

Aus dem Universitätsklinikum Münster  
Institut für Klinische Radiologie  
-Direktor: Univ.-Prof. Dr. med. W. L. Heindel-

Gedächtnis und Bewusstsein

-

Untersuchung von zerebralen Aktivierungsmustern von (nicht-)deklarierten  
Erinnerungen mittels funktioneller Magnetresonanztomographie

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung des doctor medicinae

der Medizinischen Fakultät

der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

vorgelegt von Eikelmann, Moritz

aus Münster

im Februar 2017

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-  
Universität Münster

Dekan: Univ.-Prof. Dr. med. M. Herrmann

1. Berichterstatterin: Prof. Dr. med. Dr. rer. nat. B. Pfeleiderer

2. Berichterstatter: Prof. Dr. med. M. Burgmer

Tag der mündlichen Prüfung: 14.09.2017

Aus dem Universitätsklinikum Münster  
Institut für Klinische Radiologie  
-Direktor: Univ.-Prof. Dr. med W. L. Heindel-  
Referentin: Prof. Dr. med. Dr. rer. nat. B. Pfeleiderer  
Koreferent: Prof. Dr. med. M. Burgmer

### **ZUSAMMENFASSUNG**

Gedächtnis und Bewusstsein - Untersuchung von zerebralen Aktivierungsmustern von  
(nicht-)deklarierten Erinnerungen mittels funktioneller Magnetresonanztomographie

Eikelmann, Moritz

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Funktion von nicht-deklarativen Gedächtnis- und hier insbesondere Primingprozessen. Hierfür wurden 20 Probandinnen/-en im Alter von 23 bis 31 Jahren mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) untersucht. Das Ziel der Arbeit war es die behaviorale Performanz (Fehlerraten/Reaktionszeiten), fMRT-Aktivierungsprofile von einzelnen Gehirnregionen und den Einfluss des Bekanntheitsgrades sowie der Materialspezifität (verbal/figural) von Stimuli auf diese Parameter in Enkodierung- und Abrufvorgängen zu untersuchen. Das angewandte implizite Gedächtnisparadigma bestand aus einem Endkodierungs- (3 Phasen) und einem Abrufvorgang (2 Phasen). In der Enkodierung wurden in der ersten Phase zunächst unbekannte, figurale und verbale Stimuli präsentiert. Diese bekannten Stimuli wurden in Phase 2 und 3 mit unbekanntem Stimuli gemischt gezeigt, wobei die Probanden in einer Diskriminationsaufgabe die Identität der figuralen (geometrisch/nicht-geometrisch) und verbalen Stimuli (Wort/Pseudowort) bestimmten. Für den Abrufvorgang waren die Probanden blind. Hier war die Aufgabe zwischen noch einmal neuen unbekanntem Stimuli und den bereits aus der Enkodierungsaufgabe bekannten zu unterscheiden, was für figurale und verbale Stimuli in getrennt erfolgte. Wir erwarteten durch Priming schnellere Reaktionszeiten und niedrigere Fehlerraten für bekannte vs unbekanntem Stimuli und eine bessere behaviorale Performanz bei verbalen vs figuralen Stimuli. Die behavioralen Hypothesen wurden bestätigt. Bei den fMRT-Aktivierungsunterschieden erwarteten wir einen starken Einfluss des Stimulusbekanntheitsgrades (Priming) mit Minderaktivierungen im Temporallappen (MTL), Hippocampus (HC) und präfrontalen Kortex (PFC), eine vermehrte Aktivierung von extratemporalen Regionen sowie einen signifikanten materialspezifischen Einfluss. Im impliziten Gedächtnisparadigma wurden der MTL und HC in der Enkodierung und Abruf nicht aktiviert. In Enkodierung und Abruf zeigten sich Aktivierungen von parietalen, precunealen und okzipitalen Arealen. Unsere Ergebnisse belegen Primingprozesse mit parietalen Aktivierungen und einer Modulation durch die Materialspezifität der Stimuli.

Tag der mündlichen Prüfung: 14.09.2017

## ERKLÄRUNG

Ich gebe hiermit die Erklärung ab, dass ich die Dissertation mit dem Titel:

„Gedächtnis und Bewusstsein - Untersuchung von zerebralen Aktivierungsmustern von (nicht-)deklarierten Erinnerungen mittels funktioneller Magnetresonanztomographie“

Im Institut für Klinische Radiologie

unter der Anleitung von: Prof. Dr. med. Dr. rer. nat. B. Pfeiderer

1. selbständig angefertigt,
2. nur unter Benutzung der im Literaturverzeichnis angegebenen Arbeiten angefertigt und sonst kein anderes gedrucktes oder ungedrucktes Material verwendet,
3. keine unerlaubte fremde Hilfe in Anspruch genommen,
4. sie weder in der gegenwärtigen noch in einer anderen Fassung einer in- oder ausländischen Fakultät als Dissertation, Semesterarbeit, Prüfungsarbeit, oder zur Erlangung eines akademischen Grades, vorgelegt habe.

Ort, Datum

Name/ Unterschrift

## **Inhaltsverzeichnis**

1. Einleitung: Die Unmöglichkeit nur eines Gedächtnisbegriffes.....	1
1.1 Lernen, Erinnern und Vergessen: Was ist Gedächtnis? .....	1
1.2 Multiple Gedächtnisformen: Zeit und Inhalt.....	1
1.3 Gedächtnis und Bewusstsein .....	2
1.4 Kartographierung des Gedächtnisses: Prozesse und ihre neuroanatomischen Korrelate.....	3
1.5 Revision der traditionellen Dichotomie.....	6
1.6 Vom behavioralen zum neurobiologischen Priming.....	6
1.6.1 Okzipitaler Kortex und visuelle Expertise .....	7
1.6.2 Hippocampus und Binding.....	7
1.6.3 Priming und Bekanntheitsgrad .....	7
1.7 Stimulusmaterial.....	8
1.8 Methodologische Probleme: Sinn und Perspektive.....	9
2. Technisches: fMRT – Design – Statistik.....	9
2.1 Die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT).....	9
2.2 Experimentelle Designs.....	10
3. Zielsetzung und Hypothesen .....	11
3.1 Behaviorale Hypothesen.....	11
3.2 Hypothesen der fMRT-Aktivierungsmuster.....	12
4. Methoden.....	13
4.1 Probandenkollektiv.....	13
4.2 Neuropsychologisches Assessment.....	14
4.3 Studiendesign .....	15
4.4 Behaviorale Aquisition und Analyse.....	17
4.5 fMRT Datenaquisition.....	18

4.6 fMRT Datenanalyse.....	19
4.6.1 Vorverarbeitung.....	19
4.6.2 First Level Analyse.....	20
4.6.3 Second Level Analyse .....	21
4.6.4 Korrektur für multiple Vergleiche.....	21
5. Ergebnisse.....	22
5.1 Neuropsychologisches Assessment.....	22
5.2 Behaviorale Daten .....	23
5.2.1 Leistung in der Enkodierung .....	23
5.2.2 Leistung im Abruf .....	24
5.2.3 Leistung in Enkodierung und Abruf.....	26
5.3 Daten der funktionellen Magnetresonanztomographie.....	27
5.3.1 Whole-brain-Analyse der Enkodierung.....	27
5.3.2 Whole-brain-Analyse des Abrufs .....	27
6. Diskussion .....	28
6.1 Behaviorale Daten .....	28
6.2 fMRT Daten – Whole-brain-Analyse .....	30
7. Schlussfolgerung, Limitationen und Ausblick .....	39
8. Literaturverzeichnis .....	40
9. Lebenslauf .....	47
10. Anhang .....	I
10.1 Tabellen .....	I

„Gerne durchschaun sie mit ihm das herrliche Körpergebäude,  
Doch zur Zinne hinauf werden die Treppen steil.“

F. Hölderlin

## **Vorwort**

Das Thema Gedächtnis und Bewusstsein in den Neurowissenschaften fasziniert und bringt seine eigene Dynamik in Wissenskontexte ein. Diese Arbeit will einen Beitrag zum grundwissenschaftlichen Verständnis leisten und funktionelle Aktivierungsmuster des Gehirns mittels Magnetresonanztomographie untersuchen.

Bei der Flut an Publikationen im postmodernen Zeitalter kann der vorliegende Text nur ein kleiner Teil des Körpergebäudes sein.

Ich bedanke mich bei Frau Prof. Dr. med. Dr. rer. B. Pfeleiderer und den ehemaligen Doktoranden und Mitarbeitenden der AG *Cognition & Gender*, hier insbesondere Katja Engelhardt und Stephan Feder. Weiter gilt mein Dank meinen Freunden, insbesondere Jens Riehemann, meiner Partnerin fürs Leben und meiner Familie für ihre Unterstützung.

Diese Doktorarbeit ist ein Teil des Forschungsprojektes: „Geschlechtersensible Forschungskonzepte in den Neurowissenschaften“ (Förderkennzeichen 01FP1060/61) des Forschungsverbundes *Gender-sensitive Research in Epidemiology, Neurosciences and Genetics/Tumor Research*, gefördert durch das BMBF (Bundesministerium für Bildung und Forschung) und den ESF (Europäischer Sozialfonds für Deutschland).

# **1. Einleitung: Die Unmöglichkeit nur eines Gedächtnisbegriffes**

## **1.1 Lernen, Erinnern und Vergessen: Was ist Gedächtnis?**

Dieses Kapitel gibt einen Überblick der gegenwärtigen wissenschaftlichen Grundlagen des Begriffs „Gedächtnis“. Aus der Zusammenarbeit verschiedener Fachdisziplinen, die unter dem Dach der Neurowissenschaften versammelt sind, hat sich unlängst ein interdisziplinärer Begriff von Gedächtnis entwickelt. In diesem Kontext sind für die vorliegende Arbeit zwei Forschungsansätze aus dem Gebiet der Neurowissenschaften von besonderem Interesse: Zum einen die Neuropsychologie, in welcher kognitive Prozesse im Gehirn mit behavioralen Methoden untersucht werden. Zum anderen die Neuroradiologie mit der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT). Interdisziplinarität ist für die Hirnforschung notwendig, um das „Gedächtnis“ zu kartographieren. Diese Notwendigkeit stellt das Hintergrundrauschen dieser Arbeit dar. Gedächtnisprozesse in ihrer Komplexität mit nur einer Methode oder einem Modell abbilden zu wollen, stößt unvermeidlich an die Grenzen der Leistbarkeit derselben.

## **1.2 Multiple Gedächtnisformen: Zeit und Inhalt**

Es ist ein Grundsatz der heutigen Gedächtnisforschung, dass das Verständnis von Gedächtnis nicht auf einem einzelnen Phänomen, einem Erklärungsansatz oder einer singulären Hirnstruktur beruhen kann. Stattdessen nimmt man an, dass mehrere Gedächtnisformen nebeneinander existieren. Im Folgenden werden die Formen Zeit und Gedächtnisinhalt dargestellt; dies orientiert sich an Ergebnissen neuropsychologischer Forschung (46).

Betrachtet man das Gedächtnis entlang einer Zeitachse, steht das Ultrakurzzeitgedächtnis am Anfang. Dieses hat eine Zeitspanne im Millisekunden-Bereich und wird in einen ikonisch-visuellen und einen echoisch-auditorischen Teil gegliedert: Eingehende Sinneseindrücke werden aufrechterhalten und nach Relevanz sortiert. Diese Funktion wird auch sensorischer Print genannt. Im Unterschied dazu liegt das Kurzzeitgedächtnis im Sekunden- bis Minuten-Bereich. Hier werden Sinneseindrücke abgespeichert, bevor sie in das Langzeitgedächtnis übergehen oder vergessen werden.

Die Schnittstelle zwischen Kurz- und Langzeitgedächtnis ist das Arbeitsgedächtnis. Das Arbeitsgedächtnis besteht aus mehreren Komponenten, die untereinander verbunden sind (1, 41). Es stellt einen kognitiven Status dar, in dem Informationen selektiert, aufrechterhalten, manipuliert und prozess- oder modalitätsspezifisch abgespeichert werden (13). Auf dieser Basis vermittelt es Kognition und Aktion (1).

### **1.3 Gedächtnis und Bewusstsein**

Gedächtnis und Bewusstsein bedingen einander. Dies findet Ausdruck in einem dichotomen Verhältnis: Auf der einen Seite gibt es Gedächtnisinhalte, die man bewusst als solche deklarieren kann und deren Abruf intentional erfolgt (70, 76). Hierzu zählen das semantische und episodisch-autobiographische Gedächtnis. Das semantische Gedächtnis oder Wissenssystem umfasst kontextfreies Schul- und Weltwissen („Im Jahre 1648 wurde im Rathaus von Münster mit dem Abschluss der westfälischen Friedensverträge der Dreißigjährige Krieg beendet.“). Das episodisch-autobiographische Gedächtnis ist sich selbst bewusst. Wir nehmen uns dadurch selbst in Raum und Zeit wahr, erinnern uns an unsere subjektiven Erfahrungsschätze, wie zum Beispiel einen besonders schönen Sommertag am Aasee, und können somit in unserem Bewusstsein eine Zeitreise in die Vergangenheit und Zukunft unserer Erinnerungen veranstalten (47, 78).

Demgegenüber stehen Gedächtnisprozesse, die unbewusst ablaufen, also unintentional sind und somit nicht deklariert werden können (14, 63, 89). Das prozedurale Gedächtnis verarbeitet und speichert sensomotorische Fähigkeiten und sorgt zum Beispiel dafür, dass die Bürger der Fahrradstadt Münster die Benutzung dieses Fortbewegungsmittels nicht verlernen. Das perzeptuelle Gedächtnis soll Urteile in der Differenzierung von Objekten ermöglichen und sorgt zum Beispiel dafür, dass wir auf dem Wochenmarkt einen Apfel als solchen wiedererkennen und diesen nicht mit einer Birne verwechseln. Das Bahnungssystem, oder auch Priming, läuft ebenfalls unbewusst ab. Hierdurch werden unbewusste Perzeptionen bei erneutem Betrachten als solche leichter wiedererkannt (81). Pablo Picassos elf Lithografien mit dem Titel *Stier* sind hierfür paradigmatisch: Haben wir einmal das Bild des Stieres im ikonographischen Ursprungszustand unbewusst wahrgenommen, so erkennen wir später bei der

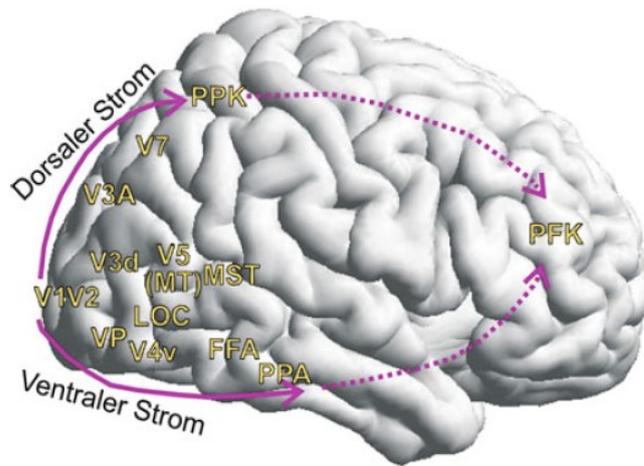
Betrachtung des nur noch auf seine Umrisse abstrahierten Stieres dennoch dessen ursprüngliche Form wieder. Welche Bedeutung hat also das Unbewusste? Das Unbewusste schließt Prozesse ein, die uns nicht unmittelbar zugänglich sind, aber uns grundlegend definieren. Hierzu zählen beispielhaft Gedanken, Gefühle, Gewohnheiten und Verhaltensweisen (75).

#### **1.4 Kartographierung des Gedächtnisses: Prozesse und ihre neuroanatomischen Korrelate**

Die neuropsychologische Forschung teilt Gedächtnisprozesse auf der Grundlage von Probanden mit Gedächtnisstörung und mittels Leistungsdiagnostik ein. Durch das Aufkommen bildgebender Verfahren, wie die Positronen-Emissions-Tomographie (PET) und fMRT, kann die Aktivität neuroanatomischer Strukturen während dieser Gedächtnisprozesse sichtbar gemacht werden.

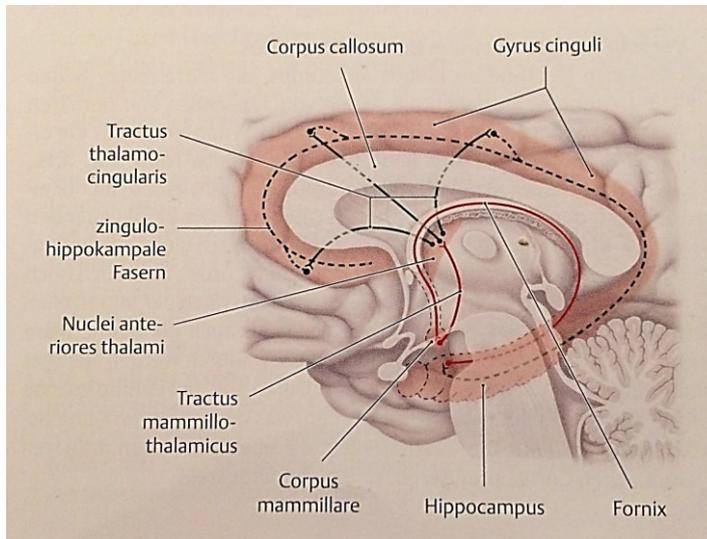
In der Verarbeitung einer Information lassen sich fünf Gedächtnisprozesse unterscheiden: Perzeption, Enkodierung, Konsolidierung, Speicherung und Abruf (48).

Das deklarative Gedächtnis empfängt durch die sensorischen Organe Umweltreize, die sich als Aktivität im visuellen-okzipitalen Kortex (vOC; Brodmann-Areal; BA 17, 18, 19) zeigt (11). Die Information wird in Assoziationskortex über eine vordere und hintere Leitungsbahn verarbeitet: Erstere verbindet den vOC mit dem inferioren temporalen Kortex (ITC; BA 37) bis hin zum ventro-lateralen präfrontalen Kortex (VLPFC; BA 47). Hier werden Identitätsinformationen von Objekten verarbeitet, weshalb diese Bahn auch „Was“-Leitungsbahn genannt wird. Die hintere Bahn ist eine okzipito-parietale Verbindung, die zum dorso-lateralen präfrontalen Kortex (DLPFC; BA 9/46) zieht. Diese „Wo“-Leitungsbahn dient der Verarbeitung räumlicher Informationen (43) (siehe Abb. 1).



**Abbildung 1: Erklärung der visuellen Leitungsbahnen mod. nach (66).** „Dorsaler (»where«) und ventraler (»what«) Strom visueller Verarbeitung. So wie im Kortex des Makaken wird auch beim Menschen ein dorsaler (okzipitoparietaler) und ventraler (okzipitotemporaler) Verarbeitungsweg angenommen, die beide wahrscheinlich weiter in den präfrontalen Kortex führen. *MST* analog zum »medial superior-temporal area«, *V5/MT* »middle temporal area«, *LOC* »lateral occipital cortex«, *FFA* »fusiform face area«, *PPA* »parahippocampal place area«, *PPK* posteriorer parietaler Kortex, *PFK* präfrontaler Kortex.“

Die neuronalen Korrelate der Enkodierung lassen sich anhand von zwei Schaltkreisen darstellen, die miteinander verbunden sind (55). Der Papez'sche Schaltkreis enkodiert Inhalte des episodisch-autobiographischen und semantischen Gedächtnisses in die Hauptspeicherorte des Gedächtnisses, dem Hippocampus und den neokortikalen Assoziationsarealen (siehe Abb. 2).

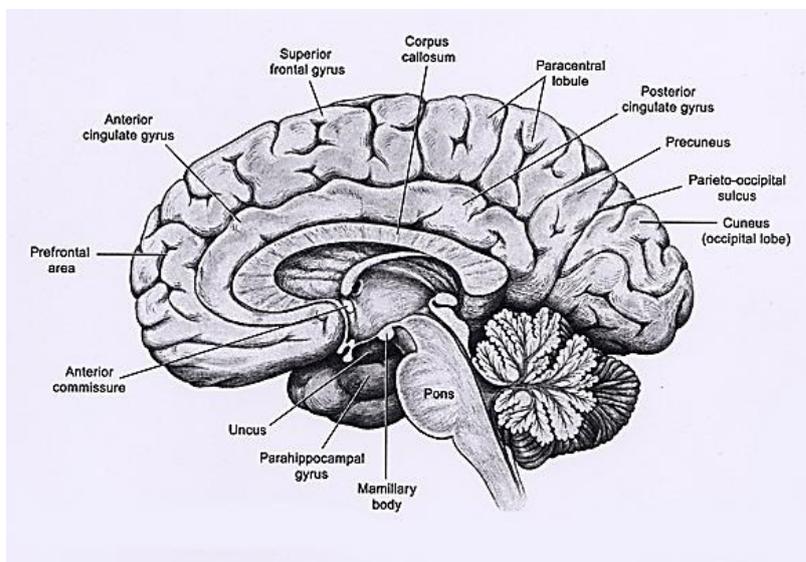


**Abbildung 2:** Neuronenkreis nach Papez (68).

Der Hippocampus ist über die Fornix mit den Mammillarkörpern verbunden, welche über den mamillo-thalamischen Trakt mit den anterioren Thalamuskernen verschaltet sind. Von hier aus ziehen thalamokortikale Fasern zum Cingulum und zurück zum Hippocampus. Der baso-lateral limbische Schaltkreis verbindet die Amygdala, den medio-dorsalen Thalamus und das basale Vorderhirn, bestehend aus septalen Nuclei,

Nucleus basalis Meynert und Brocaband. Folgende Strukturen sind hier neuroanatomisch besonders relevant:

- (1) Der Hippocampus, im medialen Temporallapen (MTL), mit seinen drei CA-Feldern: Cornu ammonis, Gyrus dentatus und subicularen Komplex (BA 27, 28); daran angrenzend der ento-, perirhinale und parahippocampale Kortex (PHC; BA 34-36).
- (2) Der cinguläre Kortex wird in einen anterioren (ACC; BA 24, 32, 33), posterioren (PCC; BA 23, 31) und retrosplenialen Kortex (BA 26, 29, 30) unterteilt.
- (3) Der präfrontale Kortex, mit dorso- (DLPFC; BA 9/47), rostro- (RLPFC; BA 10) und ventrolateral präfrontalen (VLPFC; BA 45, 47) Strukturen (74) (siehe Abb. 3).



**Abbildung 3: Neuroanatomisch relevante Gehirnstrukturen**  
(<http://www.gehirn-atlas.de/gehirn/gyri2.jpg>, Stand 10.11.2016).

Da die enkodierte Information noch fragil ist, müssen mehrere Konsolidierungsvorgänge erfolgen, bei denen diese Information mit vorhandenen Gedächtnisinhalten abgeglichen und synchronisiert wird. Durch die Konsolidierung werden stabile zentralnervöse Repräsentationen gebildet und als Erinnerung in das Gedächtnis tief eingebettet. Dieser Prozess wird als Engrammbildung bezeichnet und dient dazu, Erinnerungen in unserem Gedächtnis zu speichern (66).

Der Abruf von Gedächtnisinhalten dient dem Wiedererkennen von Begriffen oder Objekten. Grundlegend hierfür sind der Hippocampus, parietale (BA 7, 39, 40) sowie cinguläre Areale (BA 24, 29, 30, 31, 32) (7, 79).

## **1.5 Revision der traditionellen Dichotomie**

Nach der traditionellen Dichotomie der beschriebenen Gedächtnissysteme findet das deklarative Gedächtnis bewusst und in Abhängigkeit vom MTL statt. Demgegenüber wird das nicht-deklarative Gedächtnis durch Abwesenheit von Bewusstsein und Unabhängigkeit vom MTL definiert (60).

Die strikte Trennung nach Bewusstsein und Gehirnregionen wird in der neueren Forschung kritisch betrachtet: Die traditionelle Unterscheidung zwischen dem deklarativen und nicht-deklarativen Gedächtnis scheint nicht vollständig konsistent zu sein (34). So postuliert beispielsweise ein Modell, dass Gedächtnisprozesse entlang eines Kontinuums und nicht dichotom organisiert sind (18). Auf Basis dieses Modells werden Gehirnregionen nicht mehr strikt nach Bewusstseinslagen getrennt, sondern entlang einer kontinuierlichen Achse – je nach kognitivem Prozess, Stimulusart und Intention – positioniert. Dies bedeutet, dass eine Gehirnregion sowohl für deklarative als auch für nicht-deklarative Gedächtnisprozesse relevant sein kann.

## **1.6 Vom behavioralen zum neurobiologischen Priming**

Im Rahmen dieser Dissertation werden nicht-deklarative Gedächtnisprozesse fokussiert. Diese können empirisch über Priming ermittelt und in eine behaviorale und neurobiologische Domäne unterteilt werden. Das behaviorale Priming meint das erleichterte Wiedererkennen eines bereits wahrgenommenen Stimulus (81). Grundlegende Aspekte des Priming zeigen sich in Experimenten zum kategorischen Lernen (30, 82). Hierbei wird die Struktur eines Stimulus gelernt und auf einen noch nicht bekannten Stimulus übertragen. Im oben erwähnten Beispiel einer Lithografie von Picasso wird die Struktur des Stieres gebahnt, also gelernt, wodurch dann die Abstraktion dieser Struktur erleichtert als Stier erkannt werden kann.

Das neurobiologische Priming ist mit einer geringeren kortikalen Aktivität für wiedererkannte Stimuli im fMRT assoziiert (36, 65). Im Folgenden werden die Gehirnregionen dargestellt, die für das neurobiologische Priming relevant sind.

### **1.6.1 Okzipitaler Kortex und visuelle Expertise**

Eine geringere kortikale Aktivität für wiedererkannte Stimuli im fMRT wurde im okzipitalen Kortex, hier insbesondere im primären visuellen Kortex (V1) nachgewiesen (27). Da der visuelle Kortex eine sensorische Region und stimuluspezifisch ist, gibt es die Theorie, dass Primingeffekte einen ersten Schritt in einem Prozess darstellen, in dem mit häufigeren Wiederholungen eine visuelle Expertise erlangt werden kann (8, 61).

### **1.6.2 Hippocampus und Binding**

Priming ist kein alleiniger sensorisch motivierter Prozess, sondern konnte auch in nicht-sensorischen Gehirnregionen nachgewiesen werden. Studien zeigen die Bedeutung des MTL für unbewusste Informationsverarbeitung in Abhängigkeit kognitiver Flexibilität (34). Im Prozess der Enkodierung ist der Hippocampus relevant für Binding: Eingehende Stimuli werden – unabhängig vom Bewusstseinszustand – mit bereits vorhandenen Repräsentationen von Stimuli abgeglichen und zu neuen Gedächtnisassoziationen geformt (22, 59). Weiter konnte gezeigt werden, dass amnestische Patienten mit MTL-Schädigung Defizite bei Enkodierung und Abruf von geformten Gedächtnisassoziationen aufweisen – also Schwierigkeiten damit hatten, Stimuli im Gedächtnis zu binden (32, 84). Im Hinblick auf das kategorische Lernen ist der Hippocampus maßgeblich an deklarativen und nicht-deklarativen Enkodierungs- und Abrufprozessen beteiligt (31).

### **1.6.3 Priming und Bekanntheitsgrad**

Der Bekanntheitsgrad von Stimuli ist besonders in Abrufprozessen von Bedeutung. Dies führt dazu, dass ein Wiedererkennen von bereits bekannten Stimuli schnell abläuft. In dualen Modellen wird dem erleichterten bzw. nicht-deklarativen Abruf von bereits bekannten Stimuli ein eher langsames, intentionales und deklaratives Wiedererkennen

entgegengesetzt (91). In jüngerer Forschung wurde diese Dichotomie hinterfragt und die Verbindung von Bekanntheitsgrad-Effekten und Abrufprozessen durch Priming postuliert (45). Aus neurobiologischer Perspektive sind dabei vor allem die folgenden Gehirnregionen relevant: Der PHC, die posteriore Mittellinienregion (PMR) und der PFC. Der PHC ist vor allem wichtig für das Lernen und Wiedererkennen von einzelnen Repräsentationen, wobei im Detail der (peri-)rhinale Kortex eine zentrale Rolle einnimmt. In Studien zum Priming konnte für diese Region eine verminderte kortikale Aktivität belegt werden (56, 87). Bekanntheitsgrad-Effekte wurden in der PMR insbesondere im Precuneus und in dorsalen-parietalen Regionen gezeigt (10, 64). Dem PFC, hier dem linken VLPFC, wurde in Studien eine grundlegende Funktion für Priming zugesprochen (26, 65).

Vor diesem Hintergrund wird die Natur von Gedächtnisprozessen im MTL, in frontalen und parietalen Gehirnregionen weiterhin diskutiert. Forscher sehen hierin eine kritische Richtung in der Gedächtnisforschung und argumentieren, dass Gedächtnisprozesse unabhängig vom Bewusstseinszustand und nebeneinander ablaufen (18).

## **1.7 Stimulusmaterial**

Eine wichtige Frage ist, ob Gedächtnis amodal oder modalitätsspezifisch organisiert ist. Passend zur prozessspezifischen Organisation wurde ein materialspezifischer Einfluss auf Gedächtnisprozesse gezeigt (90). Für die Verarbeitung von visuell-räumlichen Stimuli sind folgende Gehirnregionen relevant: vOC, parietaler Kortex und Precuneus. Bei verbalen Stimuli zeigten der linke inferiore PFC (BA 45), linkshemisphärische prämotorische Regionen, der linke posteriore Parietalkortex (BA 40) und das Broca-Zentrum (Pars opercularis; BA 44) vermehrte Aktivität (12, 50).

## **1.8 Methodologische Probleme: Sinn und Perspektive**

„Als kleinster gemeinsamer Nenner für die Mischung aus Philosophie, Ideologie und Wissenschaft hat sich der Begriff «Theorie» durchgesetzt. Die Theorieszene ist heute ein Meinungsmarkt mit schwankenden Wechselkursen. Über ihn herrscht dieselbe Göttin wie über andere Märkte auch: die Göttin der Mode. [...] Um sich da zurechtzufinden, braucht man einen Marktüberblick.“ (69)

Seit dem Aufkommen der bildgebenden Verfahren in den Neurowissenschaften konnten viele Rückschlüsse von hirnsychologischen Konzepten zu deren neuroanatomischen Korrelaten gezogen werden. Auf dieser Basis werden drei methodologische Probleme diskutiert:

- (1) Die neurofunktionelle Bildgebung lässt keine Rückschlüsse darüber zu, ob Aktivitätssignale eine angemessene Zuschreibung von einzelnen neuroanatomischen Korrelaten ermöglichen. Ihre Ergebnisse sind also korrelationaler Natur.
- (2) Die Ergebnisse von Einzelstudien konnten in Metanalysen nicht übergreifend bestätigt werden.
- (3) Die Lokalisierbarkeit als theoretische Erklärung für die Funktionsweise eines derartig komplexen Systems erscheint nicht hinreichend.

## **2. Technisches: fMRT – Design – Statistik**

### **2.1 Die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT)**

Die fMRT ist ein nicht-invasives Verfahren, um Aktivierungsunterschiede kortikaler und subkortikaler zerebraler Gehirnstrukturen zu erfassen. Dieses Verfahren beruht auf der 1973 entdeckten Methode der Magnetresonanztomographie (MRT). Die Grundlage hierfür ist die physikalische Größe des Spins von subatomaren Teilchen, wobei damit beim Menschen vor allem das Wasserstoffatom gemeint ist. Dieser Eigendrehimpuls von Protonen erzeugt ein magnetisches Moment, das bei Anwesenheit eines äußeren Magnetfeldes um eine bestimmte Achse präzediert. Die Protonen sind in einem

Gleichgewicht. Das MRT kann nun durch einen elektromagnetischen Hochfrequenzimpuls alle Protonenspins in einer Ebene ausrichten. Nach dieser so genannten makroskopischen Nettomagnetisierung fallen die Spins in ihre ursprüngliche Gleichgewichtsebene zurück und emittieren dabei elektromagnetische Strahlung, die mit einem Tomographen gemessen werden kann. Für funktionelle Messungen werden zur Signalherstellung häufig Kontrastmittel appliziert. Dennoch hat man entdeckt, dass zur Signalentstehung kein Kontrastmittel benötigt wird, sondern der BOLD-Kontrastmechanismus (blood oxygenation level dependent) ebenso ein starkes Signal liefert. Wie der Name bereits andeutet, liefert hierbei der unterschiedliche Oxygenierungsgrad des menschlichen Blutes ein ausreichendes Signal für die fMRT. Wird das Hirngewebe durch einen Stimulus aktiviert, so kann aufgrund des initialen Überschusses von paramagnetischen Desoxyhämoglobin in den ersten 2 Sekunden eine Verminderung des MR-Signales gemessen werden. Das nun durch die Vasodilatation einströmende Blut überkompensiert mit reichlich Oxyhämoglobin den initialen Sauerstoffverbrauch und produziert nach 4 bis 6 Sekunden das Maximum des BOLD-Signals. Es folgt eine Unteraktivierung; danach ist die Ausgangssituation wieder hergestellt (66).

## **2.2 Experimentelle Designs**

Bei einer fMRT-Messung kann auf Stimuluswiederholung kaum verzichtet werden, da hierdurch die Messempfindlichkeit deutlich gesteigert wird. Durch eine Mittelung dieser Aktivierung kann erst der Signalunterschied sicher gemessen werden. Nun ist aber bekannt, dass neuronale Aktivierungsmuster in ihrer Aktivität gemindert werden, wenn Stimuli häufig wiederholt werden. Diesem Problem der Habituation ist durch ein abwechslungsreiches Untersuchungsparadigma entgegenzukommen (66).

Das experimentelle Design entscheidet über den Stimulationsablauf. Hier werden in funktionellen Bildgebungsstudien zwei Designs unterschieden: Das Block- und Event-related-Design. Beim Block-Design wird in einer Stimulationsphase eine feste Abfolge von Ruhe-/Kontroll- (hier: off-Phase) und Stimulationsbedingung (hier: on-Phase) in fester Zeitfolge eingehalten. Die Aktivierung folgt somit einer Ruhebedingung, wobei die BOLD-Reaktion kontinuierlich gemessen wird. Das Aktivitätssignal soll somit

kontrolliert und ohne große Interferenzen aufsummiert und gemessen werden. Durch statistische Vergleiche dieser BOLD-Signalintensitäten werden signifikante Aktivierungsunterschiede neuronaler Korrelate angezeigt. Das Block-Design ist sehr sensitiv, hat eine große statistische Power und ist einfach in der Handhabung (66). Das Event-related-Design besteht ebenfalls aus on- und off-Phasen, die sich abwechseln. Nach einer on-Phase, die mit einem Stimulus verbunden ist, folgt eine viel längere off-Phase, in der die hämodynamische Antwort des einzelnen Reizes gemessen wird. Hierdurch liefert dieses Design mit einer höheren zeitlichen Auflösung den Vorteil, dass einzelne Stimuli analysiert werden können.

### **3. Zielsetzung und Hypothesen**

In der durchgeführten Studie im Rahmen dieser Arbeit liegt ein besonderes Augenmerk auf nicht-deklarativen Gedächtnisprozessen und hier insbesondere dem Priming. Uns interessieren vor allem die behaviorale Performanz, fMRT-Aktivierungsunterschiede von einzelnen Gehirnregionen und der Einfluss des Bekanntheitsgrades sowie der Materialspezifität von Stimuli auf diese Parameter. Die damit verbundenen Hypothesen werden im Folgenden vorgestellt.

#### **3.1 Behaviorale Hypothesen**

*(1) Gibt es Performanzunterschiede zwischen dem Enkodierungs- und Abrufprozess?*

Wir erwarten, dass bei der Enkodierung von Informationen die mittleren Reaktionszeiten und Fehlerraten für alle gesamten Stimuli signifikant geringer als im Abruf sind (16, 38).

*(2) Gibt es Performanzunterschiede zwischen bekannten und unbekanntem Stimuli im Enkodierungs- und Abrufprozess?*

Es wurde gezeigt, dass bekannte Stimuli schneller enkodiert und abgerufen werden können als dies bei unbekanntem Stimuli der Fall ist (42).

Wir erwarten somit, dass bei der Enkodierung von Informationen und dem Abruf die mittleren Reaktionszeiten und Fehlerraten für die bekannten Stimuli signifikant geringer als für unbekannte Stimuli sind.

*(3) Gibt es Performanzunterschiede zwischen verbalen und figuralen Stimuli im Enkodierungs- und Abrufprozess?*

Studien zeigen, dass das Diskriminieren und Erkennen von figuralen, nicht-geometrischen Stimuli und Pseudowörtern sich schwieriger gestaltet als bei verbalen Stimuli (4).

Folglich erwarten wir, dass bei der Enkodierung von Informationen und dem Abruf die mittleren Reaktionszeiten und Fehlerraten für verbale Stimuli signifikant geringer als für figurale Stimuli sind. Im Speziellen erwarten wir, dass die mittleren Reaktionszeiten und Fehlerraten für geometrische (figurale Stimuli) und Wörter (verbale Stimuli) signifikant geringer als für nicht-geometrische (figurale Stimuli) und Pseudowörter (verbale Stimuli) sind.

### **3.2 Hypothesen der fMRT-Aktivierungsmuster**

*(1) Gibt es Aktivierungsunterschiede zwischen dem Enkodierungs- und Abrufprozess und wie wird dies durch den Bekanntheitsgrad dieser Stimuli beeinflusst?*

Wir erwarten, dass folgende Gehirnregionen in Enkodierung und Abruf von Informationen eine geringe Aktivierung durch Primingprozesse aufweisen: MTL mit Hippocampus, PHC und VLPFC. Weiter erwarten wir, dass dieser Effekt insbesondere im Abruf und signifikant häufiger bei bekannten (versus unbekanntem) Stimuli auftritt. Durch das implizite Lernen könnten vermehrt der vOC und extratemporale Gehirnregionen signifikant in Enkodierung und Abruf aktiviert werden (18, 91).

*(2) Gibt es Aktivierungsunterschiede zwischen dem Enkodierungs- und Abrufprozess und wie wird dies durch die Materialspezifität dieser Stimuli beeinflusst?*

Wir erwarten, dass figurale Stimuli den vOC, parietalen Kortex und Precuneus signifikant stärker aktivieren als verbale Stimuli. Weiter erwarten wir, dass bei verbalen Stimuli der linke inferiore PFC (BA 45), linkshemisphärische prämotorische Regionen,

der linke posteriore Parietalkortex (BA 40) und das Broca-Zentrum (Pars opercularis; BA 44) signifikant stärker aktiviert werden als bei figuralen Stimuli (36, 50).

## **4. Methoden**

### **4.1 Probandenkollektiv**

An dieser Studie haben insgesamt 20 rechtshändige und gesunde Probanden<sup>1</sup> im Alter von 23 bis 31 Jahren teilgenommen. Darunter befanden sich 10 Männer (Mittleres Alter:  $25,9 \pm 1,8$  Jahre) und 10 Frauen (Mittleres Alter:  $26,8 \pm 2,3$  Jahre). Es wurden nur Probanden in die Studie eingeschlossen, die mit Deutsch als Muttersprache aufgewachsen sind. Weitere Exklusionskriterien waren jetziger oder früherer Substanzmissbrauch, Lernschwierigkeiten und schwere mentale, internistische oder neurologische Krankheiten in der Vorgeschichte. Die Probanden wurden per Anzeigen aus der Münsteraner Bevölkerung und der WWU Münster rekrutiert.

Die Probanden wurden umfassend mündlich und schriftlich über den Ablauf und die Ziele der Studie, die fMRT-Untersuchung und deren Risiken und Kontraindikationen aufgeklärt. Alle Probanden gaben ihr schriftliches Einverständnis zur freiwilligen Teilnahme an der Studie. Bei jedem Probanden wurde das Vorhandensein von potenziellen Gefahrenquellen in Form von ferromagnetischen oder elektrischen Fremdkörpern ausgeschlossen. Der Versuchsablauf dauerte pro Proband mit neuropsychologischer Testung, fMRT-Messung und Blutentnahme circa 90 Minuten. Alle Probanden erhielten eine Aufwandsentschädigung von 20€ und, wenn nötig, eine Rückerstattung der Anfahrtskosten. Ein positives Ethikvotum der WWU Münster liegt vor (AZ: 2010-348-f-S).

---

<sup>1</sup> Die Bezeichnung „Probanden“ bezieht sich stets sowohl auf die männlichen als auch auf die weiblichen Testpersonen.

## 4.2 Neuropsychologisches Assessment

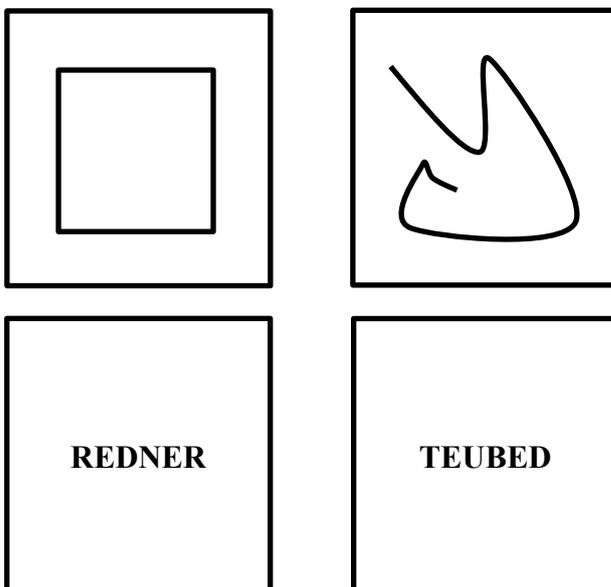
Das neuropsychologische Assessment stellt die kognitiven Fähigkeiten der Probanden fest. Die Händigkeit der Probanden wurde durch das Edinburgh Handedness Inventory (53) bestimmt. Die Probanden müssen hier in zehn Alltagssituationen bestimmen, welche Hand bevorzugt wird. In der Auswertung wird Beidseitigkeit der Punktwert 0 zugeordnet, -100 Punkte ist starke Links- und +100 Punkte starke Rechtshändigkeit. Der Zahlen-Verbindungs-Test (ZVT) (54) korrespondiert mit behavioralen Parametern wie Verarbeitungsgeschwindigkeit und flüssiger Intelligenz. Die Probanden müssen 4 Matrizen mit 90 randomisierten Zahlen bearbeiten und diese numerisch miteinander verbinden. Ein Durchschnittswert wird aus der benötigten Zeit pro Test in Sekunden berechnet. Weiter wurde ein Auszug aus dem Wechsler Adult Intelligence Scale (WAIS-IV) (44) getestet. Hierbei wurde die Aufgabengruppe ‚Zahlen nachsprechen‘ gewählt. Dieser Test prüft das Arbeitsgedächtnis der Probanden und bestand hier aus den zwei Aufgabenteilen ‚Zahlen nachsprechen vorwärts‘ und ‚Zahlen nachsprechen rückwärts‘. Dabei gibt es 7 Ziffernreihen, deren Ziffernzahl um je eine ansteigt. In einem zweiten Durchgang sollen Ziffernreihen in umgekehrter Reihenfolge nachgesprochen werden. Der danach durchgeführte verbale Lern- und Merkfähigkeitstest (VLMT) (33) für das verbale Kurzzeit-, Arbeits- und auch Langzeitgedächtnis setzt sich aus zwei Wortlisten mit 15 semantisch unabhängigen Wörtern und einer Wiedererkennungsliste mit den 30 Wörtern der beiden Listen und 20 weiteren Distraktionswörtern zusammen. Es werden fünf Durchgänge von seriellem Listenlernen, ein Abrufdurchgang nach Distraction mit der Interferenzliste und ein Wiedererkennungsdurchgang nach 30 minütiger Verzögerung durchgeführt. Der Benton Visual Form Discrimination Test (BVFDT) (2) untersucht das visuelle Kurzzeitgedächtnis. Den Probanden werden 10 standardisierte Stimuluskarten mit figuralen Mustern für wenige Sekunden präsentiert. Danach sollen die Probanden unmittelbar die Muster nachzeichnen, wobei diese Zeichnungen anschließend nach Richtigkeit und Zeichenfehler ausgewertet werden. Abschließend wurde mit dem DIA-X-SSQ-Fragebogen ein Screening-Verfahren angewandt, das mit hoher Sensitivität und guter Spezifität das Vorliegen einer psychischen Störung analysiert. Dieser Fragebogen beinhaltet 16 Items.

### 4.3 Studiendesign

Der Untersuchungsablauf bestand aus einer Übungs- und drei experimentellen Phasen. In der Übungsphase wurden den Probanden insgesamt 72 Stimuli präsentiert: 6 figurale (3 geometrische / 3 nicht-geometrische) und 6 verbale Stimuli (3 Wörter / 3 Pseudowörter) je sechsmal in randomisierter Reihenfolge, also 36 figurale und 36 verbale Stimuli. Diese Stimuli waren den Probanden in den folgenden zwei Hauptexperimenten also „bekannt“ und wurden somit als „bekannt\_1“ gewertet. Die Übungsphase dauerte 5 Minuten.

Die Enkodierungsaufgabe bestand aus zwei experimentellen Phasen, die für figurale und verbale Stimuli separat abliefen. In jeder Sitzung wurden den Probanden 72 Stimuli (36 bekannte „bekannte\_1“ aus der Übungsphase und 36 unbekannte „unbekannt\_1“ Stimuli) präsentiert. Durch Randomisierung wurde entschieden, ob der Proband mit den figuralen oder verbalen Stimuli begann. Die Länge eines Hauptexperimentes betrug 8 Minuten.

Die figuralen Stimuli waren 33 geometrische und 33 nicht-geometrische, die aus dem Kimura's Recurring-Figures-Test (49) ausgewählt wurden. Dieses Stimulusmaterial verhindert vor allem die Verbalisierung von figuralen Stimuli (62). Als verbale Stimuli wurden 33 deutsche Substantive, wie sie im Duden geschrieben sind, und 33 Pseudowörter, die lesbar sind aber keinen Sinn ergeben, aus der lexikalischen Datenbank CELEX des Max-Planck-Instituts für Psycholinguistik in Nijmegen (<http://celex.mpi.nl>) entlehnt (siehe Abb. 3 und 4).



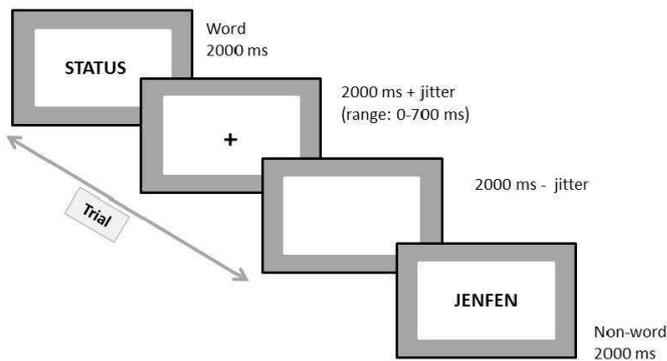
**Abbildung 4:** Beispiele für die Darstellung der figuralen Stimuli (geometrische und nicht-geometrische Muster).

**Abbildung 5:** Beispiele für die Darstellung der verbalen Stimuli (Wort und Pseudowort).

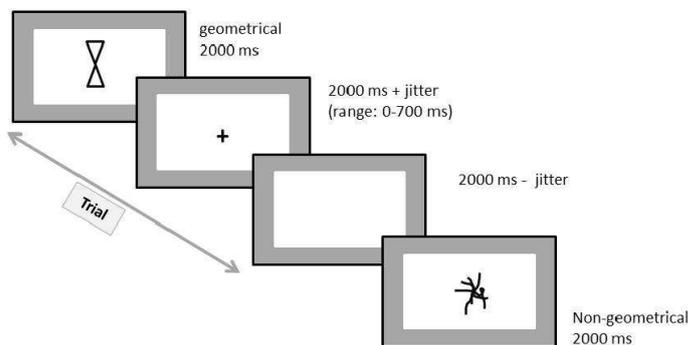
Es wurden ausschließlich verbale Stimuli verwendet, die eine mittlere Wortfrequenz vorweisen und aus zwei Silben mit sechs oder sieben Buchstaben bestehen. Die Worte wurden in schwarzen Großbuchstaben auf weißem Hintergrund für einige Sekunden präsentiert. Die Probanden wurden instruiert, sich so schnell wie möglich zu entscheiden, ob es sich bei dem gerade gezeigten Stimulus um eine geometrische oder nicht-geometrische Figur handelt. Bei den verbalen Stimuli sollten die Probanden zwischen einem Wort oder Pseudowort diskriminieren. Dabei sollten sie entweder die linke oder rechte Maustaste im MRT betätigen. Durch diese Diskriminationsaufgabe sollte die Aufmerksamkeit der Probanden sichergestellt werden.

Als letztes Experiment erfolgte im MRT die Abrufaufgabe. Die Probanden waren für die Abrufaufgabe blind und erfuhren hiervon erst im Moment vor der Aufgabe, um den Einfluss von möglichen Lernstrategien zu mindern. Der Beginn mit entweder figuralen oder verbalen Stimuli im Abruf orientierte sich an der Reihenfolge aus dem jeweiligen Enkodierungsexperiment. Im Abruf wurde das Stimulusmaterial nicht separat, sondern insgesamt betrachtet. Der Abruf bestand aus 72 figuralen und 72 verbalen Stimuli, die jeweils 36 „unbekannt\_1“ Stimuli aus dem Hauptexperiment jetzt als „bekannt\_2“ gekennzeichnete Stimuli und 36 neue bisher noch nicht gezeigte als „unbekannt\_2“ bezeichnete Stimuli enthielten. Die Probanden mussten nun per Tastendruck zwischen bekannten und unbekanntem Stimuli diskriminieren. Die Abrufphase dauerte 16 Minuten.

In diesem Event-related-Design, das sich an einem Paradigma zur Testung materialspezifischer Gedächtnislateralisation (40) orientiert, wurden alle Stimuli für 2000 ms gezeigt, wobei zwischen zwei Stimuli ein Fixationskreuz für 2000 ms plus eine Schwankungsbreite von 0 – 700 ms präsentiert wurde, gefolgt von einem weißen Bildschirm für weitere 2000 ms minus die Schwankungsbreite (siehe Abb. 6 und 7).



**Abbildung 6:** Beispiel für das experimentelle Paradigma mit verbalen Stimuli (Wort und Pseudowort).



**Abbildung 7:** Beispiel für das experimentelle Paradigma mit figuralen Stimuli (geometrische und nicht-geometrische Muster).

Die unterschiedlichen Interstimulus-Intervalle sollten Ermüdungserscheinungen und Habituationseffekte bei Probanden vorbeugen. Die Stimulussequenz wurde randomisiert mit 1 bis zu einem Maximum von 6 wiederholten Stimuli gleicher Art (bekannt/unbekannt; geometrisch/nicht-geometrisch; Wort/Pseudowort). Alle Instruktionen wurden in einer standardisierten Weise vor jeder Sitzung gegeben. Alle Stimuli wurden mit Presentation Software® (Version 16.5, [www.neurobs.com](http://www.neurobs.com)) erbracht und auf einem MR-kompatiblen Bildschirm am Kopfende der Probanden gezeigt. Diese konnten durch einen Spiegel an der Kopfspule die Stimuli erkennen.

#### 4.4 Behaviorale Aquisition und Analyse

Die Reaktionszeiten (ms) und Fehlerraten (%) von Enkodierung und Abruf wurden mit einem in Excel Makro-Skript aus der Presentation-Datei extrahiert. Die behavioralen Daten wurden nach 8 Bedingungen eingeteilt und analysiert (bekannt/unbekannt; verbal/figural; geometrisch/nicht-geometrisch; Wort/Pseudowort). Mit einer

explorativen Datenanalyse für alle Bedingungen mittels Normalverteilungsdiagramm, Kolmogorow-Smirnow und Shapiro-Wilk-Test wurde die Normalverteilungsannahme der Daten getestet. Hierbei wurden signifikante Unterschiede in den Fehlerraten für folgende Bedingungen während der Enkodierung mittels Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test für verbundene Stichproben (nicht-parametrisches Testen) ermittelt: Bekannt/unbekannt; verbal/figural; verbal bekannt/unbekannt; figural bekannt/unbekannt; geometrisch/nicht-geometrisch; Wort/Pseudowort. Signifikante Unterschiede für die Reaktionszeiten während der Enkodierung sowie Fehlerraten und Reaktionszeiten des Abrufs bei diesen Bedingungen wurden mittels t-Tests bei verbundenen Stichproben bestimmt (parametrisches Testen). Für die statistische Analyse der behavioralen Daten wurde SPSS 22 IBM (<http://www-01.ibm.com/software/analytics/spss>) verwendet.

#### **4.5 fMRT Datenaquisition**

In der Studie dieser Dissertation wurde ein 3 Tesla Philips Ganzkörpertomograph (Gyrosan; Philips, Best, Niederlande) mit einer 8-Kanal Standardkopfspule genutzt. Alle Messungen wurden in diesem MRT im Institut für Klinische Radiologie, Haus Rosenbach (Direktor: Univ. Prof. Dr. W. L. Heindel) des Universitätsklinikums Münster durchgeführt. Die Scanparameter und technischen Angaben der anatomischen und funktionellen Messungen, die bei den Probanden erfolgt sind, gibt Tabelle 10.1 wieder.

**Tabelle 10.1** Aufnahmeparameter der funktionellen und anatomischen MRT-Messung.

Parameter	Funktionelle fMRT-Messung	Anatomische fMRT-Messung
Aufnahmesequenz	T2*-gew.-GE-EPI	T1-gew.-2D-TSE-IR, TI = 40ms
Schichtführung	axial	axial
Anzahl der Schichten	36	36
Schichtdicke (mm)	3.6	3.6
Schichtabstand (mm)	0	0.8
Field of View (mm)	230	210
Matrix	64 x 64	256 x 256
TR (ms)	3000	480
TE (ms)	30	15
Flipwinkel	90°	9°

## 4.6 fMRT Datenanalyse

### 4.6.1 Vorverarbeitung

Die Datensätze aus der fMRT sind vierdimensional, da durch die echoplanare Bildgebung (EPI) das MR-Signal für jeden Voxel anhand einer Zeitachse nachvollzogen werden kann. Dennoch differenziert sich der durch das Paradigma gewünschte Effekt des BOLD-Signals, welcher einer bestimmten neuroanatomischen Region sicher zugeordnet werden soll, nicht sehr stark von dem Grundrauschen des fMRTs. Aus diesem Grund müssen die fMRT-Daten vor der Analyse mit statistischen Mitteln vorverarbeitet werden. Die folgenden Schritte wurden alle mit dem Programm SPM8 (Statistical Parametric Mapping: <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm>) durchgeführt. Alle Datensätze wurden standardisiert bearbeitet.

Da einzelne Probanden während der fMRT-Aufnahmen nicht die ganze Zeit in Ruheposition sind, muss zuerst eine Korrektur von Bewegungsartefakten (*realignment*) vorgenommen werden. Alle Einzelbilder einer EPI-Serie werden zu dem ersten Referenzscan in Verbindung gesetzt. Dadurch ist es möglich, Abweichungen zwischen Voxeln durch 3 translationale und 3 rotatorische Bewegungsparameter zu berechnen und per Interpolationsalgorithmus zu korrigieren. Die Abweichungen der Signalintensitäten zwischen Referenz- und Korrekturscan wurden mit der Methode der ‚Kleinsten Quadrate‘ reduziert.

Der nächste Schritt umfasst die räumliche Normalisierung (*normalization*) der fMRT-Daten. Die individuellen anatomischen Gehirnstrukturen der Probanden werden in SPM mit Vorlagen abgeglichen und in einen standardisierten Raum transformiert, um gleichartige Aktivierungsmuster über eine Kohorte zu registrieren. Diese Prozedur umfasst eine lineare Normalisierung, wobei die globale Position und Größe angepasst wird, und einen nicht-linearen Teil, in dem auf lokaler Ebene einzelne Strukturen, Scherungen und Skalierungen normalisiert werden. Für die vorliegende Arbeit wurde als einzelner Datensatz ein mean-Image aus der Realignment-Prozedur verwendet.

Schließlich fehlt für die Vorverarbeitung der Daten noch die räumliche Glättung (*smoothing*). Hierbei wird der Bildgrauwert eines Voxels mit den Nachbarvoxeln verrechnet und somit zufällige Effekte eines Voxels, wie zum Beispiel Pixelfehler, herausgemittelt. Die signal-to-noise-ratio wird dadurch verbessert und die Sensitivität der statistischen Analyse erhöht (66).

Folglich wurden die fMRT-Datensätze im Hinblick auf Bewegungsartefakte korrigiert, räumlich normalisiert (Voxelgröße  $2 \times 2 \times 2 \text{ mm}^3$ ), räumlich geglättet (8 mm FWHM Kernel) und Hochpass-gefiltert (128 s cut-off period).

#### **4.6.2 First Level Analyse**

Für die Enkodierung figuraler und verbaler Stimuli wurden je zwei Bedingungen (bekannt\_1 und unbekannt\_1) modelliert. Die folgenden First Level Kontraste wurden für weitere Gruppenanalysen verwendet: bekannte und unbekannte figurale und verbale Stimuli mit den korrespondierenden Kontrasten (bekannt > unbekannt; unbekannt > bekannt), resultierend in je 2 Kontraste für jede Enkodierung (figural und verbal separat).

Für den Abruf figuraler und verbaler Stimuli wurden auch je zwei Bedingungen (bekannt\_2 und unbekannt\_2) modelliert. Die folgenden First Level Kontraste wurden ebenfalls für weitere Gruppenanalysen verwendet: bekannte und unbekannte figurale und verbale Stimuli mit den korrespondierenden Kontrasten (bekannt > unbekannt; unbekannt > bekannt), resultierend in je 8 Kontraste für den gesamten Abruf (figural

und verbal zusammen). Die nachstehende Tabelle fasst die Kontraste in Enkodierung und Abruf zusammen:

**Tabelle 10.2:** First Level Kontraste in Enkodierung und Abruf.

<b>Enkodierung</b>	<b>Abruf</b>
Figural Bekannt_1 (36 Stimuli)	Figural Bekannt_2 (36 Stimuli)
Figural Unbekannt_1 (36 Stimuli)	Figural Unbekannt_2 (36 Stimuli)
	Verbal Bekannt_2 (36 Stimuli)
	Verbal Unbekannt_2 (36 Stimuli)
Verbal Bekannt_1 (36 Stimuli)	
Verbal Unbekannt_1 (36 Stimuli)	

### 4.6.3 Second Level Analyse

Mit der Second Level Analyse (Random Effect Analyse) ist die Herausstellung von Gruppenanalysen möglich. Hierfür werden die *confiles* von den einzelnen Probanden der First Level Analyse verwendet.

Für Enkodierung und Abruf wurde Folgendes durchgeführt: Eine 2x2 ANOVA mit den Zwischensubjekt Faktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal). Für Haupteffekte sowie Interaktionseffekte wurden F-Kontraste und Post-hoc-Tests berechnet. Bei potentiellen Interaktionen wurde in der Enkodierung nach dem differentiellen Kontrast unbekannt > bekannt und im Abruf bekannt > unbekannt analysiert.

### 4.6.4 Korrektur für multiple Vergleiche

Sofern möglich wurde die Korrektur nach *false discovery rate* (FDR) (25) oder nach *family wise error* (FWE) (51) verwendet. Andernfalls wurde eine Monte-Carlo-Simulation verwendet, um die Zahl der minimal nötigen Anzahl von zusammenhängenden Voxeln zu ermitteln die einem korrigierten  $p < .05$  für multiple Vergleiche entspricht (24). So ergab die Monte-Carlo-Simulation bei gegebenen MRT-Parametern folgende Ergebnisse, um für multiple Voxelvergleiche bei einem  $p < .05$  zu

korrigieren: Bei einem individuellen *voxel I error* von  $p < .001$  ist eine Clustergröße von 42 Voxeln und bei einem  $p < .005$  eine Clustergröße von 72 Voxeln ausreichend. Als Referenz für die Lokalisierung aktivierter Gehirnregionen wurde ein stereotaktische Atlas (80) angewendet.

## 5. Ergebnisse

### 5.1 Neuropsychologisches Assessment

Das neuropsychologische Assessment ergab für alle 20 Probanden Normwerte für den Zahlen-Verbindungs-Test, Benton-Visual-Form-Discrimination-Test, Verbaler Lern- und Merkfähigkeitstest und Wechsel-Adult-Intelligence-Scale. Bei keinem Probanden lag eine Leistungsminderung im Bereich des verbalen und visuellen Kurzzeit-, Arbeits- und Langzeitgedächtnisses vor. Das Edingburgh Handedness Inventory zeigte über alle Probanden eine signifikante Rechtshändigkeit und der DIA-X-SSQ-Fragebogen ergab keinen Anhalt für das Vorliegen einer psychischen Störung bei den Probanden. Die Details sind in Tabelle 10.3 dargestellt.

**Tabelle 10.3 Demographisches und neuropsychologisches Assessment:** Werte als Mittelwert (Standardabweichung) gelistet. EHI, Edingburgh Handedness Inventory; ZVT, Zahlen-Verbindungs-Test; PR, Prozenträge; BVFDT, Benton Visual Form Discrimination Test (Korrekte Reproduktion; Fehlerzahl); VLMT, Verbaler Lern- und Merkfähigkeitstest; WAIS-IV, Wechsler Adult Intelligence Scale; ZN, Zahlen nachsprechen.

	Alle Probanden	Frauen	Männer
n	20	10	10
Alter in Jahren	26.2 (2.1)	27.0 (2.3)	26.0 (1.9)
EHI in %	90.0 (11.5)	90.0 (11.7)	90.0 (11.9)
ZVT in PR	65.3 (27.4)	62.0 (30.0)	68.3 (27.0)
BVFDT Rohdaten	8.1 (0.9); 3.2 (1.1)	8.3 (1.0); 3.0 (1.0)	8.0 (1.1); 3.3 (1.3)
VLMT in PR	78.2 (23.0)	67.8 (25.7)	87.5 (16.2)
WAIS-IV (ZN) Rohdaten	20.2 (3.3)	20.0 (3.6)	20.3 (3.2)

## 5.2 Behaviorale Daten

### 5.2.1 Leistung in der Enkodierung

Zur Analyse der Reaktionszeiten der Probanden in der Enkodierung wurde eine 2x2 ANOVA mit den Zwischensubjektfaktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal) durchgeführt. Für Haupteffekte sowie Interaktionseffekte wurden F-Kontraste und anschließend Post-hoc-Tests berechnet. Es zeigten sich ein signifikanter Haupteffekt des Stimulusmaterials ( $F(1, 17) = 20.2, p < 0.0001, \eta^2 = 0.54$ ) und des Bekanntheitsgrads ( $F(1, 17) = 49.6, p < 0.0001, \eta^2 = 0.74$ ). In Post-hoc-Tests zeigten sich für das Stimulusmaterial (nach Bonferroni Korrektur:  $p < .0001$ ) signifikant geringere Reaktionszeiten für figurale verglichen mit verbalen Stimuli ( $t(18) = -3.5, p < .01$ ). Bezogen auf den Bekanntheitsgrad (nach Bonferroni Korrektur:  $p < .0001$ ) zeigten sich signifikant geringere Reaktionszeiten für bekannte im Vergleich zu unbekanntem Stimuli ( $t(33) = -7.9, p < .001$ ).

Die Leistung der Probanden bezüglich der Fehlerraten in der Enkodierung zeigte für die Zwischensubjektfaktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal) keine signifikanten Haupteffekte. Dennoch ließ sich ein Trend im Faktor Bekanntheitsgrad ( $F(1, 17) = 3.87, p = 0.066, \eta^2 = 0.185$ ) erkennen: Probanden begingen weniger Fehler bei der Bearbeitung bekannter versus unbekannter Stimuli ( $1.3 \pm 2.2$  vs.  $0.4 \pm 1.0; z = -2.4, p < .05$ ).

Die Probanden reagierten also in der Enkodierung signifikant schneller und machten tendenziell weniger Fehler, wenn bekannte, figurale Stimuli präsentiert wurden. Die Fehlerraten waren insgesamt niedrig; die Probanden hatten folglich wenig Schwierigkeiten, die ihnen gestellten Aufgaben zu lösen.

Zur weiteren Analyse von Korrelationseffekten wurde eine Korrelationsanalyse nach Spearman durchgeführt: Es fanden sich signifikant positive Korrelationen zwischen den Reaktionszeiten bekannter und unbekannter figuraler Stimuli (Spearman,  $r = 0.92, p < 0.0001$ ) und bekannter sowie unbekannter verbaler Stimuli (Spearman,  $r = 0.91, p < 0.0001$ ). Ferner reagierten diejenigen Probanden schneller bei figuralen Stimuli, die auch bei verbalen Stimuli rasch antworteten (Spearman,  $r = 0.75, p < 0.0001$ ). Es fanden sich keine Korrelationen zwischen Alter, Geschlecht und der Performanz der Probanden.

den. Diese Performanz, also die Reaktionszeiten sowie Fehlerraten, sind in Tabelle 10.4 abgetragen.

**Tabelle 10.4 Behaviorale Daten der Enkodierung in Mittelwert (SD):** Reaktionszeiten (ms) und Fehlerraten (%).

<b>Stimulusart</b>	<b>Reaktionszeiten</b>
Unbekannte Stimuli	761.3 (155.0)
Bekannte Stimuli	660.0 (106.1)
Figurale Stimuli	674.4 (125.3)
Verbale Stimuli	747.0 (122.2)
Unbekannte figurale S.	717.7 (144.0)
Unbekannte verbale S.	805.0 (156.0)
Bekannte figurale S.	631.0 (114.1)
Bekannte verbale S.	689.1 (91.3)
<b>Stimulusart</b>	<b>Fehlerraten</b>
Unbekannte Stimuli	1.3 (2.2)
Bekannte Stimuli	0.4 (1.0)
Figurale Stimuli	1.0 (1.6)
Verbale Stimuli	0.6 (0.7)
Unbekannte figurale S.	1.6 (2.8)
Unbekannte verbale S.	0.9 (1.4)
Bekannte figurale S.	0.4 (1.1)
Bekannte verbale S.	0.3 (0.9)

### 5.2.2 Leistung im Abruf

Zur Analyse der Reaktionszeiten der Probanden im Abruf wurde eine 2x2 ANOVA mit den Zwischensubjektfaktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal) durchgeführt. Für Haupteffekte sowie Interaktionseffekte wurden F-Kontraste und Post-hoc-Tests berechnet. Es zeigte sich ein signifikanter Haupteffekt des Stimulusmaterials ( $F(1, 17) = 27.7, p < 0.0011, \eta^2 = 0.62$ ), jedoch kein Haupteffekt für den Bekanntheitsgrad und keine Interaktion zwischen beiden Faktoren. In Post-hoc-Tests ergaben sich für das Stimulusmaterial signifikant höhere Reaktionszeiten bei figuralen verglichen mit verbalen Stimuli ( $t(18) = 4.7, p < .001$ ).

Reaktionszeiten für bekannte versus unbekannte Stimuli wiesen keinen signifikanten Unterschied auf.

Es fanden sich signifikante positive Korrelationen zwischen den Reaktionszeiten bekannter und unbekannter figuraler Stimuli (Spearman,  $r = 0.89$ ,  $p < 0.0001$ ) und bekannter sowie unbekannter verbaler Stimuli (Spearman,  $r = 0.55$ ,  $p = 0.015$ ). Eine schnelle Performanz bei figuralen Stimuli korrelierte positiv mit ebendieser bei verbalen Stimuli (Spearman,  $r = 0.80$ ,  $p < 0.0001$ ).

Bei der Leistung der Probanden bezüglich der Fehlerraten im Abruf zeigte sich für die Zwischensubjektfaktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal) sowohl ein signifikanter Haupteffekt des Bekanntheitsgrades ( $F(1, 17) = 14.8$ ,  $p = 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.47$ ) als auch des Stimulusmaterials ( $F(1, 17) = 40.2$ ,  $p < 0.0001$ ,  $\eta^2 = 0.70$ ). In Post-hoc-Tests zeigten sich für den Bekanntheitsgrad geringere Fehlerraten für unbekannte als bekannte Stimuli ( $t(18) = 3.9$ ,  $p < .001$ ); das Stimulusmaterial zeigte signifikant geringere Fehlerraten für verbale verglichen mit figuralen Stimuli ( $t(18) = 5.7$ ,  $p < .0001$ ).

Es fand sich eine signifikant negative Korrelation zwischen den Reaktionszeiten bekannter und unbekannter verbaler Stimuli (Spearman,  $r = -0.54$ ,  $p = 0.021$ ), jedoch keine signifikanten Korrelationen zwischen bekannten sowie unbekanntem verbalen Stimuli.

Die Probanden reagierten also signifikant schneller bei verbalen Stimuli und machten signifikant weniger Fehler, wenn unbekannte, verbale Stimuli präsentiert wurden. Auch hier waren die Fehlerraten gering und die Probanden hatten folglich keine Schwierigkeiten die Aufgaben im Abruf zu lösen. Es fanden sich keine Korrelationen zwischen Alter, Geschlecht und der Performanz der Probanden. Die behavioralen Daten sind in Tabelle 10.5 abgetragen.

**Tabelle 10.5 Behaviorale Daten des Abrufs in Mittelwert (SD): Reaktionszeiten (ms) und Fehlerraten (%).**

<b>Stimulusart</b>	<b>Reaktionszeiten</b>
Unbekannte Stimuli	1085.7 (122.3)
Bekannte Stimuli	1088.7 (136.0)
Figurale Stimuli	1131.0 (148.2)
Verbale Stimuli	1042.0 (113.0)
Unbekannte figurale S.	1126.7 (142.4)
Unbekannte verbale S.	1045.0 (122.2)
Bekannte figurale S.	1135.1 (161.7)
Bekannte verbale S.	1042.3 (125.8)
<b>Stimulusart</b>	<b>Fehlerraten</b>
Unbekannte Stimuli	19.1 (9.8)
Bekannte Stimuli	34.9 (10.8)
Figurale Stimuli	32.7 (6.5)
Verbale Stimuli	21.2 (7.4)
Unbekannte figurale S.	24.9 (11.0)
Unbekannte verbale S.	13.3 (11.1)
Bekannte figurale S.	40.5 (15.0)
Bekannte verbale S.	29.2 (13.1)

### 5.2.3 Leistung in Enkodierung und Abruf

Es wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Reaktionszeiten und Fehlerraten in Enkodierung und Abruf festgestellt. Jedoch zeigten sich signifikante positive Korrelationen zwischen den Reaktionszeiten von figuralen Stimuli in der Enkodierung und Reaktionszeiten von figuralen (Spearman,  $r = 0.58$ ,  $p = 0.009$ ) und verbalen Stimuli (Spearman,  $r = 0.54$ ,  $p = 0.016$ ) im Abruf. Ebenso korrelierten die Reaktionszeiten verbaler Stimuli in der Enkodierung mit den Reaktionszeiten verbaler (Spearman,  $r = 0.56$ ,  $p = 0.013$ ) und figuraler Stimuli (Spearman,  $r = 0.49$ ,  $p = 0.032$ ) im Abruf signifikant.

## **5.3 Daten der funktionellen Magnetresonanztomographie**

### **5.3.1 Whole-brain-Analyse der Enkodierung**

Zur Analyse der funktionellen Aktivierung von Gehirnarealen der Probanden in der Enkodierung wurde eine 2x2 ANOVA mit den Zwischensubjektfaktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal) durchgeführt. Für Haupteffekte sowie Interaktionseffekte wurden F-Kontraste und Post-hoc-Tests berechnet. Es zeigte sich ein signifikanter Haupteffekt des Stimulusmaterials ( $p < 0.001$ ,  $k > 42$  Voxel) sowie des Bekanntheitsgrades (FWE,  $p < 0.05$ ,  $k = 10$  Voxel). Der Haupteffekt des Stimulusmaterials setzte sich maßgebend aus einer signifikant stärkeren Aktivierung von figuralen im Vergleich zu verbalen Stimuli zusammen (figural > verbal;  $p < 0.001$ ,  $k > 42$  Voxel); hingegen kann der Bekanntheitsgrad durch signifikant stärkere Aktivierung bei unbekanntem im Vergleich zu bekanntem Stimuli und auch durch den Gegenkontrast erklärt werden (Differenzielle Kontraste: unbekannt > bekannt; bekannt > unbekannt, mit je FDR,  $p < 0.01$ ,  $k = 10$  Voxel). Die Ergebnisse sind in den Tabellen 10.6.1-10.6.6 aufgeführt. In der weiteren Deduktion fand sich eine Interaktion für das Stimulusmaterial x Bekanntheitsgrad ( $p < 0.001$ ,  $k = 42$  Voxel). Ein Post-hoc-Test zeigte eine stärkere Aktivierung von unbekanntem im Vergleich zu bekanntem figuralen Stimuli (FWE,  $p < 0.05$ ,  $k = 10$  Voxel; siehe Tabelle 10.6.7).

### **5.3.2 Whole-brain-Analyse des Abrufs**

Zur Analyse der funktionellen Aktivierung von Gehirnarealen der Probanden im Abruf wurde eine 2x2 ANOVA mit den Zwischensubjektfaktoren Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt) und Stimulusmaterial (figural/verbal) durchgeführt. Für Haupteffekte sowie Interaktionseffekte wurden auch hier F-Kontraste und Post-hoc-Tests berechnet. Es zeigte sich ein signifikanter Haupteffekt des Stimulusmaterials (FDR,  $p < 0.05$ ,  $k = 10$  Voxel) sowie des Bekanntheitsgrades (FDR,  $p < 0.01$ ,  $k = 10$  Voxel). Der Haupteffekt des Stimulusmaterials setzte sich maßgebend aus einer signifikant stärkeren Aktivierung von figuralen im Vergleich zu verbalen Stimuli zusammen (figural > verbal; FDR,  $p < 0.05$ ,  $k = 10$  Voxel); hingegen kann der

Bekanntheitsgrad durch signifikant stärkere Aktivierung bei unbekanntem im Vergleich zu bekannten Stimuli und auch durch den Gegenkontrast erklärt werden (Differenzielle Kontraste: unbekannt > bekannt; bekannt > unbekannt, mit je FDR,  $p < 0.05$ ,  $k = 10$  Voxel). Die Ergebnisse sind in den Tabellen 10.6.8-10.6.12 aufgeführt. In der weiteren Deduktion fand sich eine Interaktion für das Stimulusmaterial x Bekanntheitsgrad ( $p < 0.001$ ,  $k = 42$  Voxel). Ein Post-hoc-Test zeigte eine stärkere Aktivierung von bekannten im Vergleich zu unbekanntem verbalen Stimuli (FDR,  $p < 0.05$ ,  $k = 10$  Voxel; siehe Tabelle 10.6.13).

## **6. Diskussion**

Gedächtnis, Bewusstsein, Lernen und Vergessen. Diesen Begriffen wurde versucht in dieser Arbeit nachzugehen. Durch unser Studiendesign konnten Enkodierungs- und Abrufvorgänge in derselben Studie untersucht werden. Es wurden Aktivierungsunterschiede von (nicht-) deklarierten Erinnerungen im Gehirn mittels fMRT analysiert. Folgende Einflussfaktoren wurden in die Analyse mit einbezogen: Bewusstseinsstufe, Bekanntheitsgrad, Materialspezifität und Performanz.

### **6.1 Behaviorale Daten**

Insgesamt ist die behaviorale Leistung der Probanden im Enkodierungs- und Abrufexperiment mit geringen Fehlerraten und adäquaten Reaktionszeiten als sehr gut einzustufen. Im direkten Vergleich der Resultate von Enkodierung und Abruf weisen die Fehlerraten und Reaktionszeiten keinen signifikanten Unterschied auf: Obwohl die Probanden nicht über das Abrufexperiment bis kurz vor Beginn informiert wurden und der kognitive Leistungsanspruch dieser Aufgabe deutlich höher als in der Enkodierung einzustufen ist, war die Performanz sehr gut und zeigte keine signifikanten Unterschiede, entgegen unserer Hypothese.

Es traten in der Enkodierung signifikant höhere Fehlerraten vorwiegend bei unbekanntem Stimuli auf. Signifikant längere Reaktionszeiten lagen bei unbekanntem und verbalen

Stimuli vor. Es ist durch die Natur dieser Diskriminationsaufgabe gut erklärbar, dass unbekannte Stimuli langsamer verarbeitet werden und zu mehr Fehlern führen. Dies konnte auch beispielsweise bereits durch Untersuchungen (42) bestätigt werden: Die schnelle Enkodierung von bekannten Stimuli wird durch eine Verarbeitung dieser in bereits bestehenden Netzwerken im Gehirn erklärt. Diese müssen bei unbekanntem Stimuli zuerst gebahnt, das bedeutet, angelegt werden.

Entgegen unserer Hypothese bildeten sich längere Reaktionszeiten bei verbalen Stimuli ab. In der Literatur war das Diskriminieren und Erkennen von figuralen, vor allem nicht-geometrischen Stimuli, deutlich schwieriger als das von verbalen Stimuli. Dies wurde durch einen fehlenden Konkretheitseffekt erklärt (4). Eventuell ist dieses Ergebnis auf den Anteil an wenig konkreten Pseudowörtern innerhalb der verbalen Stimuli zu deuten.

Interessanterweise, im Kontrast zur Enkodierung und unseren Erwartungen, machten Probanden signifikant mehr Fehler bei bekannten als unbekanntem Stimuli und bei figuralen im Vergleich zu verbalen Stimuli während des nicht-deklarativen Abrufes. Wie ist das zu deuten? Verbale und unbekannte Stimuli aus dem Alltäglichen, hier verbale Stimuli mit einem Anteil von 50% Pseudowörtern, benötigen erst das Anlegen eines neuronalen Netzwerkes mit einer höheren Neuronendichte. Aus diesem Grund scheinen verbale und unbekannte Stimuli resistenter gegenüber Interferenzen zu sein (42). Eine weitere Erklärung wäre, dass der Mensch sprachbezogen denkt und deshalb verbale Stimuli im Allgemeinen einfacher zu verarbeiten und abzurufen sind als figurale Stimuli. Dies lässt sich ferner auch dadurch bestärken, dass die Probanden nach Befragung angaben, Verbalisierungsstrategien anzuwenden, um sich figurale Stimuli einzuprägen (39). In der Enkodierung können bekannte Stimuli also allgemein besser verarbeitet werden als unbekannte Stimuli und im Abruf vice versa.

Dies ist zusätzlich materialspezifisch: Figurale Stimuli werden schlechter erinnert als verbale Stimuli. Die Leistung der Probanden wurde durch figurale, vor allem nicht-geometrische Stimuli erschwert, was durch ihre Abstraktheit, schlechte Vorstellbarkeit sowie Asymmetrie zu erklären ist, da Symmetrie eine Haupteigenschaft in der Perzeption und Erkennung von Objekten beim Menschen darstellt (83).

Es fanden sich, weder in der Enkodierung noch im Abruf, signifikante Korrelationen zwischen Fehlerraten und allen anderen behavioralen Daten. Dies ist ein Hinweis dafür,

dass Probanden keine Strategien entwickeln bzw. verwenden konnten, um das Verhältnis von Verarbeitungsgeschwindigkeit und Antwortgenauigkeit bewusst zu beeinflussen. Dieses Ergebnis verhält sich konträr zu Studien innerhalb deklarativer Gedächtnisparadigmen, in denen eine Korrelation zwischen verlängerter Reaktionszeit und höherer Antwortgenauigkeit nachgewiesen werden konnte (58, 73).

Allerdings zeigten sich positive Korrelationen zwischen Reaktionszeiten in der Enkodierung und den Reaktionszeiten im Abruf. Diejenigen Probanden, die schnell auf bekannte, unbekannte figurale und verbale Stimuli in der Enkodierung reagierten, wiesen dies auch im Abruf auf. Dies verdeutlicht, dass in Gedächtnisprozessen Materialspezifität und Bekanntheitsgrad der Stimuli in Enkodierung und Abruf nicht unabhängig voneinander, sondern ineinander verwoben sind. Hieraus ließe sich ableiten, dass einzelne Stimuli in der Lage sind, multiple nicht-deklarative Gedächtnisprozesse hervorzurufen (18, 29).

## **6.2 fMRT Daten – Whole-brain-Analyse**

Die fMRT-Daten in der Whole-brain-Analyse werden im Folgenden nach Bewusstseinsstufe (nicht-deklarativ/deklarativ), Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt), Materialspezifität (figural/verbal) und Gedächtnisprozess (Enkodierung/Abruf) analysiert.

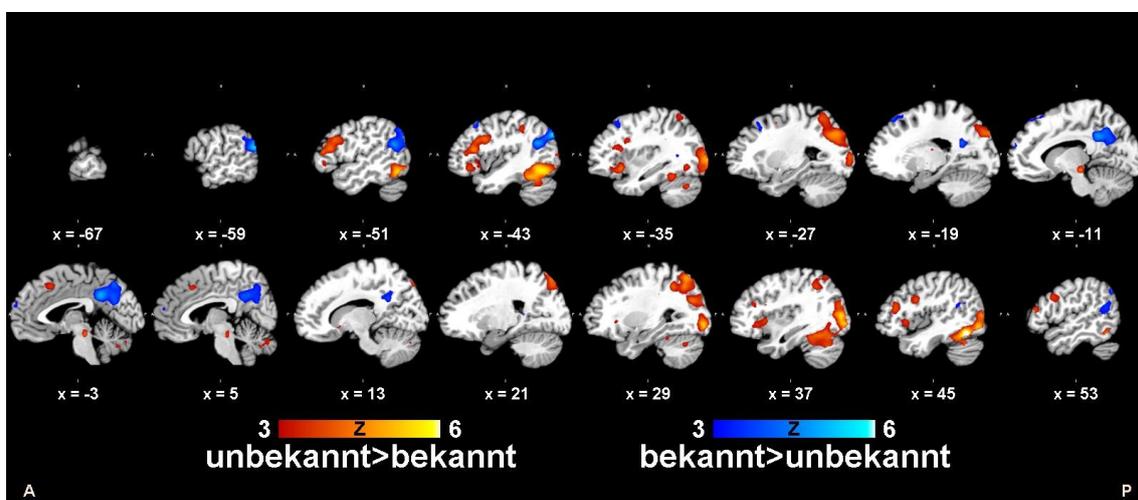
Als Hauptergebnisse zeigt unsere Studie erhebliche Alterierungen bezüglich Aktivierungsmuster in der Whole-brain-Analyse: das Fehlen von Aktivierung im MTL und HC in der Enkodierung, beziehungsweise die HC-Unabhängigkeit auch im Abruf; aber auch deutliche, parameterübergreifende Aktivierungen von parietalen und precunealen Arealen; okzipitale Aktivierungen bei visuellen Stimuli, der fusiforme Kortex und Precuneus für figurale Stimuli und linkslateralisierte, mediale PFC-Areale für die Verarbeitung von verbalen Informationen.

Der MTL und PFC als Nadelöhrstrukturen in Enkodierung und Abruf bei deklarativen Gedächtnisprozessen sind gut untersucht (21, 40, 72). Während die Rolle des MTL in deklarativen Gedächtnisprozessen eine traditionelle Position einnimmt, wird dessen Beteiligung an nicht-deklarativen Gedächtnisvorgängen kontrovers diskutiert (18).

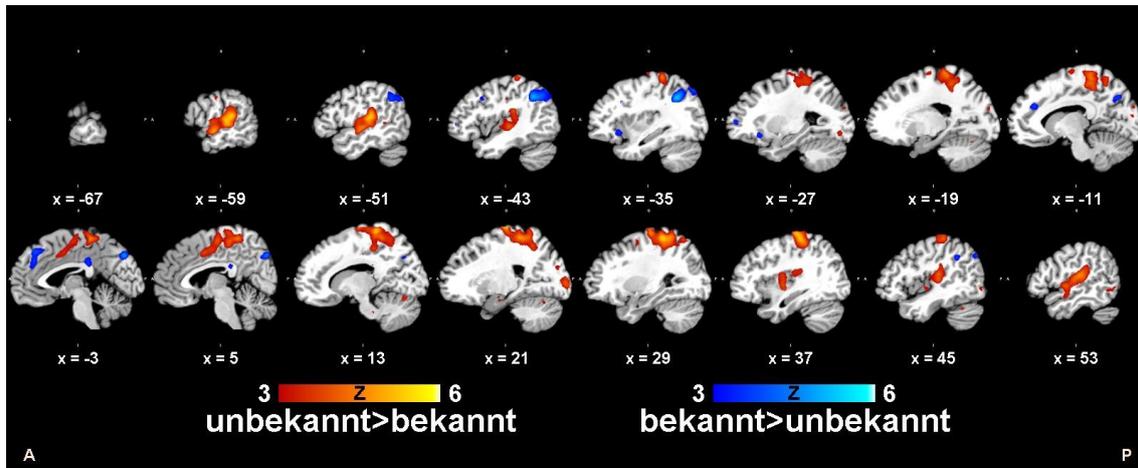
Hier wurde die Beteiligung eines *retrieval success network* (RSN), mit PMR-, mPFC- und PPC-Regionen, für nicht-deklarative, erfolgreiche Abrufprozesse ausgemacht (38). Im Gegensatz zu diesen Befunden zeigen unsere Ergebnisse kontrastübergreifend geringe Hirnaktivität in HC und PHC-Regionen in der Enkodierung und im Abruf. Dies kann dadurch erklärt werden, dass die MTL-Region bei nicht-deklarativen Gedächtnisprozessen weniger bedeutsam zu sein scheint.

Weiter wird postuliert, dass die Verarbeitung bekannter im Vergleich zu unbekanntem Stimuli zu einer verringerten Gehirnaktivität führen sollte. Dies wird mittels Priming und der Unterdrückung von Aktivität bei wiederholten Stimuli erklärt (71). Neutrales Priming scheint mehr auf Stimulusmaterial- und konzeptspezifischen Prozessen mit okzipitalen, parietalen und präfrontalen Aktivierungen aufzubauen. Daher wird vermutet, dass Priming innerhalb von nicht-deklarativen Gedächtnissystemen abläuft, welche von Regionen außerhalb des MTL vermittelt werden. Okzipito-parietale Regionen sind mit Primingeffekten assoziiert (36, 65). Dies konnte auch in unserer Studie bestätigt werden. Für die differentiellen Kontraste in Enkodierung und im Abruf, bekannte > unbekannte Stimuli, zeigte sich ein geringes Aktivitätsniveau, wohingegen für die Gegenkontraste ein höheres Aktivitätsniveau bestand (vgl. folgende Abbildungen 8 und 9 sowie die Tabellen 10.6.5 mit 10.6.6.; 10.6.11 mit 10.6.12 im Anhang).

**Abbildung 8: Aktivierungsmusterunterschiede in Abhängigkeit des Bekanntheitsgrads der Stimuli während der Enkodierung:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts unbekannt>bekannt in rot (2x2 ANOVA,  $T = 3.65$ ,  $p < .01$  (FDR), 10 Voxel.) und bekannt>unbekannt in blau (2x2 ANOVA,  $T = 4.28$ ,  $p < .01$  (FDR),  $k = 10$  Voxel).



**Abbildung 9: Aktivierungsmusterunterschiede in Abhängigkeit des Bekanntheitsgrads der Stimuli im Abruf:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts unbekannt>bekannt in rot (2x2 ANOVA,  $T = 2.7$ ,  $p < .05$  (FDR), 10 Voxel.) und bekannt>unbekannt in blau (2x2 ANOVA,  $T = 3.94$ ,  $p < .05$  (FDR), 10 Voxel).



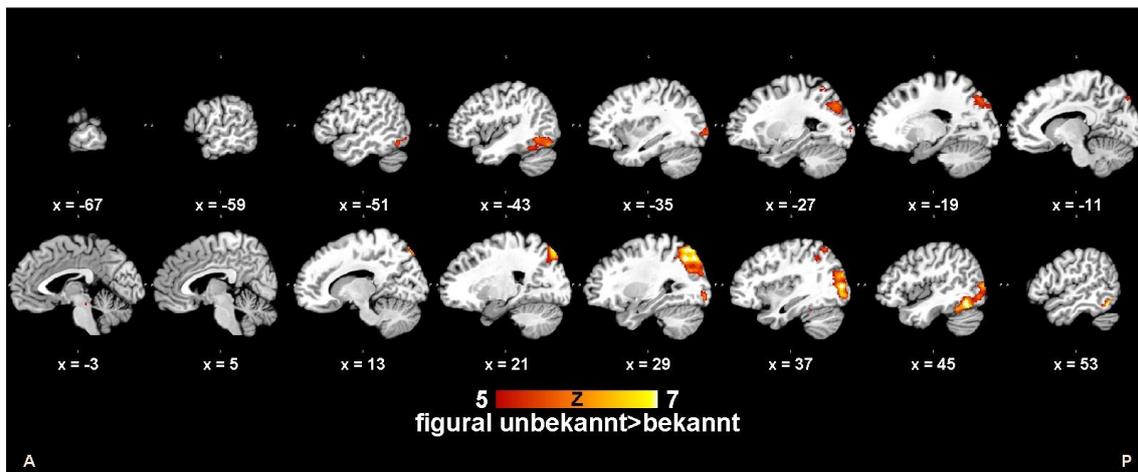
Dies kann dadurch erklärt werden, dass die wiederholte Exposition eines Stimulus dessen Verarbeitung erleichtern kann: Die Identifikation und Klassifikation ist dabei schneller und akkurater für bekannte im Vergleich zu unbekanntem Stimuli. Die hier untersuchten nicht-deklarativen Gedächtnisprozesse scheinen sehr stark auf Primingprozessen zu beruhen (26, 29, 92). Unsere Ergebnisse sind konträr zu einer Studie, die ein vermehrtes Aktivitätsniveau bei wiederholten bekannten Stimuli zeigte (71). Es wird vermutet, dass Priming Veränderungen auf synaptischer Ebene induziert, wodurch zukünftiges Priming mit bekannten Stimuli erleichtert wird (18). Allgemein geht man davon aus, dass Primingeffekte mehr auf neokortikalen Ebenen ablaufen, die aufgabenspezifisch verantwortlich sind für die Verarbeitung von perzeptuellen/konzeptuellen Stimuli; mit Ausnahme der MTL-Regionen, bei denen angenommen wird, dass diese auf deklarative Gedächtnisprozesse spezialisiert sind (67). Diese Sichtweise wird ebenfalls durch unsere Ergebnisse gestützt.

Theoretische Überlegungen bezüglich der Frage, welche neuronalen Veränderungen durch Primingprozesse zu erwarten sind, gehen in die Richtung, dass Neuronen in sensorischen Kortex schneller Stimuli beantworten. Dies bedeutet, dass sie in kürzerer Zeit „feuern“, somit weniger aktive Neuronen benötigt werden, um ein Stimulus abzubilden und die Verarbeitungsgeschwindigkeit durch eine verbesserte Synchronisation zwischen diesen Gehirnregionen erhöht wird (60).

Es konnten zwei materialspezifische Aktivitätsmuster bei nicht-deklarativen Enkodierungsvorgängen dargestellt werden:

Das sind erstens Aktivitätsmuster bei der Enkodierung von unbekanntem > bekanntem figuralen Stimuli: hier wurden vornehmlich okzipitale, zerebelläre Regionen, der Precuneus und der fusiforme Gyrus aktiviert (siehe Abbildung 10 und Tabelle 10.6.7).

**Abbildung 10: Aktivierungsmusterunterschiede in Abhängigkeit der Interaktion von Stimulusmaterial und Bekanntheitsgrad der Stimuli in der Enkodierung.** Post-Hoc-Test in rot mit Aktivierungen des differentiellen Kontrasts unbekannt>bekannt für figurale Stimuli (2x2 ANOVA,  $T = 5.11$ ,  $p < .05$  (FWE), 10 Voxel).

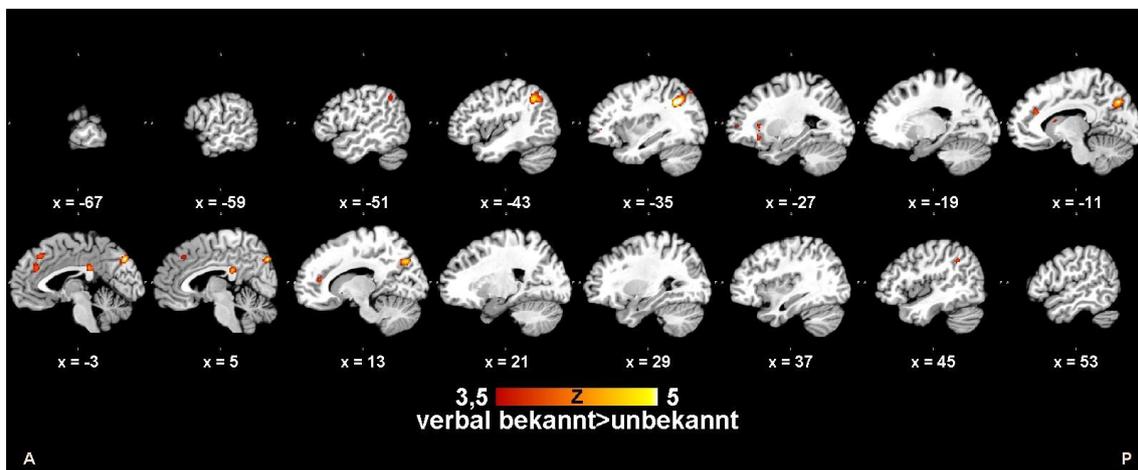


Ferner stellt sich ein materialspezifischer Effekt mit einer signifikant stärkeren Aktivierung von figuralen > verbalen Stimuli im Abruf mit vornehmlicher Aktivität im linken medialen frontalen Kortex (BA 10), parietalen (Precuneus, BA 7), PHC (BA 28) und vOC-Regionen (BA 18, 19) dar (siehe Tabelle 10.6.10).

Bei deklarativen Gedächtnisprozessen wurden Aktivierungen dieser Areale in der hinteren „Wo“-Leitungsbahn für die Verarbeitung visueller Informationen beschrieben: diese hintere Bahn bestehend aus okzipito-parietalen Regionen, die zum DLPFC ziehen, zeigt Aktivität bei Aufgaben mit räumlichen Objektinformationen (50). Für die Identitätsinformation von Objekten wurde eine vordere „Was“-Leitungsbahn mit Verbindungen zwischen vOC, MTL und VLPFC beschrieben (9). In den Ergebnissen unserer Studie zeigen sich Aktivierungen bei figuralen Stimuli in okzipito-parietalen, einem PHC und einem präfrontalen Areal. Es ist wiederholt auffallend, dass wir hier nur eine sehr schwache MTL-Aktivierung sehen.

Zweitens, zeigen sich in der Enkodierung von verbalen Stimuli der bilaterale, inferiore VLPFC, der rechte MFG, der linke fusiforme Gyrus und zerebelläre Regionen aktiv (siehe Tabelle 10.6.5). In der Literatur sind vor allem linksdominante Aktivierungen bei verbalen Stimuli bekannt, ebenfalls PFC-Regionen, hier inferiore frontale Bereiche (50). Der Abruf bekannter > unbekannter verbalen Stimuli ergibt Aktivierungen in links okzipitalen, beidseits parietalen (BA 40, 7), beidseits frontalen (MFG, VLPFC mit BA 8, 9, 47), beidseits cingulären Arealen (ACC, PCC) und der linken Insula (siehe Tabelle 10.6.13 und Abb. 11).

**Abbildung 11: Aktivierungsmusterunterschiede in Abhängigkeit der Interaktion von Stimulusmaterial und Bekanntheitsgrad der Stimuli im Abruf:** Post-Hoc-Test in rot mit Aktivierungen des differentiellen Kontrasts bekannt>unbekannt für verbale Stimuli (2x2 ANOVA;  $T = 3.53$ ,  $p < .05$  (FDR), 10 Voxel).



Insbesondere Regionen im midlateralen PFC werden für deklarative verbale Gedächtnisprozesse als besonders sensitiv für nicht-räumliche/-figurale Stimuli beschrieben (50). Weiter hat sich gezeigt, dass diese neuronalen Regionen in Enkodierung und Abruf von semantischen Gedächtnisinhalten und hier im nicht-deklarativen Abruf von verbalen Stimuli eine Rolle spielen (3).

Vergleichbar mit den Ergebnissen in der Enkodierung von figuralen Stimuli zeigen sich bei verbalen Stimuli keine Aktivierungen von temporalen Arealen, hier insbesondere nicht vom MTL. Diese Aktivierungen wurden für semantische Stimuli in deklarativen Paradigmen jedoch gezeigt (4).

Zusammengenommen zeigen sich in Übereinstimmung mit der Gedächtnisliteratur folgende Schlüsselregionen: okzipitale Areale für visuelle Stimuli, der fusiforme Kortex

und Precuneus für figurale Stimuli und linkslateralisierte, mediale PFC-Areale für die Verarbeitung von verbalen Informationen (36).

Bildgebende Studien haben durchgehend gezeigt, dass Enkodierung und Abruf mit unterschiedlichen Aktivitätsmustern im Gehirn einhergehen (77). Um genauer zu sein, konnte gezeigt werden, dass der linke VLPFC und MTL-Regionen stärker in der Enkodierung involviert sind, während links-parietale Regionen und der vordere PFC im Abruf eine wichtige Rolle spielen (72). Obwohl parietale Regionen lange nicht als Schlüsselregion für das deklarative Gedächtnis galten, konnten fMRT-Studien die Assoziation zwischen PPC, Precuneus, PCC sowie retrosplenialen Regionen und Abrufprozessen belegen (88).

Unsere Ergebnisse weisen in der Enkodierung vornehmlich Aktivierungen von vOC-, zerebellären, fusiformen und vereinzelt bei differentiellen Kontrasten präfrontale sowie parietale Regionen auf. Die MTL-Unabhängigkeit bei dem in dieser Studie verwendeten nicht-deklarativen Paradigma wurde bereits weiter oben diskutiert.

Im Abruf sehen wir ein anderes Aktivitätsmuster mit dominierender Aktivität in temporalen, parahippocampalen (genauer: rhinaler Kortex mit BA 28, 36), parietalen (Precuneus und BA 40) und präfrontalen Regionen.

Dies ließe den Schluss zu, dass zum einen der MTL in dem nicht-deklarativen Gedächtnisparadigma dieser Studie eine nicht zu unterschätzende Rolle spielt und zum anderen mit Aktivierungen von parietalen und präfrontalen Regionen im Abruf die oben genannten Befunde aus der deklarativen Gedächtnisliteratur einen Abgleich erfahren.

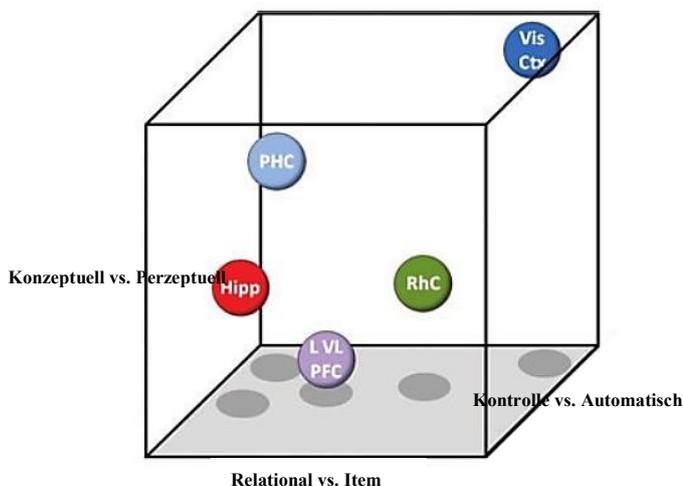
Zusammengefasst, zeigt unsere Studie erhebliche Alterierungen bezüglich Aktivierungsmuster in der whole-brain-Analyse, wenn die bereits oben genannten vier Parameter - Bewusstseinsstufe (nicht-deklarativ/deklarativ), Bekanntheitsgrad (bekannt/unbekannt), Materialspezifität (figural/verbal) und Gedächtnisprozess (Enkodierung/Abruf) - analysiert werden.

Die erkennbare Dichotomisierung der Gedächtnisliteratur nach deklarativem und nicht-deklarativem Gedächtnis verleitet zu einem Vergleich und Abgleich von unseren Ergebnissen mit denen der vorwiegend vorliegenden deklarativen Studien.

Wir stellen fest, dass sich in unserer als nicht-deklarativen angelegten Studie einige Befunde zeigen, die diese Dichotomie zunächst unterstützen; und hier meinen wir das Fehlen von Aktivierung im MTL und HC in der Enkodierung, beziehungsweise die HC-Unabhängigkeit auch im Abruf. In unserer Studie bestehen einige wenige Ausnahmen und es zeigen sich zum Beispiel deutliche, parameterübergreifende Aktivierungen von parietalen und precunealen Arealen. Dieses kann nicht außer Acht gelassen werden in der Deutung unserer Ergebnisse.

Diese unterstützen aus unserer Sicht somit eher ein dynamisches Gedächtnismodell mit extratemporalen-parietalen Einflüssen bei nicht-deklarativen Gedächtnisaufgaben und eine erhebliche Modulation durch die Materialspezifität der Stimuli (42).

Folgen wir an dieser Stelle der Argumentation von Dew und Cabeza (18), so gibt es in der Gedächtnisliteratur deutliche Anhalte dafür, dass Gedächtnisprozesse nicht strikt nach der Bewusstseinsstufe dichotomisiert zu sein scheinen, sondern Überlappungen und Dissoziationen (*dissociations*) aufweisen (siehe Abb. 12).



**Abbildung 12: Modifizierte Abbildung des Gedächtnismodells (18).** Gehirnregionen sind assoziiert mit einem Kontinuum von drei Variablen. Dieses sind der kognitive Prozess (konzeptuell versus perzeptuell), die Stimulusrepräsentation (relational versus item) und das Niveau der Intention (kontrolliert versus automatisch/unintentional).  
 Vis Ctx = Visueller Cortex; PHC = Parahippocampaler Cortex; Hipp = Hippocampus; RhC= Rhinaler Cortex; L VLPFC = Linker Ventrolateraler Präfrontaler Cortex.

Vergleichen wir hier die drei Achsen und gleichen diese mit den oben diskutierten Ergebnissen ab, so ist die starke Aktivierung vom vOC (i.d. Abbildung rechts oben, blau markiert als Vis Ctx) in unserer Studie nicht verwunderlich: Das Gedächtnisparadigma unserer Studie (nicht-deklaratives Gedächtnis und Priming) beruht auf perzeptuellen und automatischen Vorgänge sowie Stimuli, die eher Itemcharakter als relationalen besitzen.

Im Gegensatz hierzu finden wir keine Aktivität des HC in unserer Studie (i.d. Abbildung links mittig, rot markiert als Hipp). Dieses wurde in der Gedächtnisliteratur ausgiebig bei deklarativen Gedächtnisparadigmen mit kontrollierter Enkodierung und Abruf von mehr konzeptuellen Informationen gezeigt.

Interessant wird es nun, wenn wir unserer Ergebnisse des Abrufs mit Aktivität von temporalen, parahippocampalen (genauer: rhinaler Kortex mit BA 28, 36), parietalen (Precuneus und BA 40) und präfrontalen Regionen in das Bild rücken. So wird doch offenkundig, dass der Abrufvorgang eine völlig andere Natur als die Enkodierung aufweist und dichotome Erklärungsmodelle nicht ausreichend greifen. Es scheint hier Überlappungen und Dissoziationen (*dissociations*) bezüglich der Gehirnaktivität zu geben:

In der Gedächtnisliteratur wird in einer der vielen Forschungsrichtungen das deklarative Gedächtnis in Rekollektion (*recollection*), ein langsamer, intentionaler Abrufprozess und Bekanntheit (*familiarity*), ein schneller, unintentionaler Abruf, unterteilt (90). Diese beiden Abrufprozesse sollen auch unterschiedliche neuronale Muster zeigen (77). Interessanterweise wurde der Bekanntheitsabrufprozess mit dem rhinalen Kortex (19), dem Precuneus (15) und dorsalen parietalen Regionen (85) in Verbindung gesetzt.

Es scheint Überlappungen zwischen dem auf Bekanntheit beruhenden deklarativen Abrufprozessen und nicht-deklarativem Abruf eher im konzeptuellen als im perzeptuellen Modus (91) zu geben. So wurden beide Prozesse mit verminderter neuraler Aktivität im rhinalen Kortex des MTLs assoziiert (52). Die Funktion des rhinalen Kortex wird mit dem Bild eines Wächters verglichen: Dieser ist dafür zuständig, neurale Ressourcen von bekannten hin zu unbekanntem Stimuli zu lenken, um Gedächtnisprozesse effizient, ressourcenorientiert zu steuern (23). Die Bedeutung von verminderter Aktivität in dieser Region wird jedoch weiterhin kontrovers diskutiert (37); ebenso das Engagement zum Beispiel des (peri-)rhinalen Kortex (6). Interessanterweise ordnen Dew und Cabeza oben in der Abbildung den rhinalen Kortex fast mittig entlang der drei Achsen an; passend zu der Rolle eines Wächters, der über alle einkommenden Stimuli ressourcenorientiert verfügt.

Beide dichotomisierten Gedächtnisformen könnten durch verschiedene, prozessorientierte MTL-Funktionen zusammengeführt werden. Ein Augenmerk wird auf den Prozess der Bindung (*binding*) gelegt. Der MTL soll Stimuli mit relationalem

Charakter kontextassoziiert „binden“ und im Abruf – unabhängig von der Bewusstseinstufe des Prozesses – zur Verfügung stellen (31, 35). Auf diesem Forschungsgebiet geht es vor allem um die Flexibilität der Gehirnstrukturen: es gibt Hinweise, dass posteriore HC-Areale sich zum Beispiel von anterioren HC-Arealen bezüglich des flexiblen Umgangs mit eingehenden Informationen unterscheiden (28).

In Bezug auf einen bemerkenswerten Artikel von Katharina Henke, versuche ich die These, dass es zwischen deklarativen und nicht-deklarativen Gedächtnisprozessen kein strikt dichotomes Verhältnis gibt, sondern vielmehr Überlappungen, Verbindungen und synchronisierte Operationsmodi bestehen, weiter zu verfolgen (34). Gedächtnisprozesse werden hier folgendermaßen definiert: nach der Anzahl von benötigten Lernversuchen, um eine Erinnerung zu formieren; nach der Komplexität der Prozesse und derer Komposition (die Verbindung zu allen notwendigen mentalen Repräsentationen) sowie Flexibilität (die kontrollierte Reaktivierung von weiteren neuronalen Assoziationen, um Interferenzen zum Beispiel in neuen Abrufsituationen gering zu halten). Deklarative Gedächtnisprozesse setzen sich hiernach aus multiplen, verbundenen Repräsentationen zusammen, während hingegen nicht-deklarative Gedächtnisprozesse in einer einheitlichen Repräsentation vermergt sind (20). So unterscheidet Henke drei Lernprozesse: schnelle Enkodierung von flexiblen Assoziationen, langsame Enkodierung von rigiden Assoziationen und wiederum die schnelle Enkodierung von einheitlichen Items.

Ersterer, ist am bedeutsamsten beim episodischen Gedächtnis und beruht auf dem HC und Neokortex unabhängig von der Bewusstseinstufe des Prozesses (17). Den letztgenannten Prozess, also die schnelle Enkodierung von einheitlichen Items, greife ich nun auf, da die Autorin in diesem Prozess Bekanntheit (*familiarity*) als einen schnellen, unintentionalen Abruf und Priming verortet. Items werden in nur einer einheitlichen, unflexiblen Repräsentation verarbeitet (57). Bekanntheit im Abruf wird in Verbindung zu Priming gesehen, da beide Prozesse schnell und automatisch ablaufen sowie sensitiv auf die wiederholte Präsentation von Stimuli reagieren (86). Beide Prozesse sollen auf extra-hippocampalen Strukturen (PHC und Neokortex) beruhen (56). Ersterer Modus soll nur für den „oberen Gedächtnisprozessstrom“ im MTL, also im perirhinalen Kortex, eine Rolle spielen, während Priming hingegen die erleichterte

Verarbeitung von Informationen im gesamten Strom (*bottom to top*) übernehmen soll (5).

Dieses sehen wir als ein deutlich flexibleres Erklärungsmodell für Gedächtnisprozesse an. Die Prominenz von neokortikalen und extra-hippocampalen (hier PHC) Aktivierungen, insbesondere im Abruf in unseren Ergebnissen kann man somit besser nachvollziehen und einordnen. Interessant ist hierbei auch noch, dass Henke in den zweiten Prozess, also die langsame Enkodierung von rigiden Assoziationen, auch zerebelläre Areale miteinbezieht, die sich in unseren Ergebnissen ebenfalls abbilden lassen.

## **7. Schlussfolgerung, Limitationen und Ausblick**

Wir unterstützen mit den Ergebnissen dieser Studie ein dynamisches und prozessorientiertes Modell entlang von Achsen des Gedächtnisses. Eine strikte Dichotomie der neuronalen Aktivierung zwischen deklarativen und nicht-deklarativen Gedächtnisprozessen bildet einen zu starren Rahmen für die Deutung von Aktivitätsunterschieden im Gehirn mittels fMRT. Die hier gezeigte Materialspezifität von Stimuli und die wichtige Differenzierung zwischen Enkodierung und Abrufprozessen runden unser Gedächtnisparadigma ab.

In der Diskussion haben wir auf eine vorsichtige Deutung unserer Ergebnisse im Kontext aktuellster Gedächtnisliteratur Wert gelegt. Das liegt an der begrenzten Anzahl von Studienteilnehmern.

Für einen Ausblick ergibt sich hieraus die Wiederholung dieses Gedächtnisparadigmas mit einer größeren Anzahl von Probanden, sowie die beispielsweise weiterführende Analyse zum Beispiel bezüglich des Geschlechts, Alters der Probanden und den Einfluss von erfolgreich gelernten (*encoding/retrieval success*) oder nicht gelernten, also vergessenen (*enocoding/retrieval failure*) Informationen.

## 8. Literaturverzeichnis

- (1) Baddeley A. (2012) Working Memory: Theories, models and controversies. *Annu Rev Psychol* 63: 1-29
- (2) Benton AL. (1972) Abbreviated Versions of Visual Retention Test. *J Psychol* 80(2): 189-192
- (3) Binder JR, Desai RH, Graves WW, Conant LL. (2009) Where is the semantic system? A critical review and meta-analysis of 120 functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex* 19(12): 2767-2796
- (4) Binder JR, Medler DA, Desai R, Conant LL, Liebenthal E. (2005) Some neurophysiological constraints on models of word naming. *Neuroimage* 27(3): 677-693
- (5) Bowles B, Crupi C, Mirsattari SM, Pigott SE, Parrent AG, Pruessner JC, et al. (2007) Impaired familiarity with preserved recollection after anterior temporal-lobe resection that spares the hippocampus. *Proc Natl Acad Sci USA* 104(41): 16382-16387
- (6) Brozinsky CJ, Yonelinas AP, Kroll NE, Ranganath C. (2005) Lag-sensitive repetition suppression effects in the anterior parahippocampal gyrus. *Hippocampus* 15(5): 557-561
- (7) Budson AE. (2009) Understanding memory dysfunction. *Neurologist* 15(2): 71-79
- (8) Bukach CM, Gauthier I, Tarr MJ. (2006) Beyond faces and modularity: the power of an expertise framework. *Trends Cogn Sci* 10(4): 159-166
- (9) Bussey TJ, Saksida LM, Murray EA. (2002) Perirhinal cortex resolves feature ambiguity in complex visual discriminations. *Eur J Neurosci* 15(2): 365-374
- (10) Cabeza R. (2008) Role of parietal regions in episodic memory retrieval: the dual attentional processes hypothesis. *Neuropsychologia* 46(7): 1813-1827
- (11) Cabeza R, Nyberg L. (2000) Imaging Cognition II: An Empirical Review of 275 PET and fMRI Studies. *Journal of Cognitive Neuroscience* 12: 1-47
- (12) Clements AM, Rimrodt SL, Abel JR, Blankner JG, Mostofsky SH, Pekar JJ, et al. (2006) Sex differences in cerebral laterality of language and visuospatial processing. *Brain Lang* 98(2): 150-158
- (13) Cowan N. (2010) Multiple Concurrent Thoughts: The Meaning and Developmental Neuropsychology of Working Memory. *Dev Neuropsychol* 35(5): 447-74

- (14) Danion JM, Meulemans T, Kauffmann-Muller F, Vermaat H. (2001) Intact implicit learning in schizophrenia. *Am J Psychiatry* 158(6): 944-948
- (15) Daselaar SM, Fleck MS, Cabeza R. (2006) Triple dissociation in the medial temporal lobes: recollection, familiarity, and novelty. *J Neurophysiol* 96(4): 1902-1911
- (16) Daselaar SM, Prince SE, Dennis NA, Hayes SM, Kim H, Cabeza R. (2009) Posterior midline and ventral parietal activity is associated with retrieval success and encoding failure. *Front Hum Neurosci* 3(13): 1-10
- (17) Degonda N, Mondadori CR, Bosshardt S, Schmidt CF, Boesiger P, Nitsch RM, et al. (2005) Implicit associative learning engages the hippocampus and interacts with explicit associative learning. *Neuron* 46(3): 505-520
- (18) Dew IT, Cabeza R. (2011) The porous boundaries between explicit and implicit memory: behavioral and neural evidence. *Ann N Y Acad Sci* 1224: 174-190
- (19) Diana RA, Yonelinas AP, Ranganath C. (2007) Imaging recollection and familiarity in the medial temporal lobe: a three-component model. *Trends Cogn Sci* 11(9): 379-386
- (20) Dienes Z, Berry D. (1997) Implicit learning: below the subjective threshold. *Psychon Bull Rev* (4): 3-23
- (21) Eichenbaum H, Sauvage M, Fortin N, Komorowski R, Lipton P. (2012) Towards a functional organization of episodic memory in the medial temporal lobe. *Neurosci Biobehav Rev* 36(7): 1597-1608
- (22) Eichenbaum H, Yonelinas AP, Ranganath C. (2007) The medial temporal lobe and recognition memory. *Annu Rev Neurosci* 30: 123-152
- (23) Fernandez G, Tendolkar I. (2006) The rhinal cortex: 'gatekeeper' of the declarative memory system. *Trends Cogn Sci* 10(8): 358-362
- (24) Forman SD, Cohen JD, Fitzgerald M, Eddy WF, Mintun MA, Noll DC. (1995) Improved assessment of significant activation in functional magnetic resonance imaging (fMRI): use of a cluster-size threshold. *Magn Reson Med* 33(5): 636-647
- (25) Genovese CR, Lazar NA, Nichols T. (2002) Thresholding of statistical maps in functional neuroimaging using the false discovery rate. *Neuroimage* 15(4): 870-880
- (26) Ghuman AS, Bar M, Dobbins IG, Schnyer DM. (2008) The effects of priming on frontal-temporal communication. *Proc Natl Acad Sci USA* 105(24): 8405-8409

- (27) Gilbert CD, Li W. (2012) Adult visual cortical plasticity. *Neuron* 75(2): 250-264
- (28) Giovanello KS, Schnyer D, Verfaellie M. (2009) Distinct hippocampal regions make unique contributions to relational memory. *Hippocampus* 19(2): 111-117
- (29) Golby AJ, Poldrack RA, Brewer JB, Spencer D, Desmond JE, Aron AP, et al. (2001) Material-specific lateralization in the medial temporal lobe and prefrontal cortex during memory encoding. *Brain* 124(9): 1841-1854
- (30) Gureckis TM, James TW, Nosofsky RM. (2011) Re-evaluating dissociations between implicit and explicit category learning: an event-related fMRI study. *J Cogn Neurosci* 23(7): 1697-1709
- (31) Hannula DE, Ranganath C. (2009) The eyes have it: hippocampal activity predicts expression of memory in eye movements. *Neuron* 63(5): 592-599
- (32) Hannula DE, Ryan JD, Tranel D, Cohen NJ. (2007) Rapid onset relational memory effects are evident in eye movement behavior, but not in hippocampal amnesia. *J Cogn Neurosci* 19(10): 1690-1705
- (33) Helmstaedter C, Durwen, H.F. (1990) The Verbal Learning and Retention Test. A useful and differentiated tool in evaluating verbal memory performance. *Schweizer Archiv fur Neurologie und Psychiatrie* 141: 21-30
- (34) Henke K. (2010) A model for memory systems based on processing modes rather than consciousness. *Nat Rev Neurosci* 11(7): 523-532
- (35) Henke K, Mondadori CR, Treyer V, Nitsch RM, Buck A, Hock C. (2003) Nonconscious formation and reactivation of semantic associations by way of the medial temporal lobe. *Neuropsychologia* 41(8): 863-876
- (36) Henson RN. (2003) Neuroimaging studies of priming. *Prog Neurobiol* 70(1): 53-81
- (37) Herron JE, Henson RN, Rugg MD. (2004) Probability effects on the neural correlates of retrieval success: an fMRI study. *Neuroimage* 21(1): 302-310
- (38) Huijbers W, Schultz AP, Vannini P, McLaren DG, Wigman SE, Ward AM, et al. (2013) The encoding/retrieval flip: interactions between memory performance and memory stage and relationship to intrinsic cortical networks. *J Cogn Neurosci* 25(7): 1163-1179
- (39) Jansen A, Deppe M, Schwindt W, Mohammadi S, Sehlmeier C, Knecht S. (2006) Interhemispheric dissociation of language regions in a healthy subject. *Arch Neurol* 63(9): 1344-1346.
- (40) Jansen A, Sehlmeier C, Pfliegerer B, Sommer J, Konrad C, Zwitserlood P, et al. (2009) Assessment of verbal memory by fMRI: lateralization and functional neuroanatomy. *Clin Neurol Neurosurg* 111(1): 57-62

- (41) Jonides J, Lewis RL, Nee DE, Lustig CA, Berman MG, Moore KS. (2008) The Mind and Brain of Short-Term Memory. *Annu Rev Psychol* 59: 193–224
- (42) Kennepohl S, Sziklas V, Garver KE, Wagner DD, Jones-Gotman M. (2007) Memory and the medial temporal lobe: hemispheric specialization reconsidered. *Neuroimage* 36(3): 969-78.
- (43) Kravitz DJ, Saleem KS, Baker CI, Ungerleider L, Mishkin M. (2013) The ventral visual pathway: an expanded neural framework for the processing of object quality. *Trends in Cognitive Sciences Vol 17, No 1.*: 26-49
- (44) Lepach AC, Daseking M, Petermann F, Waldmann HC. (2013) The Relationships of Intelligence and Memory Assessed Using the WAIS-IV and the WMS-IV. *Gesundheitswesen* 75(11): 775-781.
- (45) Levy DA, Bayley PJ, Squire LR. (2004) The anatomy of semantic knowledge: medial vs. lateral temporal lobe. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(17): 6710-6750
- (46) Markowitsch H. (2009) *Dem Gedächtnis auf der Spur*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft Darmstadt
- (47) Markowitsch HJ. (2003) Psychogenic amnesia. *Neuroimage* 20 Suppl 1: 132-138
- (48) Markowitsch HJ. (2008) Memory and brain imaging. *Fortschr Neurol Psychiatr* 76 Suppl 1: 3-7
- (49) Milner B, Kimura, D. (1964) Dissociable visual learning defects after unilateral temporal lobectomy in man. Abstract of paper given at the meeting of the Eastern Psychological Association. Philadelphia
- (50) Nee DE, Brown JW, Askren MK, Berman MG, Demiralp E, Krawitz A, et al. (2013) A meta-analysis of executive components of working memory. *Cereb Cortex* 23(2): 264-282
- (51) Nichols T, Hayasaka S. (2003) Controlling the familywise error rate in functional neuroimaging: a comparative review. *Stat Methods Med Res* 12(5): 419-446
- (52) O'Kane G, Insler RZ, Wagner AD. (2005) Conceptual and perceptual novelty effects in human medial temporal cortex. *Hippocampus* 15(3): 326-332
- (53) Oldfield RC. (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9(1): 97-113
- (54) Oswald WD, Roth, E. (1987) *Der Zahlen-Verbindungs-Test (ZVT). Ein sprachfreier Intelligenz-Test zur Messung der „kognitiven Leistungsgeschwindigkeit“*. Handanweisung. Hogrefe. Göttingen, 2. Aufl.

- (55) Piefke M, Markowitsch H. (2007) Gedächtnis und Gedächtnisstörungen. Neuroanatomische und neurofunktionelle Grundlagen. *Psychoneuro* 33(11): 462-465
- (56) Preston AR, Gabrieli JD. (2008) Dissociation between explicit memory and configural memory in the human medial temporal lobe. *Cereb Cortex* 18(9): 2192-2207
- (57) Quamme JR, Yonelinas AP, Norman KA. (2007) Effect of unitization on associative recognition in amnesia. *Hippocampus* 17(3): 192-200
- (58) Ragland JD, Coleman AR, Gur RC, Glahn DC, Gur RE. (2000) Sex differences in brain-behavior relationships between verbal episodic memory and resting regional cerebral blood flow. *Neuropsychologia* 38(4): 451-461
- (59) Ranganath C, D'Esposito M. (2001) Medial temporal lobe activity associated with active maintenance of novel information. *Neuron* 31(5): 865-873
- (60) Reber PJ. (2013) The neural basis of implicit learning and memory: a review of neuropsychological and neuroimaging research. *Neuropsychologia* 51(10): 2026-2042
- (61) Reber PJ, Gitelman DR, Parrish TB, Mesulam MM. (2005) Priming effects in the fusiform gyrus: changes in neural activity beyond the second presentation. *Cereb Cortex* 15(6): 787-795
- (62) Rixecker H, Hartje W. (1980) Kimura's Recurring-Figures-Test: a normative study. *Journal of clinical psychology* 36(2): 465-470
- (63) Schacter DL, Buckner RL. (1998) Priming and the brain. *Neuron* 20(2): 185-95
- (64) Schacter DL, Dobbins IG, Schnyer DM. (2004) Specificity of priming: a cognitive neuroscience perspective. *Nat Rev Neurosci* 5(11): 853-862
- (65) Schacter DL, Wig GS, Stevens WD. (2007) Reductions in cortical activity during priming. *Curr Opin Neurobiol* 17(2): 171-176
- (66) Schneider R. (2013) Funktionelle MRT in Psychiatrie und Neurologie. Springer Berlin Heidelberg
- (67) Schott BH, Henson RN, Richardson-Klavehn A, Becker C, Thoma V, Heinze HJ, et al. (2005) Redefining implicit and explicit memory: the functional neuroanatomy of priming, remembering, and control of retrieval. *Proc Natl Acad Sci USA* 102(4): 1257-1262
- (68) Schünke M, Schulte E, Schumacher U, Voll M, Wesker K. (2006) Prometheus: Kopf und Neuroanatomie. Thieme Stuttgart, 2. Aufl.

- (69) Schwanitz D. (2002) *Bildung. Alles, was man wissen muß*. Wilhelm Goldmann Verlag, München
- (70) Scoville WB, Milner B. (1957) Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 20(1): 11-21
- (71) Soldan A, Habeck C, Gazes Y, Stern Y. (2010) Neural mechanisms of repetition priming of familiar and globally unfamiliar visual objects. *Brain Res* 1343: 122-134
- (72) Spaniol J, Davidson PS, Kim AS, Han H, Moscovitch M, Grady CL. (2009) Event-related fMRI studies of episodic encoding and retrieval: meta-analyses using activation likelihood estimation. *Neuropsychologia* 47(8-9): 1765-1779
- (73) Speck O, Ernst T, Braun J, Koch C, Miller E, Chang L. (2000) Gender differences in the functional organization of the brain for working memory. *Neuroreport* 11(11): 2581-2585
- (74) Spreng RN, Wojtowicz M, Grady CL. (2010) Reliable differences in brain activity between young and old adults: A quantitative meta-analysis across multiple cognitive domains. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 34: 1178-1194
- (75) Squire LR, Zola-Morgan M. (1991) Memory and brain. *Oxford University Press*, New York
- (76) Squire LR, Stark CE, Clark RE. (2004) The medial temporal lobe. *Annu Rev Neurosci* 27: 279-306
- (77) Squire LR, Zola-Morgan M, Clark RE. (2007) Recognition memory and the medial temporal lobe: a new perspective. *Nat Rev Neurosci* 8(11): 872-883
- (78) Staniloiu A, Markowitsch HJ. (2012) Towards solving the riddle of forgetting in functional amnesia: recent advances and current opinions. *Front Psychol* 3: 403; 1-23
- (79) Svoboda E, McKinnon MC, Levine B. (2006) The functional neuroanatomy of autobiographical memory: a meta-analysis. *Neuropsychologia* 44(12): 2189-2208
- (80) Talairach J, Tournoux P. (1988) *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain*. Thieme, New York
- (81) Tulving E, Schacter DL. (1990) Priming and human memory systems. *Science* 247(4940): 301-306

- (82) Turk-Browne NB, Yi DJ, Chun MM. (2006) Linking implicit and explicit memory: common encoding factors and shared representations. *Neuron* 49(6): 917-927
- (83) Tyler CW, Baseler HA, Kontsevich LL, Likova LT, Wade AR, Wandell BA. (2005) Predominantly extra-retinotopic cortical response to pattern symmetry. *NeuroImage* 24(2): 306-314
- (84) Verfaellie M, Martin E, Page K, Parks E, Keane MM. (2006) Implicit memory for novel conceptual associations in amnesia. *Cogn Affect Behav Neurosci* 6(2): 91-101
- (85) Vilberg KL, Rugg MD. (2008) Memory retrieval and the parietal cortex: a review of evidence from a dual-process perspective. *Neuropsychologia* 46(7): 1787-1799
- (86) Voss JL, Baym CL, Paller KA. (2008) Accurate forced-choice recognition without awareness of memory retrieval. *Learn Mem* 15(6): 454-459
- (87) Voss JL, Hauner KK, Paller KA. (2009) Establishing a relationship between activity reduction in human perirhinal cortex and priming. *Hippocampus* (9): 773-780
- (88) Wagner AD, Shannon BJ, Kahn I, Buckner RL. (2005) Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends Cogn Sci* 9(9): 445-453
- (89) Wiggs CL, Weisberg J, Martin A. (2006) Repetition priming across the adult lifespan - the long and short of it. *Neuropsychol Dev Cogn B Aging Neuropsychol Cogn* 13(3-4): 308-325
- (90) Yonelinas AP. (2001) Components of episodic memory: the contribution of recollection and familiarity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356(1413): 1363-1374
- (91) Yonelinas AP. (2002) The nature of recollection and familiarity: A review of 30 years of research. *J Mem Lang* 46(3): 441-517
- (92) Zago L, Fenske MJ, Aminoff E, Bar M. (2005) The rise and fall of priming: how visual exposure shapes cortical representations of objects. *Cereb Cortex* 15(11): 1655-1665

## **9. Lebenslauf**



## 10. Anhang

### 10.1 Tabellen

**Tabelle 10.6.1 Haupteffekt des Stimulusmaterials in der Enkodierung (figural/verbal):**

2x2 ANOVA,  $F = 11.7$ ,  $p < .001$ ,  $k < 42$  Voxel.

Region	k	Z-Wert	Koordinaten (x y z mm)
vOC, medial, rechts (BA 19)		4.10	32 -90 20
vOC (fusiform),medial, rechts (BA 18)	317	4.53	28 -90 -10
vOC, medial, links (BA 18)	134	4.43	-30 -98 6
vOC, medial, links (BA 19)		3.76	-28 -94 20
vOC, medial, rechts		4.01	34 -90 8

**Tabelle 10.6.2 Haupteffekt des Bekanntheitsgrades in der Enkodierung (bekannt/unbekannt):**

2x2 ANOVA,  $F = 28.11$ ,  $p < .05$  (FWE),  $k = 10$  Voxel.

Region	k	Z-Wert	Koordinaten (x y z mm)
Cerebellum, declive, rechts	95	5.94	48 -62 -18
Fusiformer Gyrus, temporal, links (BA 37)	150	5.90	-48 -64 -14
vOC, superior, links (BA 19)	13	5.20	-44 -80 36
vOC, inferior, rechts (BA 18)	23	5.12	32 -90 -6
vOC, medial, rechts (BA19)	13	5.01	36 -48 6
Temporaler Gyrus, medial, links (BA 19)	11	4.99	-58 -68 18

**Tabelle 10.6.3 Post-Hoc-Test des Stimulusmaterials in der Enkodierung:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts figural > verbal: 2x2 ANOVA,  $T = 3.2$ ,  $p < .001$ ,  $k < 42$  Voxel.

Region	k	Z-Wert	Koordinaten (x y z mm)
Fusiformer Gyrus, okzipital, rechts (BA 18)	451	4.67	28.0 -90.0 -10.0
vOC, medial, rechts (BA 19)		4.26	32.0 -90.0 20.0
vOC, medial, links (BA 18)	168	4.58	-30.0 -98.0 6.0
vOC, medial, links (BA 19)		3.93	-28.0 -94.0 20.0
Cerebellum, culmen, rechts	49	3.62	36.0 -48.0 -18.0

**Tabelle 10.6.4 Post-Hoc-Test des Stimulusmaterials in der Enkodierung:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts verbal>figural: 2x2 ANOVA, T = 2.4, p < .01, k < 82 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 45)	996	3.67	-48 24 14
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 47)		3.41	-36 18 -12
Fusiformer Gyrus, links (BA 37)	297	3.49	-46 -64 -14
Cerebellum, culmen, rechts		2.83	-38 -48 -20
Frontaler Gyrus, inferior, rechts (BA 47)	180	3.01	44 20 -2
Frontaler Gyrus, medial, rechts (BA 11)		2.48	38 34 -10
Cerebellum, Tonsille, rechts	184	2.82	30 -66 -32
Cerebellum, declive, rechts		2.82	40 -60 -18

**Tabelle 10.6.5 Post-Hoc-Test des Bekanntheitsgrades in der Enkodierung:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts bekannt>unbekannt: 2x2 ANOVA, T = 4.28, p < .01 (FDR), k = 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
vOC, superior, links (BA 19)	81	5.32	-44 -80 36
Parietaler Lobus, inferior, links (BA 39)		4.53	-50 -70 42
Temporaler Gyrus, medial, links (BA 19)	201	5.12	-58 -68 18
Temporaler Gyrus, medial, links (BA 39)		4.81	-44 -62 24
Temporaler Gyrus, superior, links (BA 39)		4.53	-52 -60 20
Precuneus, parietal, links (BA 31)	220	4.74	-2 -48 32

**Tabelle 10.6.6 Post-Hoc-Test des Bekanntheitsgrades in der Enkodierung:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts unbekannt>bekannt: 2x2 ANOVA, T = 3.65, p < .01 (FDR), 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Cerebellum, declive, rechts	1567	6.06	48 -62 -18
vOC, inferior, rechts (BA 18)		5.25	32 -90 -6
vOC, medial, rechts (BA 18)		5.19	46 -78 -8
Fusiformer Gyrus, links (BA 37)	876	6.01	-48 -64 -14
Cerebellum, culmen, rechts		4.83	-40 -48 -20

vOC, inferior, links (BA 18)		3.89	-36 -96 -10
Parietaler Lobus, precuneus, links (BA 19)	407	4.63	-26 -76 34
vOC, cuneus, links (BA 19)		4.22	-22 -90 34
Parietaler Lobus, superior, rechts (BA 7)	538	4.60	28 -70 56
Parietaler Lobus, precuneus, rechts (BA 7)		4.46	24 -78 54
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 45)	413	4.59	-46 24 16
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 9)		4.19	-46 10 28
Frontaler Gyrus, medial, links (BA 46)		4.12	-46 18 26
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 47)	48	4.13	-36 18 -12
Parietaler Lobus, superior, links (BA 7)	82	4.11	-30 -62 54
Frontaler Gyrus, medial, rechts (BA 46)	68	4.02	48 34 14
Frontaler Gyrus, inferior, rechts (BA 47)	24	3.85	42 18 -4
Frontaler Gyrus, inferior, rechts (BA 9)	22	3.74	46 4 26

**Tabelle 10.6.7 Post-Hoc-Test der signifikanten Interaktion des Stimulusmaterials**

**x Bekanntheitsgrades in der Enkodierung:** Aktivierungen des differentiellen

Kontrasts unbekannt>bekannt für figurale Stimuli: 2x2 ANOVA, T = 5.11,

p < .05 (FWE), 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Cerebellum, declive, rechts	2411	6.98	48 -62 -18
vOC, medial, rechts (BA 19)		5.78	36 -84 6
Parietaler Lobus, precuneus, rechts (BA 7)		5.48	24 -78 52
Fusiforner Gyrus, links (BA 19)	309	6.08	-48 -66 -12
Cerebellum, culmen, rechts		5.19	-42 -48 -22
Cerebellum, declive, posterior, links		4.98	-46 -56 -22
Parietaler Lobus, precuneus, links (BA 19)	385	5.59	-26 -76 34
vOC, cuneus, links (BA 19)		5.16	-22 -90 34
vOC, medial, links (BA 18)	82	5.31	-34 -94 0

**Tabelle 10.6.8 Haupteffekt des Stimulusmaterials im Abruf (figural/verbal):**2x2 ANOVA,  $F = 10.62$ ,  $p < .05$  (FDR),  $k = 10$  Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
vOC, medial, rechts (BA 19)	3313	6.65	38 -80 4
vOC, medial, links (BA 19)	1556	5.86	-46 -84 0
Temporaler Gyrus, inferior, links (BA 37)		4.57	-48 -68 -2
Parietaler Lobus, superior, rechts (BA 7)	674	5.00	26 -60 50
Parietaler Lobus, precuneus, rechts (BA 7)		4.18	20 -82 52
Temporaler Gyrus, medial, links	120	4.65	-66 -40 0
vOC, lingual, links (BA 18)	129	4.60	-28 -70 -8
Temporaler Gyrus, superior, rechts (BA 13)	40	4.42	44 -46 26
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 45)	173	4.29	-48 22 16
Postzentraler Gyrus, rechts (BA 2)	34	4.22	32 -22 36
Cerebellum, culmen, links	263	4.14	-28 -42 -18
PHC, links (BA 36)		3.64	-38 -36 -10
Temporaler Gyrus, inferior, links (BA 20)	14	3.69	-50 -10 -20
PHC, rechts (BA 28)	19	3.45	12 0 -26
Parietaler Lobus, precuneus, links (BA 19)	19	3.21	-18 -86 42

**Tabelle 10.6.9 Haupteffekt des Bekanntheitsgrades im Abruf (bekannt/unbekannt):**2x2 ANOVA,  $F = 16.59$ ,  $p < .01$  (FDR),  $k = 10$  Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Temporaler Gyrus, medial, links (BA 21)	689	5.20	-64 -8 -8
Temporaler Gyrus, superior, links (BA 41)		5.04	-54 -26 10
Temporaler Gyrus, superior, links (BA 22)		4.82	-66 -32 12
Parietaler Lobus, inferior, links (BA 40)	213	5.11	-38 -54 36
Postzentraler Gyrus, rechts (BA 5)		4.94	26 -38 62
Postzentraler Gyrus, rechts (BA 3)		4.87	14 -36 72
Temporaler Gyrus, transvers, rechts (BA 41)	166	4.53	56 -22 12
vOC, cuneus, links (BA 19)	57	4.28	-6 -78 38
vOC, cuneus, rechts (BA 19)		3.97	4 -80 38
Postzentraler Gyrus, links (BA 2)	20	4.14	-38 -36 64
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 47)	13	3.98	-32 22 -10

**Tabelle 10.6.10 Post-Hoc-Test des Stimulusmaterials im Abruf:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts figural>verbal: 2x2 ANOVA,  $T = 2.97$ ,  $p < .05$  (FDR), 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
vOC, medial, rechts (BA 19)	4922	6.75	38 -80 4
vOC, medial, links (BA 19)		5.47	-28 -90 16
vOC, lingual, links (BA 18)		4.74	-28 -70 -8
PHC, rechts (BA 28)	30	3.63	12 0 -26
Frontaler Gyrus, medial, links (BA 10)	22	3.41	-26 46 -6
Parietaler Lobus, precuneus, links (BA 19)	77	3.41	-18 -86 42
Parietaler Lobus, precuneus, links (BA 7)	33	3.37	-18 -68 48

**Tabelle 10.6.11 Post-Hoc-Test des Bekanntheitsgrades im Abruf:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts unbekannt>bekannt: 2x2 ANOVA,  $T = 2.7$ ,  $p < .05$  (FDR), 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Temporaler Gyrus, medial, links (BA 21)	2706	5.33	-64 -8 -8
Temporaler Gyrus, superior, links (BA 41)		5.17	-54 -26 10
Temporaler Gyrus, superior, links (BA 22)		4.96	-66 -32 12
Postzentraler Gyrus, rechts (BA 5)		5.08	26 -38 62
Postzentraler Gyrus, rechts (BA 3)		5.00	14 -36 72
Temporaler Gyrus, transvers, rechts (BA 41)	2765	4.67	56 -22 12
Temporaler Gyrus, superior, rechts (BA 22)		4.04	52 -4 -2
vOC, cuneus, rechts (BA 18)	307	3.97	20 -96 2
Cerebellum, declive, rechts	116	3.82	40 -70 -22
Fusiformer Gyrus, okzipital, rechts (BA 19)		3.09	28 -84 -12
Temporaler Gyrus, inferior, rechts (BA 37)	326	3.48	56 -58 -10
vOC, inferior, rechts (BA 19)		3.22	46 -80 -6
Temporaler Gyrus, medial, rechts (BA 19)	25	3.47	48 -78 18
vOC, medial, links (BA 18)	104	3.36	-26 -82 -10
vOC, cuneus, links (BA 19)	256	3.36	-12 -94 24
Frontaler Gyrus, medial, rechts (BA 6)	103	3.24	30 -4 58
PHC, rechts (BA 28)	51	3.24	22 -10 -20
Uncus, limbisch, rechts (BA 28)		2.69	20 -12 -30
Postzentraler Gyrus, links (BA 3)	170	3.14	-46 -20 36

Präzentraler Gyrus, links (BA 4)		3.09	-58 -12 36
Cerebellum, declive, rechts	41	3.11	-18 -70 -22
PCC, rechts	37	3.10	24 -66 16
Temporaler Gyrus, superior, rechts (BA 38)	17	3.10	32 4 -18
Präzentraler Gyrus, rechts (BA 4)	29	2.96	62 -18 42
vOC, inferior, links (BA 18)	12	2.94	-38 -90 -8
Frontaler Gyrus, superior, links (BA 9)	12	2.85	-36 44 32
vOC, cuneus, links (BA 30)	18	2.83	-6 -60 10
Temporaler Gyrus, medial, links (BA 39)	11	2.79	-44 -74 12

**Tabelle 10.6.12 Post-Hoc-Test des Bekanntheitsgrades im Abruf:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts bekannt>unbekannt: 2x2 ANOVA. T = 3.94, p < .05 (FDR), 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Parietaler Lobus, inferior, links (BA 40)	249	5.24	-38 -54 36
vOC, cuneus, links (BA 19)	71	4.44	-6 -78 38
vOC, cuneus, rechts (BA 19)		4.14	4 -80 38
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 47)	21	4.15	-32 22 -10

**Tabelle 10.6.13 Post-Hoc-Test der signifikanten Interaktion des Stimulusmaterials**

**x Bekanntheitsgrades im Abruf:** Aktivierungen des differentiellen Kontrasts

bekannt>unbekannt für verbale Stimuli: 2x2 ANOVA; T = 3.53, p < .05 (FDR), 10 Voxel.

<b>Region</b>	<b>k</b>	<b>Z-Wert</b>	<b>Koordinaten (x y z mm)</b>
Parietaler Lobus, inferior, links (BA 40)	427	5.35	-38 -54 36
vOC, cuneus, links (BA 19)	396	4.95	-8 -76 36
Parietaler Lobus, precuneus, rechts (BA 19)		4.88	8 -80 38
Cingulum, links (BA 23)	128	4.45	0 -34 24
ACC, links (BA 32)	129	4.01	-10 34 22
Frontaler Gyrus, medial, links (BA 9)		3.83	-4 38 28
Frontaler Gyrus, medial, links (BA 8)	94	3.93	-2 32 42
Frontaler Gyrus, medial, rechts (BA 8)		3.49	8 30 42
Frontaler Gyrus, inferior, links (BA 47)	53	3.91	-30 24 -12
Parietaler Lobus, superior, links (BA 7)	18	3.87	-38 -74 50
Parietaler Lobus, inferior, rechts (BA 40)	26	3.77	46 -50 38
ACC, rechts (BA 32)	20	3.76	12 38 12
Insula, links	13	3.53	-30 24 2