,24329	,062	-,0213	1,2492
		2	,2216	,24329	,799	-,4136	,8568
		4	-,3281	,24329	,534	-,9634	,3071
	4	1	,9421(*)	,24329	,001	,3068	1,5773
		2	,5497	,24329	,114	-,0855	1,1850
		3	,3281	,24329	,534	-,3071	,9634
Bonferroni	1	2	-,3923	,24329	,659	-1,0467	,2620
		3	-,6139	,24329	,079	-1,2683	,0404
		4	-,9421(*)	,24329	,001	-1,5964	-,2877
	2	1	,3923	,24329	,659	-,2620	1,0467
		3	-,2216	,24329	1,000	-,8759	,4328
		4	-,5497	,24329	,156	-1,2041	,1046
	3	1	,6139	,24329	,079	-,0404	1,2683
		2	,2216	,24329	1,000	-,4328	,8759
		4	-,3281	,24329	1,000	-,9825	,3262
	4	1	,9421(*)	,24329	,001	,2877	1,5964
		2	,5497	,24329	,156	-,1046	1,2041
		3	,3281	,24329	1,000	-,3262	,9825

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

* Die mittlere Differenz ist auf der Stufe ,05 signifikant.

Homogene Untergruppen

Emotionale Bedeutsamkeit

time	N	Untergruppe	
		2	1
1	28	-,2460	
2	28	,1463	,1463
3	28	,3679	,3679
4	28		,6961
Signifikanz		,062	,114

Die Mittelwerte für Gruppen in homogenen Untergruppen werden angezeigt.

Basiert auf Typ III Quadratsumme

Der Fehlerterm ist "Mittel der Quadrate (Fehler) = ,829".

a Verwendet Stichprobengrößen des harmonischen Mittels = 28,000

b Alpha = ,05

Univariate Varianzanalyse für beide Gedächtnisarten getrennt

Gedächtnisart= AM

Zwischensubjektfaktoren(a)

		N
memory	Epi	56
time	1	14
	2	14
	3	14
	4	14

a memory = Epi

Tests der Zwischensubjekteffekte(b)

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

Quelle	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Korrigiertes Modell	10,807(a)	3	3,602	4,984	,004
Konstanter Term	100,974	1	100,974	139,704	,000
memory	,000	0	.	.	.
time	10,807	3	3,602	4,984	,004
memory * time	,000	0	.	.	.
Fehler	37,584	52	,723		
Gesamt	149,365	56			
Korrigierte Gesamtvariation	48,392	55			

a R-Quadrat = ,223 (korrigiertes R-Quadrat = ,179)

b memory = AM

Anhang

Post-Hoc-Tests

Mehrfachvergleiche(a)

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

	(I) time	(J) time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
						Obergrenze	Untergrenze
Tukey-HSD	1	2	-,3110	,32133	,768	-1,1638	,5419
		3	-,7521	,32133	,102	-1,6049	,1008
		4	-1,1596(*)	,32133	,004	-2,0124	-,3068
	2	1	,3110	,32133	,768	-,5419	1,1638
		3	-,4411	,32133	,522	-1,2940	,4117
		4	-,8487	,32133	,052	-1,7015	,0042
	3	1	,7521	,32133	,102	-,1008	1,6049
		2	,4411	,32133	,522	-,4117	1,2940
		4	-,4075	,32133	,587	-1,2604	,4453
	4	1	1,1596(*)	,32133	,004	,3068	2,0124
		2	,8487	,32133	,052	-,0042	1,7015
		3	,4075	,32133	,587	-,4453	1,2604
Bonferroni	1	2	-,3110	,32133	1,000	-1,1923	,5704
		3	-,7521	,32133	,139	-1,6335	,1293
		4	-1,1596(*)	,32133	,004	-2,0410	-,2782
	2	1	,3110	,32133	1,000	-,5704	1,1923
		3	-,4411	,32133	1,000	-1,3225	,4403
		4	-,8487	,32133	,065	-1,7300	,0327
	3	1	,7521	,32133	,139	-,1293	1,6335
		2	,4411	,32133	1,000	-,4403	1,3225
		4	-,4075	,32133	1,000	-1,2889	,4739
	4	1	1,1596(*)	,32133	,004	,2782	2,0410
		2	,8487	,32133	,065	-,0327	1,7300
		3	,4075	,32133	1,000	-,4739	1,2889

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

* Die mittlere Differenz ist auf der Stufe ,05 signifikant.

a memory = AM

Homogene Untergruppen

Emotionale Bedeutsamkeit(c)

time	N	Untergruppe	
		2	1
1	14	,7871	
2	14	1,0981	1,0981
3	14	1,5392	1,5392
4	14		1,9467
Signifikanz		,102	,052

Die Mittelwerte für Gruppen in homogenen Untergruppen werden angezeigt.

Basiert auf Typ III Quadratsumme

Der Fehlerterm ist "Mittel der Quadrate (Fehler) = ,723".

a Verwendet Stichprobengrößen des harmonischen Mittels = 14,000

b Alpha = ,05

c memory = Epi

Anhang

Gedächtnisart = SM

Zwischensubjekt faktoren(a)

		N
memory	SM	56
time	1	14
	2	14
	3	14
	4	14

a memory = SM

Tests der Zwischensubjekteffekte(b)

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

Quelle	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Korrigiertes Modell	3,852(a)	3	1,284	1,374	,261
Konstanter Term	41,477	1	41,477	44,384	,000
memory	,000	0	.	.	.
time	3,852	3	1,284	1,374	,261
memory * time	,000	0	.	.	.
Fehler	48,594	52	,935		
Gesamt	93,923	56			
Korrigierte Gesamtvariation	52,446	55			

a R-Quadrat = ,073 (korrigiertes R-Quadrat = ,020)

b memory = Sem

Anhang

Post-Hoc-Tests

Mehrfachvergleiche(a)

Abhängige Variable: Emotionale Bedeutsamkeit

	(I) time	(J) time	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95% Konfidenzintervall	
						Obergrenze	Untergrenze
Tukey-HSD	1	2	-,4737	,36538	,569	-1,4435	,4960
		3	-,4758	,36538	,566	-1,4455	,4940
		4	-,7245	,36538	,208	-1,6943	,2452
	2	1	,4737	,36538	,569	-,4960	1,4435
		3	-,0021	,36538	1,000	-,9718	,9677
		4	-,2508	,36538	,902	-1,2205	,7190
	3	1	,4758	,36538	,566	-,4940	1,4455
		2	,0021	,36538	1,000	-,9677	,9718
		4	-,2487	,36538	,904	-1,2185	,7210
	4	1	,7245	,36538	,208	-,2452	1,6943
		2	,2508	,36538	,902	-,7190	1,2205
		3	,2487	,36538	,904	-,7210	1,2185
Bonferroni	1	2	-,4737	,36538	1,000	-1,4759	,5285
		3	-,4758	,36538	1,000	-1,4780	,5264
		4	-,7245	,36538	,316	-1,7267	,2777
	2	1	,4737	,36538	1,000	-,5285	1,4759
		3	-,0021	,36538	1,000	-1,0043	1,0002
		4	-,2508	,36538	1,000	-1,2530	,7514
	3	1	,4758	,36538	1,000	-,5264	1,4780
		2	,0021	,36538	1,000	-1,0002	1,0043
		4	-,2487	,36538	1,000	-1,2509	,7535
	4	1	,7245	,36538	,316	-,2777	1,7267
		2	,2508	,36538	1,000	-,7514	1,2530
		3	,2487	,36538	1,000	-,7535	1,2509

Basiert auf beobachteten Mittelwerten.

a memory = SM

Homogene Untergruppen

Emotionale Bedeutsamkeit(c)

time	N	Untergruppe
		1
1	14	-1,2791
2	14	-,8054
3	14	-,8033
4	14	-,5546
Signifikanz		,208

Die Mittelwerte für Gruppen in homogenen Untergruppen werden angezeigt.

Basiert auf Typ III Quadratsumme

Der Fehlerterm ist "Mittel der Quadrate (Fehler) = ,935".

a Verwendet Stichprobengrößen des harmonischen Mittels = 14,000

b Alpha = ,05

c memory = SM

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe der Quelle gekennzeichnet.

Die Arbeit wurde bisher weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form in einem anderen Verfahren zur Erlangung des Doktorgrades einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Ich versichere an Eides statt, dass ich nach bestem Wissen die Wahrheit gesagt und nichts verschwiegen habe.

Wiesbaden, den 21.07.2009

(Name des Doktoranden)