

## 6. Kapitel

# Neurokognition des Erinnerns

*Axel Mecklinger*

Lange Jahre beschäftigte sich die Gedächtnisforschung vorrangig mit dem Erwerb von Wissen und der Speicherung dieses Wissens in den dafür zuständigen Gedächtnissystemen. Häufig sind Gedächtnisinhalte zwar gut gespeichert; dennoch haben wir in manchen Situationen Probleme, sie abzurufen. Wie erinnern wir uns an frühere Episoden? Wie werden Gedächtnisse überhaupt zugänglich gemacht und welche Faktoren sind für das erfolgreiche Erinnern früherer Ereignisse ausschlaggebend? Das vorliegende Kapitel beschäftigt sich mit einem zentralen Aspekt des Erinnerns, dem Wiedererkennen. Das Verb „(wieder)erkennen“ beschreibt umgangssprachlich den Sachverhalt, dass etwas als bekannt wahrgenommen wird. In der Gedächtnisforschung galt das Wiedererkennen lange Zeit als einheitlicher Prozess und als der Teilaspekt des expliziten Gedächtnisses, der bei Amnesien beeinträchtigt ist (Haist, Shimamura & Squire, 1992). Heutzutage geht man im Rahmen von Zwei-Prozess-Modellen davon aus, dass zwei Teilprozesse zum Wiedererkennen beitragen, wovon nur einer bei amnestischen Störungen tatsächlich beeinträchtigt ist. Ferner besteht Konsens darüber, dass das Wiedererkennen als Teilaspekt unseres deklarativen Gedächtnisses durch strategische Kontrolloperationen gesteuert und damit für das zielgerichtete Verhalten nutzbar gemacht wird. Das Kapitel illustriert zunächst die gängigen Zwei-Prozess-Modelle des Wiedererkennens. Es zeigt dann auf, wie elektrophysiologische Studien zu einem besseren Verständnis der Teilprozesse des Wiedererkennens einfacher und assoziativer Gedächtnisinhalte und deren Modulation durch Kontrolloperationen beitragen können und schließt mit einer Darstellung der neuralen Grundlagen des Wiedererkennens.

### *1 Zwei-Prozess-Modelle des Wiedererkennens*

Warum können wir eine Person zwar mühelos wiedererkennen, uns aber weder an deren Namen noch an einzelne Situation erinnern, in denen wir dieser Person bereits begegnet sind? Dieses mitunter peinliche „Gefühl des Kennens“ (*sense*

*of knowing*) ist kontextfrei und steht im Gegensatz zu solchen Situationen, in denen wir eine Person nicht nur erkennen, sondern auch relevantes Kontextwissen abrufen können (z. B. das ist Rudolf, der Sportwart des Tennisclubs, bzw. Frau Schmitz aus dem Prüfungsamt).

Dieses Beispiel illustriert zwei Prozesse des Wiedererkennens: kontextfreies *Wiedererkennen* (Vertrautheit, *familiarity*) und kontextbasiertes *Erinnern* (Rekollection, *recollection*). Beide Begriffe werden in unterschiedlichen Gedächtnismodellen mit ganz verschiedenen Bedeutungen belegt, z. B. als Abrufprozesse (Yonelinas, 2002), Gedächtnisbewertungsmechanismen (Whittlesea & Williams, 2001), subjektive Zustände (Tulving, 1985), Gedächtnissysteme (Atkinson & Juola, 1974; Tulving, 1985) oder Speicherorte für Gedächtnisinhalte (Aggleton & Brown, 1999). Dennoch besteht unter den meisten Vertretern der Zwei-Prozess-Perspektive Konsens darüber, dass Vertrautheit eine schnelle Wirkung erzielt, weitgehend automatisch vonstattengeht und keine kontextuelle Information über Ereignisse und Episoden liefert. Rekollection wird hingegen als langsamer und aufwendigerer Prozess betrachtet, in dessen Folge bewusst zugängliche Information einer Episode inklusive kontextueller Details zur Verfügung steht (Mandler, 1980). Demzufolge wird Rekollection häufig auch als richtiges Wiedererkennen in Quellengedächtnisaufgaben operationalisiert, in denen einzelne Merkmale einer Episode, wie beispielsweise der Ort an dem ein Ereignis stattfand, erinnert werden müssen.

Trotz dieses generellen Konsens hinsichtlich der basalen Eigenschaften von Vertrautheit und Rekollection unterscheiden sich Zwei-Prozess-Modelle in ihren Aussagen zu den funktionellen Charakteristika beider Teilprozesse, deren Verhältnis zueinander und auch in der wichtigen Frage der Operationalisierung. Jacoby und Kollegen betrachten Rekollection als einen analytischen und bewusst kontrollierbaren Prozess, während Vertrautheit als weitgehend automatisch und nicht kontrollierbar betrachtet wird (Jacoby & Dallas, 1981). Beide Prozesse sind unabhängig voneinander und arbeiten parallel. Vertrautheit wird in diesem Modell nicht als Charakteristikum eines Ereignisses oder einer Episode betrachtet. Vielmehr ist Vertrautheit das Resultat eines Attributionsprozesses und entsteht als solches immer dann, wenn eine Verarbeitungserleichterung unerwartet geschieht. Werden beispielsweise in einem Gedächtnistest bestimmte Ereignisse aufgrund eines subliminalen Bahnungsreizes schneller verarbeitet, wird diese unerwartete Verarbeitungserleichterung auf „Vertrautheit“ mit diesen Ereignissen attribuiert. Dies geschieht nicht in Situationen, in denen der Bahnungsreiz supraliminal präsentiert wird und damit wahrnehmbar ist (Jacoby & Whitehouse, 1989). Da unerwartete Verarbeitungserleichterung auch in impliziten Gedächtnistests zu Verhaltensverbesserungen führen sollte, lassen sich Vertrautheit und implizites perzeptuelles Gedächtnis in diesem Modell nicht klar voneinander abgrenzen (Whittlesea & Williams, 2001).

Auch Tulvings Gedächtnismodell kann im weiteren Sinne als Zwei-Prozess-Modell gelten. Ein *episodisches* Gedächtnissystem ermöglicht das bewusste Erinnern einzelner Episoden und deren kontextueller Merkmale, während das *semantische* Gedächtnis als Speicher unseres Faktenwissens bei Abwesenheit einer bewussten Erinnerung auch Vertrautheit mit einem Ereignis signalisieren kann. Zur Operationalisierung beider Gedächtnisprozesse entwickelte Tulving (1985) die *Remember/know*-Prozedur (R/K-Verfahren). Bei diesem an der subjektiven Erfahrungsseite des Wiedererkennens orientierten Verfahren werden Probanden instruiert, bei jedem als „alt“ (bzw. bekannt) klassifizierten Item jeweils anzugeben, ob sie sich an einzelne Merkmale des Items oder des Kontexts in dem es präsentiert wurde erinnern (*remember*; im Folgenden: *R-Antworten*) oder anzugeben, ob ihnen das Item nur vertraut erscheint (*know*; im Folgenden: *K-Antworten*). Der Anteil der abgegebenen R-Antworten kann als Maß der Rekollection gelten. Schwieriger ist dagegen die Operationalisierung von Vertrautheit auf Grundlage des R/K-Verfahrens. Da die Probanden instruiert werden, nur dann eine K-Antwort zu geben, wenn ihnen das Ereignis vertraut vorkommt aber keine Rekollection vorliegt, nicht aber generell bei Vertrautheit die K-Taste zu drücken, unterschätzt der Anteil der K-Antworten die Wahrscheinlichkeit, dass ein Item tatsächlich vertraut ist (Yonelinas & Jacoby, 1995). Um dieses Problem zu umgehen, schlagen Yonelinas und Kollegen das sogenannte unabhängige R/K-Verfahren vor, in dem Vertrautheit als K-Antwort bei Abwesenheit von Rekollection ( $F = K / (1 - R)$ ) operationalisiert wird (Yonelinas, 2002). Als Kritik an der Operationalisierung von Vertrautheit und Rekollection auf Grundlage des R/K-Verfahrens wird häufig dessen subjektiver Charakter genannt. So kann das subjektive Verständnis darüber, was eine K und eine R Antwort nicht nur innerhalb einer Stichprobe, sondern auch über Stichproben hinweg stark variieren (Ghetti & Angelini, 2008).

Yonelinas und Kollegen postulieren, dass sich Vertrautheit und Rekollection nicht nur hinsichtlich der Art der erinnerten Information (kontextfrei bzw. kontextgebunden), sondern auch in der Antwortkonfidenz unterscheiden (Yonelinas, 2002). Vertrautheit kann demzufolge mit der Stärke einer Gedächtnisspur variieren und mit niedriger bis hoher Antwortkonfidenz einhergehen. Rekollection wird hingegen als „Alles-oder-nichts“-Prozess betrachtet. Ereignisse befinden sich entweder über einer „Rekollections-Schwelle“, so dass multiple Merkmale eines Ereignisses abgerufen werden können, oder aber ein Ereignis erreicht diese Schwelle nicht, so dass nur ein kontextfreies Vertrautheitssignal mit variierender Stärke zur Verfügung steht. Daraus folgt, dass rekollectionsbasiertes Erinnern immer mit hoher Konfidenz einhergeht, während vertrautheitsbasiertes Erinnern durch Varianz der Antwortsicherheit gekennzeichnet ist. Die Operationalisierung von Vertrautheit und Rekollection erfolgt auf Grundlage sogenannter *receiver operating characteristics* (ROCs; vgl. auch den Beitrag „Erwerb künstlicher Grammatiken“ von Bertram Opitz in diesem Band). ROCs sind

Funktionen, bei denen die Trefferraten und die Raten falsch-positiver Antworten in einem Gedächtnistest für verschiedene Antwortkriterien zueinander ins Verhältnis gesetzt werden. Das Antwortkriterium wird gängigerweise durch die Konfidenz, mit der einzelne Rekognitionsentscheidungen abgegeben werden, quantifiziert. ROC-Kurven ergeben sich dann aus der Darstellung der kumulativen Wahrscheinlichkeiten der Trefferraten und der Raten falsch-positiver Antworten für jede Konfidenzklasse. Auf Basis bestimmter Modellannahmen lassen sich nun theoretische ROCs ermitteln, die zum Ausdruck bringen, welchen Anteil Vertrautheit und Rekollektion am Zustandekommen der ROCs haben, die dann, ähnlich einer linearen Regression, an die empirisch ermittelten ROCs angepasst werden können, um empirische Schätzgrößen für Vertrautheit und Rekollektion zu ermitteln (vgl. Yonelinas & Parks, 2007, für einen Überblick über ROC-Verfahren in der Gedächtnisforschung).

Einige Zwei-Prozess-Modelle des Wiedererkennens wurden mit der Zielsetzung konzipiert, amnestische Störungen nach Gehirnläsionen zu erklären. Läsionen des medialen Temporallappens (MTL) führen zu stärkeren Gedächtniseintrüchtigungen bei Tests mit freier Wiedergabe als bei Rekognitionstests. Dies wurde damit erklärt, dass bei freier Wiedergabe ausschließlich rekolektionsbasiert erinnert werden kann, während in Rekognitionstests beide Teilprozesse zur Verfügung stehen und Amnestiker in diesen Tests noch vertrautheitsbasiert erinnern können. Demzufolge nahm man zunächst an, dass der mediale Schläfenlappen für Rekollektion, nicht aber für Vertrautheit erforderlich ist (Mayes, 1988). Neuere neuropsychologische Modelle kritisieren diese Annahme. Studien mit amnestischen Patienten zeigten, dass die Integrität des Hippocampus entscheidend für das rekolektionsbasierte Erinnern ist (Vargha-Khadem et al., 1997), während unmittelbar angrenzende Regionen des medialen und inferioren Temporallappens beim vertrautheitsbasierten Erinnern eine wichtige Rolle spielen (Bowles et al., 2007; zur Rolle des Hippocampus für Emotionen vgl. auch den Beitrag „Ein neurofunktionales Modell von Emotionen“ von Stefan Koelsch et al. in diesem Band). Auf Grundlage dieser und anderer Befunde nehmen Aggleton und Brown (2006) an, dass Rekollektion durch ein Netzwerk unterstützt wird, das neben dem Hippocampus noch die Fornix und den anterioren Thalamus umfasst, während Vertrautheit durch neurale Aktivität im anterioren Gyrus parahippocampalis (d. h. im perirhinalen Kortex) und im mediadorsalen Thalamus generiert wird. Norman und O'Reilly (2003) postulieren auf Grundlage neuroanatomischer Erwägungen zum Hippocampus und den angrenzenden MTL-Strukturen, dass der Hippocampus, (insbesondere die CA3-Region, die direkten Input aus dem Gyrus dentatus erhält) durch seine geringe neurale Grundaktivität ideale Charakteristika für das Erstellen und Abrufen von Item-Kontext-Verknüpfungen aufweist, während Neurone des Gyrus parahippocampalis wichtige Charakteristika für das Generieren von Vertrautheitssignalen besitzen.

## 2 Elektrophysiologische Indikatoren des Erinnerns

Zur Validierung dieser theoretischen Positionen sind Methoden zur exakten Quantifizierung von Vertrautheit und Rekollektion erforderlich. Dazu zählen in der experimentellen Gedächtnisforschung Methoden der Aufgabendissoziation und Methoden der Prozessschätzung. Beim Verfahren der Aufgabendissoziation geht es um die Identifikation experimenteller Bedingungen, die unterschiedliche Wirkungen auf beide Prozesse erzielen. Mit anderen Worten: Erzielt eine experimentelle Manipulation, wie Verarbeitungstiefe oder Beschränkung der Antwortzeit, eine selektive Wirkung auf Rekollektion, nicht aber Vertrautheit (oder umgekehrt), kann dies als einfache Dissoziation beider Teilkomponenten gewertet werden. Demgegenüber haben doppelte Dissoziationen (eine experimentelle Bedingung beeinflusst Vertrautheit, aber nicht Rekollektion, und eine andere Bedingung hat genau die umgekehrte Wirkung) eine größere Bedeutung, da konfundierende Einflussfaktoren ausgeschlossen werden können. Beim Verfahren der Prozessschätzung hingegen werden auf Grundlage von Modellrechnungen aus den Daten eines Experimentes Schätzgrößen für beide Teilprozesse ermittelt (vgl. als Beispiel das unabhängige R/K-Verfahren oder die Ermittlung von ROCs).

Der elektrophysiologische Ansatz in der Gedächtnisforschung zielt in enger Anlehnung an das Verfahren der Aufgabendissoziation darauf ab, neurale Dissoziationen kognitiver Prozesse zu ermitteln. Ereigniskorrelierte Potenziale (EKPs) sind Maße funktioneller neuronaler Aktivität, die eine hohe Zeitauflösung (im Millisekundenbereich) aufweisen und daher besonders gut geeignet sind, schnelle Teilaspekte des Gedächtnisabrufs in Echtzeit zu untersuchen. Kann gezeigt werden, dass Vertrautheit und Rekollektion mit qualitativ unterschiedlicher neuronaler Aktivität einhergehen und zudem experimentelle Bedingungen ausgemacht werden können, die selektiv die neuronalen Korrelate beider Teilprozesse beeinflussen, spricht man von einer neuronalen bzw. elektrophysiologischen Dissoziation. EKPs werden an der Kopfoberfläche gemessen und erlauben daher, im Gegensatz zu anderen Verfahren der funktionellen Bildgebung, zwar keine eindeutige, differenzielle Lokalisierung funktionell relevanter Gehirnareale. Dennoch können, wie im Folgenden gezeigt wird, mittels EKPs neurale Dissoziationen kognitiver Prozesse ermittelt werden (vgl. auch Rugg & Coles, 1995, für eine ausführliche Diskussion konzeptueller Aspekte der psychophysiologischen Kognitionsforschung).

### 2.1 EKP-alt/neu-Effekte

Anfang der 80er Jahre konnte erstmals gezeigt werden, dass EKPs, die durch richtig erinnerte, vormals gelernte (alte) Items in der Testphase eines Rekognitionsexperiments generiert werden, einen positiveren Potenzialverlauf aufweisen

als EKPs auf richtig klassifizierte ungelernete (neue) Items (Sanquist et al. 1980; Karis, Fabiani & Donchin, 1984). Dieser Alt/neu-Effekt, der auch als episodischer Gedächtniseffekt bezeichnet wird (Friedman & Johnson, 2000), beginnt ca. 300 ms nach Präsentation eines Abrufreizes, hat eine zeitliche Erstreckung von mehreren hundert Millisekunden und eine weite topografische Verteilung an der Kopfoberfläche.

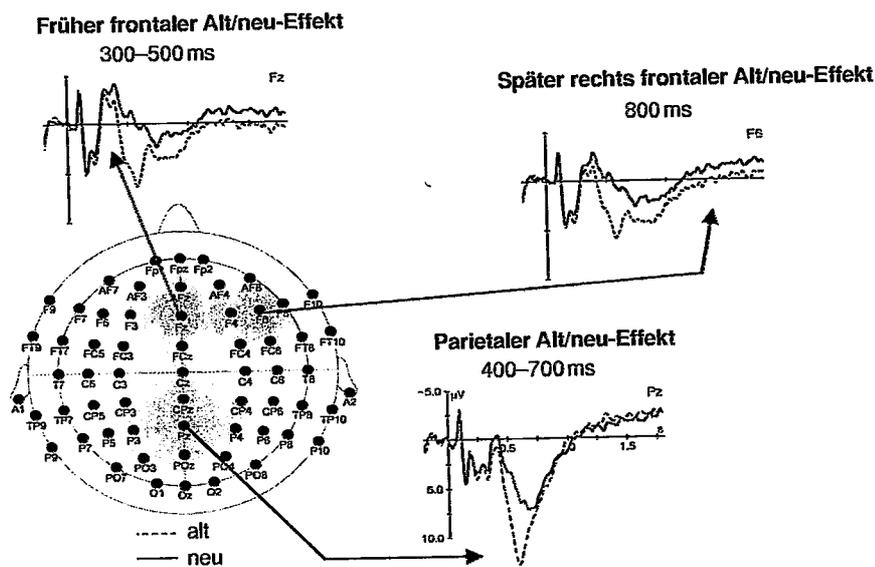


Abbildung 1:

Darstellung des frontalen, parietalen und späten rechtsfrontalen Alt/neu-Effekts an Ableitorten, an denen der jeweilige Effekt gut registrierbar ist.

Einige dieser frühen Studien zeigten, dass Rekollection mit einem spezifischen EKP-Effekt, dem parietalen Alt/neu-Effekt einhergeht (vgl. Abb. 1). Starke Belege dafür lieferten zunächst Untersuchungen, in denen gängige Operationalisierungen von Rekollection vorgenommen wurden: Der parietale Alt/neu-Effekt ist größer für Items, für die zusätzlich Kontext- oder Quelleninformation abgerufen werden kann (Wilding & Rugg, 1996), und fällt auch größer aus für R-Antworten als für K-Antworten (Düzel et al, 1997; Smith, 1993). Zum Dritten fand sich, in Bestätigung der Annahme, dass erfolgreiches Assoziationsgedächtnis Rekollection voraussetzt, in einem Assoziationsgedächtnistest nur für erfolgreich erinnerte Wortassoziationen ein parietaler Alt/neu-Effekt (Donaldson & Rugg, 1998).

Rugg et al. (1998) berichten, dass hohe Verarbeitungstiefe beim Lernen (Generierung kurzer Sätze für einzuprägende Wörter) zu einer selektiven Vergröße-

rung des parietalen Alt/neu-Effekts führt. Dagegen fanden Ullsperger, Mecklinger und Müller (2000), dass bei geringerer Differenz in der Abruffleistung beider Bedingungen auch flach verarbeitete Lernreize einen parietalen Alt/neu-Effekt generieren können. Die These, dass der parietale Alt/neu-Effekt ein spezifisches Korrelat des rekolektionsbasierten Erinnerens darstellt, wird ferner durch die Beobachtungen gestützt, dass nur richtig wiedererkannte, nicht aber fälschlicher als „neu“ klassifizierte „alte“ Wörter parietale Alt/neu-Effekte generieren (Neville, 1986), und dass der parietale Alt/neu-Effekt positiv mit der Hitrate in einem Rekognitionstest korreliert (Johnson, Kreiter, Zhu & Russo, 1998). Studien zum Wiedererkennen negativ getönter emotionaler Reize zeigen gleichermaßen einen höheren Anteil rekolektionsbasierten Erinnerens (operationalisiert durch R/K-Verfahren; Ochsner, 2000) und einen ausgeprägten parietalen Alt/neu-Effekt (Johansson, Mecklinger & Treese, 2004; zu Emotionen vgl. auch den Beitrag „Ein neurofunktionales Modell von Emotionen“ von Stefan Koelsch et al. in diesem Band). Schließlich konnte Curran (2004) zeigen, dass andere, potenziell konfundierende Faktoren in der Testphase eines Rekognitionsexperiments (z. B. Antwortsicherheit) keinen Einfluss auf den parietalen Alt/neu-Effekt haben.

→ fälschlicherweise

Ab Mitte der 90er Jahre erschienen erstmals EKP-Studien, die darauf abzielten, neurale Dissoziationen des Alt/neu-Effekts bei rekolektionsbasiertem und vertrautheitsbasiertem Erinnern zu untersuchen. In einigen dieser Studien wurde die Ähnlichkeit zwischen gelernten und neuen Items auf struktureller (*house – houses*; Curran, 2000) oder semantischer Ebene (semantisch ähnliche/unähnliche neue Items; Nessler, Mecklinger & Penny, 2001; Nessler & Mecklinger, 2003) systematisch variiert. In der Testphase sollten die Probanden zwischen alten Reizen, ähnlichen neuen Reizen und unähnlichen neuen Reizen unterscheiden. Es fanden sich jeweils hohe Raten falsch-positiver Antworten auf ähnliche Reize, die deren hohe Vertrautheit mit den gelernten Reizen widerspiegeln. Während der parietale Alt/neu-Effekt in diesen Studien erwartungsgemäß nur für richtig klassifizierte alte Items in Erscheinung trat, zeigte sich ein zweiter, frontal akzentuierter und zeitlich früher auftretender Effekt, der mit der Vertrautheit der Items kovarierte (vgl. Abb. 1). Er war sowohl bei alten und bei ähnlichen neuen Reizen, nicht aber bei unähnlichen neuen Reizen vorhanden. Weitere Studien bestätigten, dass dieser frontale Alt/neu-Effekt als EKP-Korrelat des vertrautheitsbasierten Erinnerens betrachtet werden kann. So fanden sich frontale Alt/neu-Effekte auf neue Bilder, die spiegelverkehrte Varianten vormals gelernter Bilder waren (Curran, 2003) oder auf neue Bilder, die sich nur in der Farbe von gelernten Bildern unterschieden (Ecker, Zimmer & Groh-Bodin, 2007).

Auch andere gängige Methoden zur Operationalisierung von Vertrautheit zeigen reliable frontale Alt/neu-Effekte. In einem Rekognitionstest mit limitierter

Antwortzeit, in dem alt/neu-Entscheidungen primär anhand des ~~schnellen~~ verfügbaren Vertrautheitssignals getroffen werden können, findet sich ein früher frontaler Alt/neu-Effekt, jedoch kein parietaler Effekt (Mecklinger, Brunne mann & Kipp, 2011). Zwei weitere Studien zeigen, dass der frontale Alt/neu-Effekt mit dem (unabhängig gemessenen) Ausmaß an Vertrautheit eines Ereignisses kovariiert. Zunächst konnten Woodruff, Hayama und Rugg (2006) mit einer modifizierten R/K-Aufgabe zeigen, dass die Größe des frühen frontalen Alt/neu-Effekts mit dem Ausmaß an Vertrautheit (operationalisiert als die Konfidenz, mit der Alt/neu-Entscheidungen gegeben werden) kovariiert. Azimian-Faridani und Wilding (2006) untersuchten EKP-alt/neu-Effekte in Bedingungen mit liberalem und konservativem Antwortkriterium. Die Vorhersage war, dass bei konservativer Antworttendenz („Alt“-Antworten werden nur bei hoher Antwortsicherheit gegeben) die mittlere Vertrautheit für richtig klassifizierte alte und neue Reize höher sein sollte als bei liberaler Antworttendenz („Alt“-Antworten werden auch bei geringer Antwortsicherheit gegeben). Es zeigten sich reliable frontale Alt/neu-Effekte in beiden Bedingungen. Zudem waren die EKPs erwartungsgemäß für alle korrekten Antworten bei konservativer Antworttendenz positiver.

1-1  
Schnell

Zusammengenommen zeigen diese Befunde, dass der frontale Alt/neu-Effekt bei einer ganzen Reihe gängiger Operationalisierungen von Vertrautheit beobachtbar ist und zudem mit behavioralen Variablen des Wiedererkennens, wie Entscheidungskonfidenz (Woodruff et al., 2006), falschen Erinnerungen (Nessler et al. 2001) oder der Wahl des Antwortkriteriums (Azimian-Faridani & Wilding, 2006) kovariiert.

## 2.2 Alt/neu-Effekte bei implizitem Gedächtnis

In jüngerer Zeit wurde verschiedentlich Kritik an der Sichtweise geübt, der frühe frontale Alt/neu-Effekt spiegle vertrautheitsbasiertes Erinnern wieder. Paller und Kollegen argumentieren, dass auch in direkten Gedächtnistests wie dem Wiedererkennen, implizite Gedächtnisprozesse nicht ausgeschlossen werden können (Paller, Voss & Boehm, 2007). Demzufolge sind experimentelle Bedingungen zur Analyse von Vertrautheit und Rekollection nicht „prozessrein“, sondern verursachen parallele implizite Gedächtniseffekte, wie das konzeptuelle Priming. Unter konzeptuellem Priming versteht man eine durch Reizwiederholung bedingte Form der Verarbeitungserleichterung, die durch den wiederholten Zugriff auf semantisch-konzeptuelle Merkmale eines Reizes zustande kommt. Paller und Kollegen konnten zeigen, dass in einem Rekognitionsexperiment mit bedeutungslosen Linienzeichnungen (Groh-Bordin, Zimmer & Ecker, 2006) ein frontaler Alt/neu-Effekt nur für solche Items beobachtbar war, die als bedeutungstragend klassifiziert wurden (Voss, Schendan & Paller, 2010). Zudem fand sich

eine positive Korrelation (über Versuchspersonen) zwischen dem Ausmaß der Bedeutung einer Linienzeichnung und dem frontalen Alt/neu-Effekt. Demzufolge spiegelt der frontale Alt/neu-Effekt aus der Sicht von Paller und Kollegen nicht Vertrautheit, sondern konzeptuelles Priming wieder (Paller et al., 2007; Voss & Paller, 2008). Die Generalisierbarkeit dieser Befunde ist meines Erachtens fraglich, da in einer Reihe von EKP-Studien reliable frontale Alt/neu-Effekte für bedeutungsfreie Items, wie unbekannte Gesichter (Nessler, Mecklinger & Penney, 2005) oder abstrakte visuelle Muster (Groh-Bordin, Zimmer & Mecklinger, 2005), gefunden wurden. Ferner zeigen sich, trotz des gleichen Ausmaßes an konzeptuellem Priming, bei Formatänderungen zwischen Lern- und Abrufphase (Wörter vs. Bilder) Abschwächungen des frontalen Alt/neu-Effekts (Schloerscheidt & Rugg, 2004), was als weiterer Beleg gegen eine enge Korrelation des frontalen Alt/neu-Effekts mit konzeptuellem Priming gelten kann.

Eine interessante Dissoziation zwischen Vertrautheit und konzeptuellem Priming wurde kürzlich von Stenberg und Kollegen (Stenberg, Hellman, Johansson & Rosén, 2009) berichtet. Sie untersuchten den Einfluss zweier gedächtnisrelevanter Variablen, „Berühmtheit einer Person“ und „lexikalische Häufigkeit ihres Namens“, auf Vertrautheit und konzeptuelles Priming. Erwartungsgemäß zeigte sich eine klare Modulation des frühen Alt/neu-Effekts durch die Variable „Häufigkeit“, d. h. einen größeren frontalen Alt/neu-Effekt für niederfrequente Namen (größere Vertrautheitszunahme gegenüber dem präexperimentellen Niveau) als für hochfrequente Namen. In einer zweiten, konzeptuellen *Priming*-Aufgabe zeigte sich Verarbeitungserleichterung nur für berühmte Personen, aber kein Einfluss des Faktors Häufigkeit auf das konzeptuelle *Priming*. Dies zeigt, dass in Rekognitionsexperimenten nicht per se eine Konfundierung von Vertrautheit und konzeptuellem *Priming* vorliegen muss, und dass der frontale Alt/neu-Effekt auch nach Kontrolle des konzeptuellen *Primings* bei adäquater Operationalisierung als elektrophysiologisches Korrelat des vertrautheitsbasierten Erinnerns gelten kann.

### 3 Assoziatives Erinnern

Das erfolgreiche Erinnern assoziierter Ereignisse setzt Zwei-Prozess-Modellen zufolge Rekollektion voraus. In Studien zum assoziativen Erinnern müssen Probanden gelernte Wortpaare (z. B. *Segel – Teppich*, *Becher – Haus*) von Paaren, die aus neu kombinierten alten Wörtern (rekombinierte Paare; *Segel – Haus*) und neuen, ungelernten Wortpaaren (*Buch – Fahrrad*) bestehen, unterscheiden. Da die Vertrautheit für alle gelernten Wörter vergleichbar sein sollte, reicht eine Vertrautheitsprüfung zur Unterscheidung von identischen und rekombinierten alten Wortpaaren nicht aus. Vielmehr ist rekolektionsbasiertes Erinnern für das

H<sub>0</sub> H<sub>1</sub> meine  
Rekolektion

assoziative Erinnern erforderlich. Diese Annahme wurde durch eine Reihe von Befunden bestätigt. So zeigen amnestische Patienten mit beeinträchtigter Rekollektion substanzielle Defizite beim Wiedererkennen von Assoziationen bei weitgehend intaktem (vertrautheitsbasiertem) Itemgedächtnis (Mayes et al., 2004, Ryan, Althoff, Whitlow & Cohen, 2000; Baddeley, Vargha-Khadem & Mishkin, 2001). Ferner finden sich in EKP-Studien zum Wiedererkennen von Assoziationen parietale Alt/neu-Effekte, aber keine frontalen Effekte (Donaldson & Rugg, 1998, 1999; Jäger, Mecklinger & Kipp, 2006).

Zwar bestätigen diese Befunde zunächst Zwei-Prozess-Modelle des Wiedererkennens. Dennoch ist die Annahme, dass Vertrautheit beim assoziativen Erinnern keinen diagnostischen Wert besitzt, nicht unumstritten. So postulierten Yonelinas und Kollegen in ihrem Unitarisierungsmodell (*unitization*), dass Vertrautheit beim assoziativen Erinnern immer dann eine Rolle spielt, wenn die zu assoziierenden Stimuli ganzheitlich enkodiert und als Entität repräsentiert werden (Diana, Yonelinas & Ranganath, 2008, Yonelinas, 1999). Erste Belege für diese These stammten aus Studien zum Assoziationsgedächtnis für Gesichter. Stellt man Probanden die Aufgabe, gelernte Gesichter im Kontext von Gesichtern wiederzuerkennen, die aus zuvor gesehenen, aber neu arrangierten Gesichtsteilen bestehen, zeigt sich (anhand von ROC-Kurven) ein hohes Ausmaß vertrautheitsbasierter Erinnerungen. Dieser Effekt tritt aber nur dann auf, wenn die Gesichter in der Lern- und Testphase aufrecht gezeigt wurden; nicht aber in einer Kontrollbedingung, in der alle Gesichter auf dem Kopf stehen (Yonelinas et al., 1999). Dies spricht dafür, dass eine ganzheitliche Enkodierung der Gesichtsteile das vertrautheitsbasierte Erinnern unterstützen kann.

Eine dem Unitarisierungsmodell ähnliche Konzeption stammt von Mayes und Kollegen (Mayes, Montaldi & Migo, 2007). In ihrem sogenannten *Domänen-Dichotomie-Modell* postulieren sie, dass Intra-Item-Assoziationen (wie beispielsweise Komposita wie *See-Pferd* oder *Sand-Burg*) und Inter-Item-Assoziationen zusammengehöriger Items einer Domäne (*Stuhl und Tisch; Haus und Tür*) in vertrautheitsunterstützenden Gedächtnisrepräsentationen gespeichert können, während Assoziationen zwischen Items unterschiedlicher Domänen (z. B. ein Gesicht und das Wort *Haus*) nur rekollektionsbasiert abgerufen werden können.

Beide Modelle teilen die Annahme, dass assoziative Verknüpfungen unter ganz bestimmten Bedingungen vertrautheitsbasiert erinnert werden können. Das Unitarisierungsmodell nimmt an, dass ganzheitliche, vertrautheitsunterstützende Gedächtnisrepräsentationen aus einzelnen Items oder Merkmalen sowohl durch Erfahrung (d. h. häufiges gemeinsames Auftreten zweier Items) entstehen, als auch durch spezielle Enkodierinstruktionen und -bedingungen aktiv erstellt wer-

den können. Das Domänen-Dichotomie-Modell dagegen postuliert, dass die spezifischen Charakteristika einer jeweiligen assoziativen Verknüpfung ausschlaggebend für das Zustandekommen ganzheitlicher Repräsentationen sind und Enkodierprozesse dabei eine untergeordnete Rolle spielen. Die Vorteile des Domänen-Dichotomie-Modells liegen darin, dass es versucht, Randbedingungen für ganzheitliche Enkodierung zu formulieren und damit konzeptuelle Zirkularität (Unitarisierung liegt vor, wenn vertrauthheitsbasiert erinnert wird) vermeidet. Sein großer Nachteil ist, dass seine empirische Bestätigung bisher nur auf einer amnestischen Patientin mit selektiver bilateraler Hippocampusatrophie beruht (Mayes et al. 2004).

Neuere EKP-Studien haben wichtige Einsichten in das assoziative Wiedererkennen und das Zustandekommen ganzheitlicher Gedächtnisrepräsentationen geliefert und konnten zudem das Unitarisierungsmodell in wichtigen Punkten bestätigen und erweitern. Rhodes und Donaldson (2008) zeigten, dass nicht assoziierte aber semantisch relationierte Wortpaare (*Violine – Gitarre*) vertrauthheitsbasiert erinnert werden und einen frontalen Alt/neu-Effekt generieren, aber nur dann, wenn die Probanden in einer Unitarisierungsbedingung beim Einprägen eine gemeinsame bildliche Vorstellung beider Worte generierten, nicht aber, wenn für beide Wörter separate Vorstellungsbilder erzeugt wurden. Allerdings kann bei der Verwendung bekannter und semantisch relatierter Wörter nicht ausgeschlossen werden, dass eben dieses A-priori-Wissen über die semantische Ähnlichkeit zweier Wörter und weniger die ganzheitliche Enkodierinstruktion zur Bildung vertrauthheitsunterstützender Gedächtnisrepräsentationen beigetragen hat.

Wir prüften daher in einer Reihe von Experimenten, ob diese Gedächtnisrepräsentation für assoziierte Items tatsächlich durch ganzheitliche Enkodierinstruktionen – bei Kontrolle präexperimentellen Wissens – zustande kommen können. Jäger et al. (2006) instruierten ihre Probanden, sich Paare unbekannter Gesichter einzuprägen. In einer Bedingung handelte es sich um Gesichter zweier verschiedener Personen (Inter-Item-Bedingung). In einer zweiten (Intra-Item-)Bedingung wurden zwei Gesichter derselben Person präsentiert. In einem nachfolgenden assoziativen Gedächtnistest wurde für jedes gelernte und korrekt klassifizierte Gesicht abgefragt, mit welchem von zwei zur Auswahl stehenden Gesichtern es gepaart war. Unsere Hypothese war, dass nur in der Intra-Item-Bedingung aufgrund der großen Ähnlichkeit der Merkmale beider Gesichter eine ganzheitliche Gesichtsrepräsentation erstellt und vertrauthheitsbasiert erinnert werden kann. Dieser Unitarisierungsprozess sollte für zwei arbiträre Gesichter (Inter-Item-Bedingung) unterbunden sein, so dass diese Gesichterpaare nur durch Reaktivierung der jeweiligen (Gesichter-)Verknüpfung, also rekolektionsbasiert, abgerufen werden können. Die Ergebnisse dieser Studie sind in Abbildung 2 zusammengefasst.

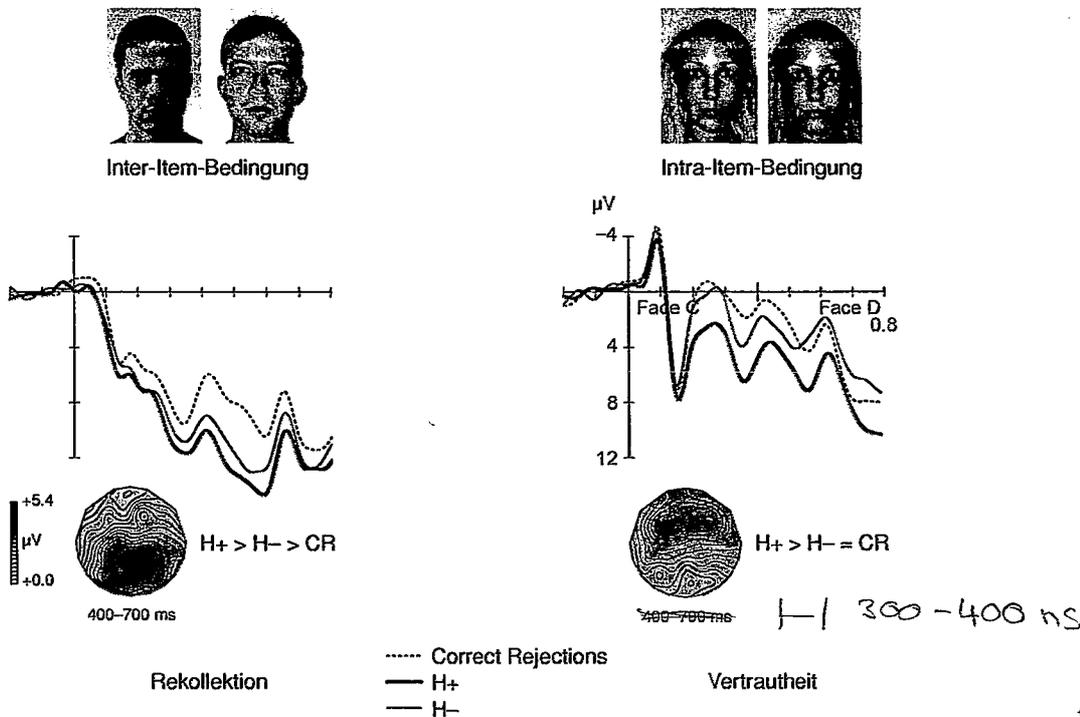


Abbildung 2:

Ergebnisse der Studie von Jäger et al. (2006). Beim Erinnern arbiträrer Gesichtspaare (Inter-Item-Bedingung) zeigt sich ausschließlich ein parietaler Alt/neu-Effekt, während das Erinnern eines ganzheitlich enkodierten Gesichts zu einem ausgeprägten frühen frontalen Effekt führt. CR: richtig zurückgewiesene neue Gesichter, H+: richtig klassifizierte, alte Gesichter für die auch das Paargesicht richtig erinnert wurde, H-: richtig klassifizierte, alte Gesichter mit fehlerhafter Erinnerung des Paargesichts. Die grauen Balken zeigen die Zeitfenster, in denen die Effekte statistisch quantifiziert wurden.

Die Ergebnisse bestätigten im Wesentlichen diese Vorhersagen: Es zeigte sich ein robuster frontaler Alt/neu-Effekt für richtig erinnerte Gesichtspaare in der Intra-Item-Bedingung und ein späterer parietaler Effekt in der Inter-Item-Bedingung. Interessanterweise fanden sich weder EKP-Korrelate der Rekollection in der Intra-Item-Bedingung, noch EKP-Korrelate der Vertrautheit in der Intra-Item-Bedingung. Dadurch gehört diese Studie zu einer der ersten, in der innerhalb ein und desselben Experimentes eine doppelte Dissoziation der EKP-Korrelate für Vertrautheit und Rekollection gefunden wurde (vgl. auch Woodruff et al., 2006).

Durch diese Ergebnisse ermutigt, prüften wir in zwei weiteren Studien mit lexikalischem Reizmaterial das vertrauthheitsbasierte Erinnern von Assoziationen für a priori unrelatierte Wörter. Bader, Mecklinger, Hoppstädter und Meyer

(2010) präsentierten zwei Probandengruppen semantisch unrelatierte Wortpaare (*Strand – Treppe*), die mittels einer Konzeptdefinition (*Stufen, die direkt zur Bucht führen*) als neues Konzept oder, in der zweiten Gruppe mithilfe eines Satzfragments (*Der Strand konnte über die Treppe erreicht werden*), als Paarassoziation eingepägt werden sollten. Die Erinnerungsleistung im nachfolgenden Gedächtnistest unterschied sich für beide Enkodierbedingungen nicht. Jedoch zeigte sich ein semantischer Priming-Effekt für die Wortpaare der Unitarisierungsbedingung, d. h. sie wurden schneller klassifiziert als neue Wortpaare. Die EKP's zeigten einen frühen Alt/neu-Effekt in der Unitarisierungsbedingung, nicht aber in der Satzbedingung. Umgekehrt fand sich für die Satzbedingung, nicht aber für die Unitarisierungsbedingung, ein später parietaler Alt/neu-Effekt.

In einer Folgestudie prüften wir die Charakteristika dieser vertrautheitsunterstützenden Gedächtnisrepräsentationen und die Bedingungen, unter denen sie abgerufen werden können (Wiegand, Bader & Mecklinger, 2010). Dazu testeten wir in einer weiteren Bedingung das Wiedererkennen unitarisierter Wortassoziationen mittels vertauschter Wortpaare. Wird beispielsweise das Wortpaar *Brot – Hotel* mittels der Definition *Eine Pension, die nur spärliche Kost anbietet* als neues Konzept gelernt, stellt sich die Frage, ob das assoziative Wiedererkennen mittels eines vertauschten Wortpaares (*Hotel – Brot*) gegenüber dem Wortpaar mit identischer Reihenfolge (*Brot – Hotel*) beeinträchtigt ist. Wir fanden zwar keine Hinweise auf verbesserte Gedächtnisleistungen für identische gegenüber vertauschten Wortpaaren, wohl aber erfolgten die Rekognitionsentscheidungen im ersten Fall deutlich schneller, was für ein formatabhängiges semantisches Priming für die unitarisierten Wortpaare spricht. Interessanterweise zeigte sich für identische und vertauschte Wortpaare eine Dissoziation des frühen Alt/neu-Effekts. Er zeigte ein frontales Maximum für vertauschte und identische Wortpaare, was vermutlich die Vertrautheit der wiederholten Wörter widerspiegelt, und ein zusätzliches parietales Maximum für identisch wiederholte Wortpaare. Letzterer Effekt reflektiert unseres Erachtens eine zweite, durch unerwartete Verarbeitungserleichterung zustande gekommene Form der Vertrautheit (Whittlesea & Williams, 2001). Abweichend von der Vorgängerstudie (Bader et al., 2010) fand sich für beide Wortpaarwiederholungen ein später parietaler Alt/neu-Effekt (das EKP-Korrelat des rekolektionsbasierten Erinnerns). Dieser kam vermutlich durch die gegenüber der Vorgängerstudie generell höhere Gedächtnisleistung (die Wortpaare wurden in der Lernphase zweimal präsentiert) und ein größeres Ausmaß rekolektionsbasierten Erinnerns zustande.

Zusammenfassend unterstützen die bisherigen EKP-Studien zum assoziativen Wiedererkennen die Unitarisierungshypothese, der zufolge assoziative Verknüpfungen immer dann vertrautheitsbasiert erinnert werden können, wenn durch präexperimentelle Erfahrungen oder durch Instruktionen ganzheitliche Repräsentationen der zu assoziierenden Elemente erstellt werden. Sie erweitern damit

die traditionelle Auffassung, dass assoziatives Erinnern ausschließlich rekolektionsbasiert erfolgen kann. Hinweise für solchermaßen neu entstandene ganzheitliche Repräsentationen finden sich domänenspezifisch für Gesichter und Wörter. Das Wiedererkennen solcher Entitäten geht mit einer unerwarteten Form der Verarbeitungserleichterung (semantisches *Priming*) und einer sehr spezifischen, konzeptuell-bedingten Form der Vertrautheit (reflektiert durch einen frühen parietalen Alt/neu-Effekt) einher.

der zufolge

#### 4 Die funktionelle Bedeutung der Alt/neu-Effekte

Da sich bei einer ganzen Reihe von gängigen Operationalisierungen von Vertrautheit und Rekollektion reliable frontale und parietale Alt/neu-Effekte finden lassen, können beide Effekte guten Gewissens als Korrelate dieser Prozesse betrachtet werden. Dennoch ist damit noch nicht die Frage beantwortet, welche kognitiven Operationen sich in diesen Effekten letztendlich widerspiegeln. Was die funktionelle Bedeutung des parietalen Alt/neu-Effekts anbelangt, wurde verschiedentlich argumentiert, dass er Operationen reflektiert, die zur Repräsentation und Aktivhaltung relevanter erinnelter Informationen im Arbeitsgedächtnis beitragen (Rugg & Curran, 2007). Studien, die einen Zusammenhang zwischen der Größe des Effekts und dem Umfang erinnerten Materials (Vilberg, Moosavi & Rugg, 2006) oder der individuellen Arbeitsgedächtniskapazität (Edward & Wilding, 2010) zeigen, unterstützen diese Position. Eine andere Annahme lautet, dass sich im parietalen Effekt die Allokation von Aufmerksamkeit auf erinnerte Information oder auf den Erinnerungsprozess selbst widerspiegelt (Wagner, Shannon, Kahn & Buckner, 2005). Diese Position wird durch EKP-Studien gestützt, die zeigen, dass alleine der Versuch, ein Wort aus einer Paarassoziation zu erinnern, selbst ohne dass dieses Wortpaar zuvor erfolgreich gelernt wurde, einen parietalen Alt/neu-Effekt generiert (Mecklinger, Johansson, Parra & Hanslmayr, 2007).

Ähnlich unklar ist bisher die exakte funktionelle Bedeutung des frühen frontalen Alt/neu-Effekts. Gegen eine direkte Korrelation zwischen dem frühen Effekt und Vertrautheit sprachen die Befunde von Tsivilis, Otten und Rugg (2001). Die Autoren zeigten, dass wiederholte (alte) Objekte nur dann einen frontalen Alt/neu-Effekt generierten, wenn sie in der Lern- und Testphase mit identischem Hintergrundbild gezeigt werden, überraschenderweise aber nicht, wenn in der Testphase ein neues Hintergrundbild erscheint. Dies widersprach zunächst dem kontextfreien Charakter des vertrautheitsbasierten Erinnerns. Allerdings fand sich in einer Folgestudie mit ähnlichem Reizmaterial der frontale Alt/neu-Effekt auch bei neuen Hintergrundbildern, und zwar immer dann, wenn mithilfe eines Hinweisreizes die Aufmerksamkeit auf das Objekt im Vordergrund gerichtet wurde (Ecker, Zimmer, Groh-Bordin & Mecklinger, 2007). Dies spricht dafür,

dass der frontale Alt/neu-Effekt nicht jedwede Art von Vertrautheit reflektiert, sondern einen speziellen Bearbeitungsmodus (vgl. folgender Abschnitt) voraussetzt, der gewährleistet, dass ein Abrufreiz hinreichend mit Aufmerksamkeit belegt wird (Groh-Bordin et al., 2005; Mecklinger & Jäger, 2009).

Die zuvor beschriebenen Experimente zur Rolle der Vertrautheit beim assoziativen Erinnern zeigen ferner, dass Vertrautheit auf unterschiedlichen kognitiven Operationen basieren kann. So kann Vertrautheit zunächst itemspezifisch, als Bewertung der relativen Gedächtnisstärke einzelner Ereignisse (dieses Wort/Objekt ist aufgrund seiner Wiederholung vertrauter als ein anderes), in Erscheinung treten. Zum anderen kann Vertrautheit als Resultat eines Bearbeitungsprozesses, beispielsweise als Bewertung einer unerwarteten Verarbeitungserleichterung, auch prozessspezifisch auftreten (Whittlesea & Williams, 2001). In letzterem Fall findet sich mit dem frühen parietalen Alt/neu-Effekt ein spezifisches EKP-Korrelat, dessen genaue funktionelle Bedeutung noch einer Klärung bedarf. Die Vertrautheit eines Ereignisses kann somit vielfache Ursachen haben und mit zeitlich überlappenden, aber dennoch unterschiedlichen neuralen Korrelaten einhergehen.

## 5 Strategische Aspekte des Erinnerns

Das Wiedererkennen vormaliger Ereignisse auf Basis von Vertrautheit und Rekolektion ist ein wichtiger Bestandteil unseres deklarativen, episodischen Gedächtnisses. Dennoch ist unser Gedächtnis zuweilen in der Lage als frühere Ereignisse wiederzuerkennen. Wir können unser Gedächtnis nach ganz spezifischen Informationen durchsuchen (*Mit wem verbrachte ich den Sommerurlaub 2002?*), unsere Erinnerungsbemühungen auf Ereignisse einer bestimmten Lebensphase fokussieren (*Welche Bekanntschaften machte ich während meines Studiums in Berlin?*) und anderer Lebensabschnitte dabei ausblenden. Auch können wir Hinweis- bzw. Abrufreize selbst erzeugen (*Kenne ich diese Person von der Arbeit oder vom Sport?*) und mit deren Hilfe neue episodische Erinnerungen generieren. Ferner sind unsere Erinnerungsversuche nicht immer erfolgreich. Vielmehr hängt erfolgreiches Erinnern von einer Reihe von Faktoren ab, nicht zuletzt von Hinweisreizen und der Art und Weise, wie wir sie für unsere Erinnerungsversuche nutzen. Die hohe Relevanz solcher Hinweisreize für das erfolgreiche Erinnern kommt bereits im Modell der transferadäquaten Verarbeitung (*transfer appropriate processing*) zum Ausdruck, dem zufolge die Erinnerungsgüte davon abhängt, wie gut kognitive Operationen einer Lernepisode beim Erinnern rekapituliert werden können (Morris, Bransford & Franks, 1977). Alle kognitiven Operationen, die zum Zweck des erfolgreichen Erinnerns intentional mit einem Hinweisreiz durchgeführt werden, werden unter dem Überbegriff „Abrufverarbeitung“ (*retrieval processing*) zusammengefasst. Unter „Abruforientierung“ (*retrieval ori-*

weit

entation) werden hingegen solche Operationen subsummiert, die dem Abruf einer bestimmten Art von episodischer Information dienlich sind. Abruforientierung beschreibt einen durch einen Abrufreiz initiierten und tonisch aufrechterhaltbaren Aktivierungszustand des Gehirns, der das Erinnern einer ganz bestimmten Informationsart optimiert. Dieser Konzeption zufolge ist beispielsweise in Gedächtnisaufgaben, in denen phonologische Information gesucht und abgerufen werden muss, eine andere Art von Abruforientierung erforderlich als in Aufgaben, in denen räumliche oder zeitliche Aspekte eines Ereignisses erinnert werden müssen. Daraus folgt auch, dass Situationen, in denen rekolektionsbasiert erinnert wird, eine andere Abruforientierung erforderlich machen als solche, die ausschließlich durch vertrautheitsbasiertes Erinnern geprägt sind.

Abruforientierungen sind demzufolge intentional und strategisch einsetzbare Prozesse, die im Sinne der transferadäquaten Verarbeitung eine maximale Überlappung von Enkodier- und Abrufoperationen im Dienste des erfolgreichen Erinnerns herstellen und aufrecht erhalten sollen. Somit stellt sich die Frage, in welcher Art und Weise Abrufverarbeitung operationalisiert und empirisch untersuchbar gemacht werden kann (Möglichkeiten der *Top-down*-Kontrolle werden u. a. auch in den Beiträgen „Die Interaktion von Emotion und Aufmerksamkeit im Wettkampf um Verarbeitungsressourcen im menschlichen visuellen Kortex“ von Matthias Müller und „Empathie“ von Susanne Leiberger und Tania Singer in diesem Band diskutiert).

Eine gängige Operationalisierung von Abruforientierung sind die EKP-Potenziale, die in einem Gedächtnistest durch richtig klassifizierte, erstmalig präsentierte (neue) Items, generiert werden. Die Idee dabei ist, dass diese EKPs, im Gegensatz zu EKPs, die durch richtig klassifizierte, vormals präsentierte (alte) Items generiert werden, keine „Spuren“ des erfolgreichen Erinnerns aufweisen sollten. Herron und Rugg (2003) untersuchten EKP-Korrelate der Abruforientierung in zwei Testsituationen, in denen entweder vormals gesehene Bilder oder Wörter als Zielreize erinnert werden mussten. Als Abrufreize dienten in beiden Situationen Wörter, so dass bei physikalisch identischen Hinweisreizen nur die Art der abzurufenden Information (Bilder oder Wörter) variiert wurde.

Wie Abbildung 3 zeigt, fanden Herron und Rugg (2003) deutliche negativere EKPs, wenn Bilder als Zielreize definiert waren gegenüber der Testsituation mit Wörtern als Zielreizen. Dieser Effekt war zeitlich eng umschrieben (300 bis 500 ms), zeigte aber eine weite topografische Verteilung. Ganz ähnliche Effekte fanden sich, wenn die Wörter in der Lernphase auditiv präsentiert wurden und damit die Wiederholung von gelernten visuellen Wörtern in der Testphase vermieden wurde (Hornberger, Morcom & Rugg, 2004). Eine Interpretation dieser Effekte lautet, dass in Situationen großer Unähnlichkeit zwischen Lernmaterial (z. B. Bilder) und Hinweisreiz (z. B. Wörter), die Verarbeitung des Abrufreizes

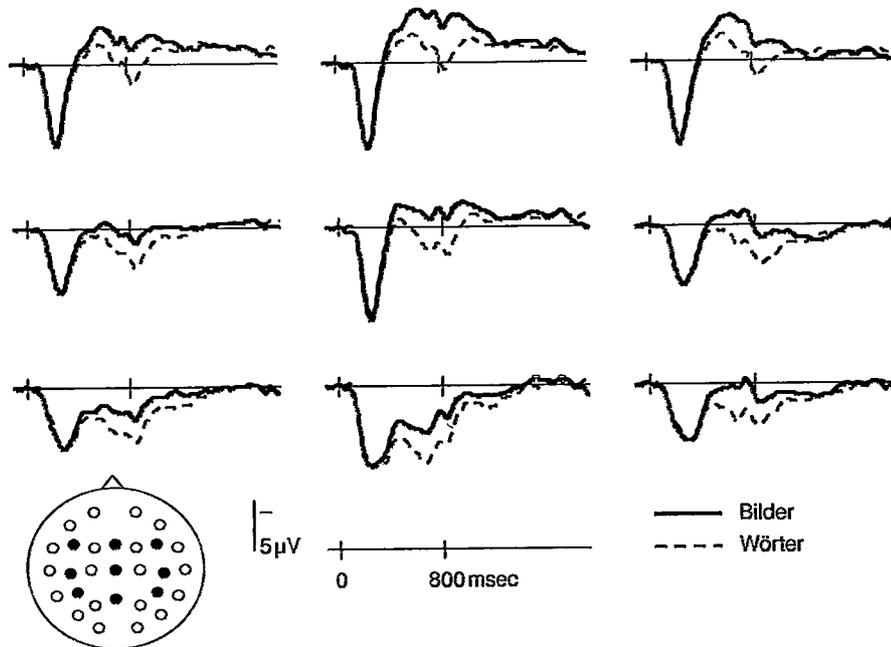


Abbildung 3:

Ergebnisse der Studie von Herron und Rugg (2003). Es fanden sich negativere EKP-Verläufe im N400-Zeitintervall an frontalen, zentralen und parietalen Ableitorten, wenn Bilder (gegenüber Wörtern) als Zielreize definiert waren, obwohl in beiden Bedingungen Wörter als Abrufreize verwendet wurden.

auf solche Merkmale beschränkt wird, die den gedächtnisgespeicherten Items und dem Abrufreiz gemeinsam sind (Hornberger et al., 2004; Mecklinger, 2010). Dies wären im Beispiel von Bildern und Wörtern, konzeptuell-semantische Merkmale, deren Aktivierung dann mit einer N400-ähnlichen EKP-Negativierung einhergeht (zur N400 vgl. auch die Beiträge „Neurokognition des Sprachverstehens bei Gesunden und Patienten mit fokalen zerebralen Läsionen“ von Sonja Kotz, Kathrin Rothermich und Maren Schmidt-Kassow und „Gehirn und Musik: Ein neurokognitives Modell der Musikverarbeitung“ von Stefan Koelsch in diesem Band). In Bestätigung dieser Annahme ~~finden auch~~ **Stenberg et al. (2006) bitte prüfen (vgl. Literatur)** negativere EKP-Verläufe bei einer konzeptuell-semantischen gegenüber einer perzeptuellen Abruforientierung.

H  
find auch  
Stenberg (2006)

EKP-Korrelate der Abruforientierung finden sich in ganz unterschiedlichen Anforderungssituationen. Sie variieren nicht nur als Funktion des abzurufenden Inhalts (z. B. Bilder, Wörter), sondern auch in Abhängigkeit des Umfangs an abrufrelevanten Informationen (Wilding, 1999) oder als Funktion dessen, ob kontextfreie oder kontextgebundene Information abgerufen werden muss

(Ranganath & Paller, 1999; Werkle-Bergner et al., 2005). In einer eigenen Studie (Werkle-Bergner et al., 2005) untersuchten wir EKP-Korrelate von Abruforientierungen in zwei Aufgaben, in denen kontextfreie Iteminformation (Wörter) oder Item-Kontext-Verknüpfungen (Wörter und deren Schriftfont) erinnert werden mussten. Es fanden sich deutlich positivere Potenzialverläufe an frontalen Ableitorten in der Item-Kontext-Bedingung, die sich über mehrere 100 ms erstreckten. Dieser Effekt spiegelt die vermeintlich höheren Arbeitsgedächtnisanforderungen zum Reaktivieren und Aktivhalten der gelernten Wörter in den jeweiligen Schriftfonts wieder. Erwartungsgemäß traten diese EKP-Korrelate der Abruforientierung im gleichen Zeitintervall wie die Alt/neu-Effekte auf, was zeigt, dass die intentionale Abrufverarbeitung und das erfolgreiche Erinnern zeitgleich und parallel vorstattengehen können.

Die bisherigen Darstellungen von Abrufverarbeitung und Abruforientierung implizieren, dass die Gedächtnisleistung von einer aufgabenspezifischen Abruforientierung profitieren sollte. In anderen Worten: Wenn durch Abruforientierung die Ähnlichkeit zwischen Enkodier- und Abrufoperationen zum Zweck des erfolgreichen Erinnerns maximiert wird, sollte das Ausmaß, mit der eine Abruforientierung eingenommen wird, positiv mit der Gedächtnisleistung korrelieren. Bridger, Herron, Elward und Wilding (2009) testeten diese Annahme mittels einer Quellengedächtnisaufgabe. In zwei Gedächtnistests mussten Wörter hinsichtlich der in der Lernphase bearbeiteten Aufgabe (*Nenne eine Funktion des Objektes bzw. Wie schwierig ist das Objekt zu zeichnen*) klassifiziert werden. Die EKP-Analyse zeigt in der Zeichenaufgabe an posterioren Ableitorten für mehrere Hundert Millisekunden positivere Potenzialverläufe als in der Funktionsaufgabe. Diese EKP-Differenz zwischen den beiden Aufgaben korrelierte positiv mit der über beide Aufgaben gemittelten Gedächtnisleistung. Das heißt, je unterschiedlicher die EKP-Korrelate der Abruforientierung zwischen beiden Gedächtnistests sind, desto besser gelingt die Klassifikation der Zielreize. Im Umkehrschluss gilt aber auch: Je ähnlicher die EKP-Korrelate der Verarbeitung der neuen Items in beiden Tests, desto schwerer fällt die Priorisierung und Klassifikation der jeweiligen Zielreize. Damit war erstmals der direkte Nachweis erbracht, dass Abruforientierungen dem erfolgreichen Erinnern förderlich sind. Diese Befunde konnten in einer neueren Studie bestätigt und erweitert werden (Bridger & Mecklinger, ~~im Druck~~).

Neben diesen Befunden, die zeigen, dass Abruforientierungen die Effizienz des Erinnerns positiv beeinflussen können, zeigen andere Studien, dass Abruforientierungen bei hoher Aufgabenschwierigkeit auch kompensatorisch initialisiert werden können. Dzulkipli, Sharpe und Wilding (2004) verglichen EKP-Korrelate der Abruforientierung zweier Gedächtnisaufgaben in zwei Probandengruppen mit hoher und niedriger Aufgabendifferenz in der Gedächtnisleistung. Nur bei hoher relativer Aufgabenschwierigkeit (hohe Aufgabendifferenz) zeigten sich

H1 2012

an frontalen Ableitorten Unterschiede der EKP-Korrelate der Abruforientierung. Ähnliche Ergebnisse erzielten wir in einer neueren Studie, in der wir die Abrufverarbeitung für selbstgenerierte und externe Informationen einer Lernphase verglichen (Rosburg, Mecklinger & Johansson, 2011). Die Probanden hatten in zwei Gedächtnistests die Aufgabe, bei Präsentation eines Testwortes jeweils anzugeben, ob sie sich dieses Wort in der Lernphase bildlich vorstellen sollten (selbstgenerierte Information) oder ob es als Bild gezeigt wurde (externe Information). An frontalen Ableitorten zeigte sich ein Korrelat der Abruforientierung, d. h. die EKP-Verläufe waren für selbstgenerierte gegenüber externer Information über mehrere Hundert Millisekunden deutlich positiver. Auch hier zeigte sich eine Korrelation mit der relativen Aufgabenschwierigkeit: Je schwieriger der Abruf selbstgenerierter Information relativ zu externer Information war, desto größer fiel die positive EKP-Differenz an frontalen Ableitorten aus.

Da Abruforientierungen in Abhängigkeit der abzurufenden Informationsart, der Ähnlichkeit zwischen aufgabenrelevanten und nicht relevanten Informationen, der Stärke einer Gedächtnisspur oder mehrerer simultan aktiver Gedächtnisspuren ganz unterschiedliche Formen annehmen und mit unterschiedlichen EKP-Korrelaten einhergehen können, ist es meines Erachtens verfrüht, eine einheitliche Taxonomie dieser kognitiven Operation vorzunehmen. Strategische Abrufverarbeitung umfasst solche kognitive Operationen, die eine Entsprechung zwischen Merkmalen einer Enkodier- und einer Abrufsituation herstellen und damit das erfolgreiche Erinnern unterstützen. EKP-Korrelate der Abruforientierung bestehen aus tonischen, mehrere Hundert Millisekunden andauernden Potenzialdifferenzen, die je nach Art der kontrastierten Abrufbedingungen in ihrer Polarität und topografischen Verteilung variieren können. EKP-Korrelate der Abruforientierung können mit der Gedächtnisleistung positiv korrelieren (Bridger et al., 2009), aber auch – im kompensatorischen Sinne – bei hoher Aufgabenschwierigkeit einen höheren Verarbeitungsaufwand (*effort*) widerspiegeln. Letzteres scheint insbesondere mit Abruforientierungseffekten über frontalen Kortextarealen einherzugehen, und könnte somit Ausdruck präfrontaler kompensatorischer Ressourcenmobilisierung sein.

Zwei weitere häufig berichtete EKP-Korrelate der strategischen Abrufverarbeitung sollen der Vollständigkeit halber berichtet werden. In einer Vielzahl von Rekognitionsexperimenten wird ein später rechtsfrontal verteilter Alt/neu-Effekt berichtet (vgl. Abb. 1 in Abschnitt 2.1), der ungefähr zum Zeitpunkt der Antwortabgabe beginnt und sich über mehrere Hundert Millisekunden erstreckt (vgl. Friedman & Johnson, 2000, für einen Überblick). Zwar wurde dieser Effekt mit dem Gedächtnisabruf nachgeordneten Monitoring-Operationen in Verbindung gebracht, dennoch erschwert seine lange zeitliche Erstreckung eine eindeutige Bestimmung der funktionellen Bedeutung, d. h. der Teiloperationen, die sich in diesem Effekt widerspiegeln. Zunächst berichteten einige Studien

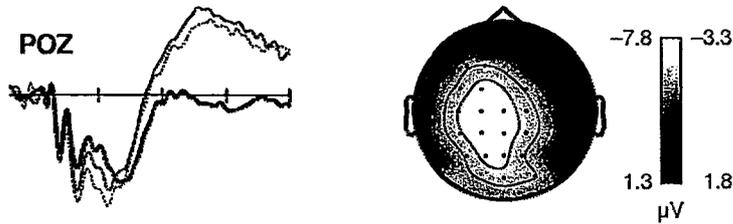
späte rechtsfrontale Effekte beim erfolgreichen Erinnern von Item-Kontext-Verknüpfungen (Mecklinger, 1998; Wilding & Rugg, 1996; für einen Überblick vgl. Rugg & Wilding, 2000). Man nahm an, dass dies den hohen Monitoring-Aufwand beim Abrufen gebundener Information widerspiegelt. Einen Zusammenhang zwischen Monitoring-Aufwand und der Größe des rechtsfrontalen Effekts legen auch Studien nahe, die größerer Effekte bei Alt/neu-Entscheidungen mit geringer Antwortsicherheit (Rugg, Allan & Birch, 2000) oder in Abrufsituationen, die generell durch hohe Antwortunsicherheit gekennzeichnet sind (Werkle-Bergner et al., 2005), finden.

Andere Studien hingegen zeigten, dass der Effekt mit gleicher Stärke bei richtigen und falschen Rekognitionsentscheidungen (Nessler et al., 2001) und beim richtigen und falschen Abruf von Item-Kontext-Verknüpfungen (Senkfor & Van Petten, 1998; Trott et al., 1999) auftritt und selbst bei der richtigen Zurückweisung neuer Wörter beobachtbar ist (Johnson et al., 1998; Ranganath & Paller, 1999). Neuere Arbeiten berichten, dass der späte rechtsfrontale Effekt nicht spezifisch für das Monitoring abgerufener episodischer Information ist, sondern auch dann auftritt, wenn semantische Information über ein gelerntes Item (ganz ohne episodischen Gedächtnisabruf) abgerufen und evaluiert werden muss (Hayama, Johnson & Rugg, 2008). Dies spricht dafür, dass dieser Effekt nicht spezifisch für das episodische Erinnern ist und vielmehr mit Monitoring und Entscheidungsverhalten in multiplen kognitiven Domänen in Zusammenhang steht.

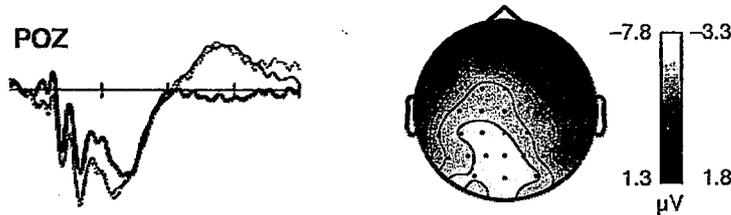
Ein weiteres EKP-Korrelat der strategischen Abrufverarbeitung ist die späte posteriore Negativierung (*late posterior negativity*, LPN; vgl. auch Abb. 4), eine parietal verteilte Negativierung, die sich zeitlich an den parietalen Alt/neu-Effekt anschließt und damit ganz ähnliche zeitliche Charakteristika wie der späte rechtsfrontale Effekt aufweist.

Die LPN findet sich in den Testphasen von Exklusions- und Quellengedächtnisaufgaben, in Situationen also, in denen Item-Kontext-Verknüpfungen abgerufen werden müssen, nicht aber in einfachen itembasierten Rekognitionsaufgaben (Friedman, Cycowicz & Bersick, 2005; Mecklinger et al., 2007; Johansson & Mecklinger, 2003). In einem Überblicksartikel über mehr als 20 EKP-Studien, in denen LPN zwar berichtet, aber nur selten interpretiert werden, postulieren Johansson und Mecklinger (2003), dass die LPN die Suche und den Abruf von Merkmalsverknüpfungen einer vormaligen Episode widerspiegelt, und zwar unabhängig davon, ob dieser Abruf erfolgreich vonstattenging oder nicht. Demzufolge zeigen sich gleiche LPN-Effekte bei erfolgreicher und nicht erfolgreicher Quellendiskrimination (Cycowicz, Friedman & Snodgrass, 2001; Trott et al., 1999; Wilding, 1999) und große LPN-Amplituden in Abrufsituationen, in denen multiple Merkmale einer vormaligen Episode zur Verfügung stehen (Mecklinger et al., 2007).

Quelle: Aufgabe



Quelle: Position



fette und gepunktete Linie tauschen

— Alt – Quelle korrekt  
 - - - Alt – Quelle inkorrekt  
 \* Neu

Alt – Quelle korrekt minus Neu  
 (1200–1800 ms)

Abbildung 4:

Ergebnisse der Studie von Mecklinger et al. (2007). Die *late posterior negativity* (LPN) war stärker ausgeprägt, wenn in der Quellendiskriminationsaufgabe die in der Lernbedingung bearbeitete Aufgabe relevant war (Quelle: Aufgabe) und deutlich kleiner bei der Quellendiskrimination anhand des Präsentationsorts des Objekts (Quelle: Position).

Abbildung 4 zeigt die LPN in einer Bedingung, in der mehrere Merkmale einer Lernepisode für die Quellendiskrimination (*Welche Aufgabe wurde mit einem Reiz ausgeführt?*) zur Verfügung standen, und in einer zweiten Bedingung, in der nur wenige Merkmale für die Quellenentscheidung (*An welcher Bildschirmposition wurde der Reiz präsentiert?*) aktivierbar waren. Die LPN ist in ihrer topografischen Verteilung unabhängig von der Art der jeweiligen Kontext- oder Quelleninformation (z. B. die Farbe eines Reizes bzw. die Stimme, mit der ein Wort gesprochen wurde), was dafür spricht, dass sie weniger die Reaktivierung und Integration spezifischer perzeptueller Merkmale eines Reizes, sondern eher die Integration genereller kontextspezifizierender Information der Lernphase reflektiert (Friedman et al., 2005). Die bilateral posteriore topografische Verteilung der LPN lässt ferner darauf schließen, dass posterior-parietale Gehirnregionen, die bei der Aufmerksamkeitsausrichtung auf Merkmalsverknüpfungen in der

visuellen Domäne eine wichtige Rolle spielen (Wojciulik & Kanwisher, 1999), auch maßgeblich zur Reaktivierung integrierter Gedächtnisrepräsentationen (und damit zur Generierung der LPN) beitragen.

## 6 Neuronale Grundlagen des Wiedererkennens

Befunde aus verschiedenen neurowissenschaftlichen Disziplinen sprechen dafür, dass Vertrautheit und Rekollektion verschiedene neurale Substrate im medialen Temporallappen (MTL) aufweisen. Der MTL hat vielfältige und vielfach auch reziproke Verbindungen zum lateralen, medialen und orbitalen präfrontalen Kortex und anderen neokortikalen Arealen (Simons & Spiers, 2003). Ein MTL-System, bestehend aus Hippocampus, Teilen des Thalamus, den Mammilarkörpern und dem retrosplenialen Kortex, unterstützt das rekollektionsbasierten Erinnern von Items und deren raumzeitlichen Kontext, nicht aber das vertrautheitsbasierte Erinnern (Aggleton & Brown, 2006). Ein zweites MTL-System, das im Wesentlichen den perirhinalen Kortex (d. h. den anterioren Teil der parahippocampalen Region) umfasst, ist von zentraler Relevanz für das vertrautheitsbasierte Wiedererkennen einzelner oder unitarisierter Items (Aggleton & Brown, 2006; Diana, Yonelinas & Ranganath, 2007; Henke, 2010). Einigen Modellen zufolge ist der posteriore Gyrus parahippocampalis durch seine hohe Relevanz beim Repräsentieren und Abrufen räumlicher Kontextinformation eine weitere, rekollektionsrelevante MTL-Region (Eichenbaum, Yonelinas & Ranganath, 2007).

Neuropsychologische Fallstudien bestätigen in Form einer doppelten Dissoziation beeindruckend die neuroanatomische Trennung zwischen Vertrautheit und Rekollektion im MTL. Selektive Läsionen des Hippocampus führen zu beeinträchtigtem rekollektionsbasiertem Erinnern in Quellendiskriminationsaufgaben und assoziativen Gedächtnisaufgaben, haben aber nur vergleichsweise geringe Auswirkungen auf das vertrautheitsbasierte Wiedererkennen einzelner Items (Vargha Khadem et al., 1997; Mayes et al., 2004; Baddeley et al., 2001). Eine umgekehrte Dissoziation wurde bei der Patientin „NB“ berichtet, der bei einem epilepsiechirurgischen Eingriff selektiv große Teile des linken perirhinalen Kortex entfernt wurden. Sie zeigte in einer Reihe von Experimenten mit gängigen Operationalisierungen beider Teilprozesse deutliche Beeinträchtigungen des vertrautheitsbasierten Erinnerns bei weitgehend unbeeinträchtigter Rekollektion (Bowles et al., 2007). Dies spricht dafür, dass der perirhinale Kortex zwar Teil einer Projektionsbahn in den Hippocampus ist (bei NB intakt), aber gleichzeitig für das Erstellen vertrautheitsunterstützender Repräsentationen zuständig ist (bei NB lädiert).

Neuere Bildgebungsstudien bestätigen die neurale Dissoziation von Vertrautheit und Rekollektion im MTL. So berichtet eine Reihe von Studien selektive Akti-

vierungserhöhungen im Hippocampus bei rekolektionsbasiertem Erinnern (Eldridge et al., 2000; vgl. Diana et al., 2007, für einen Überblick). Dagegen zeigt sich keine Modulation des Hippocampus durch Vertrautheit, wenn diese durch die Entscheidungssicherheit beim Wiedererkennen operationalisiert wird (Yonelinas, Otten, Shaw & Rugg, 2005; Daselaar, Fleck & Cabeza, 2006). Im perirhinalen Kortex finden sich in einigen Studien lineare Aktivierungsabnahmen mit zunehmender Vertrautheit (Daselaar, Fleck & Cabeza, 2006; Daselaar, Fleck, Dobbins, Madden & Cabeza 2006; Henson et al., 2003, vgl. aber Yonelinas et al., 2005). Dies bestätigt Befunde aus tierexperimentellen Studien, wonach auf Einzelzellebene perirhinale Neurone für vertraute Reize verringerte Feuerraten zeigen (Fahy, Riches & Brown, 1993).

1-1  
bestätigt

Es ist denkbar, dass dem perirhinalen Kortex gerade aufgrund der Fähigkeit seiner Neurone, auf vertraute Reize mit Aktivierungsabnahmen zu reagieren und damit Neuheit/Vertrautheit zu kodieren, eine wichtige Funktion für das deklarative Gedächtnis im Allgemeinen und das rekolektionsbasierte Erinnern im Besonderen zukommt (Fernández & Tendolcar, 2006). So könnte ein geringer Aktivierungszustand perirhinaler Neurone (Vertrautheit) zu einem „Ausklinken“ der Rekolektion für vertraute Reize führen. Im umgekehrten Fall könnte ein hoher Aktivierungszustand des perirhinalen Kortex (Neuheit) den Hippocampus zur verstärkten Enkodierung neuer Reize veranlassen. Durch eine solche „Aufseher“-Funktion (*gatekeeper*, nach Fernández & Tendolcar, 2006) des perirhinalen Kortex wäre gewährleistet, dass für bereits vertraute Reize keine unnötigen Enkodieroperationen durchgeführt werden und neue (unvertraute) Reize wirksamer enkodiert und konsolidiert werden können.

Trotz der hohen Relevanz des MTL für das Erinnern im Allgemeinen und das Wiedererkennen im Besonderen zeigen neuere Bildgebungsbefunde, dass auch dem dorso- und ventrolateralen präfrontalen Kortex (PFC) und dem medialen und lateralen posterior-parietalen Kortex (PPC) wichtige gedächtnisrelevante Funktionen, insbesondere bei der strategischen Kontrolle und Steuerung der MTL-basierten Gedächtnisprozesse, zukommen. Beide Gehirnregionen sind für das „Auslesen“ gedächtnisrelevanter MTL-Aktivierung und die Verfügbarmachung dieser Information für aktuelle Handlungskontexte zuständig. Nach Moscovitch (1992) transformieren diese Kontrollprozesse das Erinnern letztendlich von einem einfachen, durch Hinweisreize getriebenen reflexiven Akt zum zielgerichteten und bewusst kontrollierten Verhalten.

Auf die Wichtigkeit präfrontaler Strukturen für das Erinnern verweisen zunächst Studien mit Patienten, die Läsionen in frontotemporalen Leitungsbahnen (dem Fasciculus unicus) aufweisen. Ein solcher Patient zeigte spezifische Beeinträchtigungen bei der freien Wiedergabe autobiografischer Ereignisse, war aber unbeeinträchtigt beim Erinnern einfacher Items und beim Erwerb neuen Wissens

(Levine et al., 1998). Dies zeigt, dass der PFC gerade bei aufwendigen Erinnerungssituationen, wie der freien Wiedergabe, eine wichtige Rolle bei der strategischen Abrufverarbeitung spielt. Seine Aufgaben umfassen dabei das Generieren neuer Abrufreize zur Gedächtnissuche und die Selektion relevanter und situationsadäquater Gedächtnisinhalte. Ferner finden sich unterschiedliche mediale und laterale PFC-Aktivierungen bei Vertrautheit und Rekollektion (Yonelinas et al., 2005) und Korrelationen zwischen lateraler PFC-Aktivierung und dem kognitiven Aufwand bei Erinnerungsversuchen (Schacter et al., 1996). Dies spricht dafür, dass dem PFC beim Erinnern eine Reihe wichtiger Funktionen zukommen, wie das Auslesen von Gedächtnisinformationen aus dem MTL, das Aktivhalten dieser Informationen zur weiteren Elaboration und Verifikation im Arbeitsgedächtnis und die Regulation konkurrierender Gedächtniseinträge um damit Erinnerungen schließlich für zielorientiertes Verhalten nutzbar zu machen.

Auch Teilbereiche des PPC sind an diesen Operationen beteiligt und damit für die strategische Abrufverarbeitung von großer Bedeutung. Der laterale PPC wird in Rekognitionsstudien durch die subjektiv wahrgenommene „Altheit“ von Ereignissen moduliert, d. h. er zeigt Aktivierungserhöhungen nicht nur für richtig klassifizierte, sondern auch fälschlicherweise als „alt“ klassifizierte Items (Wheeler & Buckner, 2004). Mediale PPC-Regionen, wie der Precuneus, sind dagegen, ähnlich wie der Hippocampus, empfänglich für den Abruferfolg, d. h., sie zeigen höhere Aktivierung für richtig klassifizierte alte gegenüber neuen Items (Wagner et al., 2005). Metaanalysen zeigen, dass superiore parietale Regionen (BA 7) Aktivierungserhöhungen bei Vertrautheit und geringer Antwortsicherheit aufweisen, und dass ventrale Anteile des PPC (BA 40 und BA 39) bei rekolektionsbasiertem Erinnern und bei hoher Antwortsicherheit stärkere Resonanz zeigen (Hutchinson, Uncapher & Wagner, 2009), auch wenn die räumliche Varianz dieser Befunde in den ventralen Arealen deutlich größer ist als in den superioren PPC-Arealen. Es wurde vorgeschlagen, dass die Kontrollfunktion des PPC während des Erinnerns im Wesentlichen darin besteht, durch Aufmerksamkeitsallokation die Zugänglichkeit und Salienz von Gedächtnisrepräsentationen zu regulieren und die so selektierten Gedächtnisinhalte den Handlungsselektionsoperationen des PFC zukommen zu lassen (Cabeza, Ciaramelli, Olson & Moscovitch, 2008; Mecklinger, 2010). Analog zur Rolle des PPC bei der Allokation der selektiven Aufmerksamkeit auf externe Informationsquellen (Corbetta & Shulman, 2002) ist dieser Auffassung zufolge der PPC für die Aufmerksamkeitsallokation auf interne (mnemonische) Informationsquellen zuständig (Cabeza et al., 2008).

Die Kontrolle des Gedächtnisabrufs und die Nutzbarmachung erinnelter Information für das zielgerichtete Verhalten sind demzufolge eine konzertierte Aktion frontaler und parietaler Assoziationsareale (vgl. Abb. 5).

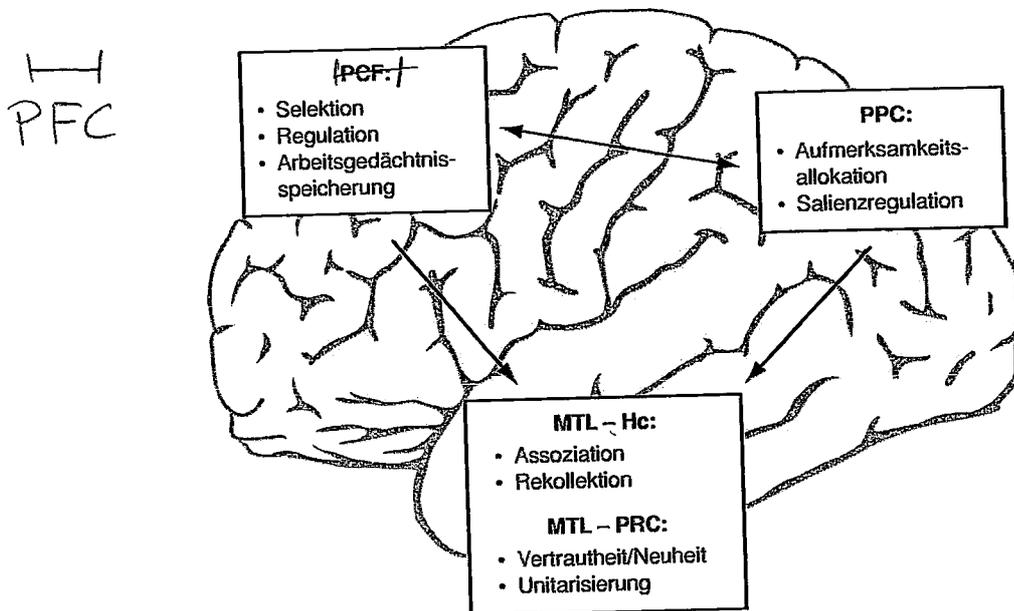


Abbildung 5:

Überblick über die bei der strategischen Abrufverarbeitung beteiligten Gehirnregionen und die von ihnen realisierten Funktionen. PFC: präfrontaler Kortex, PPC: posterior parietaler Kortex, MTL: mediobasaler Schläfenlappen, Hc: Hippocampus, PRC: perirhinaler Cortex.

Der mediale und laterale PPC ist beteiligt an der Allokation von Aufmerksamkeit auf relevante Gedächtnisinhalte und reguliert damit deren Zugänglichkeit und Verfügbarkeit für weitere Verarbeitungsprozesse. Die ventro- und dorsolateralen Anteile des PFC sind zentral involviert in die Handlungsselektion, d. h. die Regulation konkurrierender Gedächtnisrepräsentationen sowie die Auswahl aufgabenrelevanter und die Inhibition irrelevanter Gedächtnisinhalte. In Anlehnung an die zentrale handlungssteuernde Funktion des PFC bei externen Ereignissen (Miller & Cohen, 2001) könnte seine gedächtnissteuernde Funktion darin bestehen, unter wettstreitenden Gedächtnisinhalten diejenigen zu selektieren, die im jeweiligen Aufgabenkontext die höchste Relevanz besitzen.

### 7 Fazit und Ausblick

Dieses Kapitel zeigt, dass eine Reihe kognitiver Operationen zum erfolgreichen Erinnern beitragen kann. Beim Wiedererkennen spielen Vertrautheit und Rekollektion, die unterschiedliche neuronale Korrelate im MTL aufweisen, eine zentrale Rolle. Kognitive Kontrolloperationen, die unter dem Begriff „Abrufver-

arbeitung“ zusammengefasst werden, machen diese MTL-basierten Gedächtnisrepräsentationen für aktuelle Erinnerungsanforderungen zugänglich. Erst dadurch wird das Erinnern zu zielgerichtetem und bewusst kontrollierbarem Verhalten. Für das erfolgreiche Erinnern wiederum sind Abruforientierungen, also Operationen, die den Abruf ganz spezifischer Gedächtnisinhalte optimieren können, von großer Relevanz. Eine wichtige Fragestellung wäre, ob sich Abruforientierungen durch entsprechende Interventionsverfahren trainieren lassen und damit Gedächtnisbeeinträchtigungen, wie sie im mittleren und hohen Lebensalter auftreten, kompensiert oder abgemildert werden können.

Das Kapitel zeigt ferner, dass elektrophysiologische Indikatoren wichtige Einblicke in die neurokognitiven Mechanismen des Erinnerns liefern und dazu beitragen können Gedächtnismodelle zu validieren. Eine hieraus resultierende interessante Forschungsperspektive könnte darin bestehen, die EKP-Korrelate von Vertrautheit und Rekollektion für andere Bereiche der psychologischen Forschung nutzbar zu machen. So konnten wir in einer neueren EKP-Studie zeigen, dass anhand des frühen frontalen Alt/neu-Effekts, dem EKP-Korrelat von Vertrautheit, das Wahlverhalten bei der Beurteilung unbekannter Quantitäten (z. B. der Einwohnerzahl zweier Städte) vorhergesagt werden kann (Rosburg, Mecklinger & Frings, 2011). Dies bestätigt nicht nur die zentrale Annahme einschlägiger Modelle der Entscheidungsforschung (Gigerenzer & Goldstein, 2011; vgl. auch den Beitrag von „Neuronale Grundlagen komplexer Kognition“ von Leandra Bucher, Christoph Kaller, Josef Unterrainer, Benjamin Rahm und Markus Knauff in diesem Band). Es verweist auch auf die große Wichtigkeit des Reaktionsgedächtnisses für das menschliche Verhalten auch jenseits expliziter Gedächtnissituation. Diese vielversprechenden ersten Transfers der EKP-Korrelate des Wiedererkennens auf andere Bereiche psychologische Forschung lassen hoffen, dass in naher Zukunft weitere Anwendungsfelder der EKP-basierten Gedächtnisforschung erschlossen werden.

### Literatur

- Aggleton, J. P. & Brown, M. (1999). Episodic memory, amnesia, and the hippocampal-anterior thalamic axis. *Behavioural Brain Science*, 22, 425–489.
- Aggleton, J. P. & Brown, M. W. (2006). Interleaving brain systems for episodic and recognition memory. *Trends in Cognitive Science*, 10 (10), 455–463.
- Atkinson, R. C. & Juola, J. F. (1974). Search and decision processes in recognition memory. In D. H. Krantz, R. C. Atkinson, R. D. Luce & P. Suppes (Eds.), *Contemporary Developments in Mathematical Psychology: Vol. 1 Learning, Memory & Thinking*. San Francisco, CA: Freeman.
- Azimian-Faridani, N. & Wilding, E. L. (2006). The influence of criterion shifts on electrophysiological correlates of recognition memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18 (7), 1075–1086.

- Baddeley, A., Vargha-Khadem, F. & Mishkin, M. (2001). Preserved recognition in a case of developmental amnesia: implications for the acquisition of semantic memory? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13 (3), 357–369.
- Bader, R., Mecklinger, A., Hoppstädter, M. & Meyer, P. (2010). Recognition memory for one-trial-unitized word pairs: evidence from event-related potentials. *NeuroImage*, 50 (2), 772–781.
- Bowles, B., Crupi, C., Mirsattari, S. M., Pigott, S. E., Parrent, A. G., Pruessner, J. C. et al. (2007). Impaired familiarity with preserved recollection after anterior temporal-lobe resection that spares the hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (41), 16382–16387.
- Bridger, E. K., Herron, J. E., Elward, R. L. & Wilding, E. L. (2009). Neural correlates of individual differences in strategic retrieval processing. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 35 (5), 1175–1186.
- Bridger, E. K. & Mecklinger, A. (in Druck). Electrophysiologically dissociating pre-retrieval processes in a criterial recollection task. *Journal of Cognitive Neuroscience*. evtl. bereits erschienen?■
- Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R. & Moscovitch, M. (2008). The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nature Reviews Neuroscience*, 9 (8), 613–625.
- Corbetta, M. & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3 (3), 201–215.
- Curran, T. (2000). Brain potentials of recollection and familiarity. *Memory and Cognition*, 28, 923–938.
- Curran, T. (2003). Using ERPs to dissociate recollection from familiarity in picture recognition. *Cognitive Brain Research*, 15 (2), 191–205.
- Curran, T. (2004). Effects of attention and confidence on the hypothesized ERP correlates of recollection and familiarity. *Neuropsychologia*, 42 (8), 1088–1106.
- Cycowicz, Y. M., Friedman, D. & Snodgrass, J. G. (2001). Remembering the color of objects: An ERP investigation of source memory. *Cerebral Cortex*, 11 (4), 322–334.
- Daselaar, S. M., Fleck, M. S. & Cabeza, R. (2006). Triple Dissociation in the Medial Temporal Lobes: Recollection, Familiarity, and Novelty. *Journal of Neurophysiology*, 96, 1902–1911.
- Daselaar, S. M., Fleck, M. S., Dobbins, I. G., Madden, D. J. & Cabeza, R. (2006). Effects of healthy aging on hippocampal and rhinal memory functions: an event-related fMRI study. *Cerebral Cortex*, 16 (12), 1771–1782.
- Diana, R. A., Yonelinas, A. P. & Ranganath, C. (2007). Imaging recollection and familiarity in the medial temporal lobe: a three-component model. *Trends in Cognitive Science*, 11 (9), 379–386.
- Diana, R. A., Yonelinas, A. P. & Ranganath, C. (2008). The effects of unitization on familiarity-based source memory: testing a behavioral prediction derived from neuroimaging data. *Journal of Experimental Psychology, Learning Memory and Cognition*, 34 (4), 730–740.
- Donaldson, D. I. & Rugg, M. D. (1998). Recognition memory for new associations – electrophysiological evidence for the role of recollection. *Neuropsychologia*, 36 (5), 377–395.
- Donaldson, D. I. & Rugg, M. D. (1999). Event-related potential studies of associative recognition and recall: Electrophysiological evidence for context dependent retrieval processes. *Cognitive Brain Research*, 8, 1–16.

- Düzel, E., Yonelinas, A. P., Mangun, G. R., Heinze, H. J. & Tulving, E. (1997). Event-related brain potential correlates of two states of conscious awareness in memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94 (11), 5973–5978.
- Dzulkifli, M. A., Sharpe, H. L. & Wilding, E. L. (2004). Separating item-related electrophysiological indices of retrieval effort and retrieval orientation. *Brain and Cognition*, 55 (3), 433–443.
- Ecker, U. K., Zimmer, H. D. & Groh-Bordin, C. (2007a). Color and context: an ERP study on intrinsic and extrinsic feature binding in episodic memory. *Memory and Cognition*, 35 (6), 1483–1501.
- Ecker, U. K., Zimmer, H. D., Groh-Bordin, C. & Mecklinger, A. (2007b). Context effects on familiarity are familiarity effects of context – an electrophysiological study. *International Journal of Psychophysiology*, 64 (2), 146–156.
- Eichenbaum, H., Yonelinas, A. P. & Ranganath, C. (2007). The medial temporal lobe and recognition memory. *Annual Reviews in Neuroscience*, 30, 123–152.
- Eldridge, L. L., Knowlton, B. J., Furmanski, C. S., Bookheimer, S. Y. & Engel, S. A. (2000). Remembering episodes: a selective role for the hippocampus during retrieval. *Nature Neuroscience*, 3, 1149–1152.
- Elward, R. L. & Wilding, E. L. (2010). Working memory capacity is related to variations in the magnitude of an electrophysiological marker of recollection. *Brain Research*, 1342, 55–62.
- Fahy, F. L., Riches, I. P. & Brown, M. W. (1993). Neuronal signals of importance to the performance of visual recognition memory tasks: evidence from recordings of single neurones in the medial thalamus of primates. *Progress in Brain Research*, 95, 401–416.
- Fernández, G. & Tendolkar, I. (2006). The rhinal cortex: 'gatekeeper' of the declarative memory system. *Trends in Cognitive Sciences*, 10 (8), 358–362.
- Friedman, D., Cycowicz, Y. M. & Bersick, M. (2005). The late negative episodic memory effect: the effect of recapitulating study details at test. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 23 (2–3), 185–198.
- Friedman, D. & Johnson, R. (2000). Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: A selective review. *Microscopy Research and Technique*, 51, 6–28.
- Ghetti, S. & Angelini, L. (2008). The development of recollection and familiarity in childhood and adolescence: evidence from the dual-process signal detection model. *Child Development*, 79 (2), 339–358.
- Gigerenzer, G. & Goldstein, D. G. (2011). The recognition heuristic: A decade of research. *Judgment and Decision Making*, 6–1, 100–121.
- Groh-Bordin, C., Zimmer, H. D. & Ecker, U. K. (2006). Has the butcher on the bus dyed his hair? When color changes modulate ERP correlates of familiarity and recollection. *NeuroImage*, 32 (4), 1879–1890.
- Groh-Bordin, C., Zimmer, H. D. & Mecklinger, A. (2005). Feature binding in perceptual priming and in episodic object recognition: evidence from event-related brain potentials. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 24 (3), 556–567.
- Haist, F., Shimamura, A. P. & Squire, L. R. (1992). On the relationship between recall and recognition memory. *Journal of Experimental Psychology*, 18 (4), 691–702.

- Hayama, H. R., Johnson, J. D. & Rugg, M. D. (2008). The relationship between the right frontal old/new ERP effect and post-retrieval monitoring: Specific or non-specific? *Neuropsychologia*, *46* (5), 1211–1223.
- Henke, K. (2010). A model for memory systems based on processing modes rather than consciousness. *Nature Reviews Neuroscience*, *11* (7), 523–532.
- Henson, R. N., Cansino, S., Herron, J. E., Robb, W. G. & Rugg, M. D. (2003). A familiarity signal in human anterior medial temporal cortex? *Hippocampus*, *13* (2), 301–304.
- Herron, J. & Rugg, M. (2003). Retrieval Orientation and the Control of Recollection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15* (6), 843–854.
- Hornberger, M., Morcom, A. & Rugg, M. (2004). Neural Correlates of Retrieval Orientation: Effects of Study-Test Similarity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16* (7), 1196–1210.
- Hutchinson, J. B., Uncapher, M. R. & Wagner, A. D. (2009). Posterior parietal cortex and episodic retrieval: convergent and divergent effects of attention and memory. *Learning & Memory*, *16* (6), 343–356.
- Jacoby, L. L. & Dallas, M. (1981). On the relationship between autobiographical memory and perceptual learning. *Journal of Experimental Psychology*, *110* (3), 306–340.
- Jacoby, L. L. & Whitehouse, K. (1989). An illusion of memory: False recognition influenced by unconscious perception. *Journal of Experimental Psychology: General*, *118* (2), 126–135.
- Johansson, M. & Mecklinger, A. (2003). The late posterior negativity in ERP studies of episodic memory: action monitoring and retrieval of attribute conjunctions. *Biological Psychology*, *64* (1–2), 91–117.
- Johansson, M., Mecklinger, A. & Treese, A. (2004). Recognition memory for emotional and neutral faces: an event-related potential study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16* (10), 1840–53.
- Johnson, R., Kreiter, K., Zhu, J. & Russo, B. (1998). A spatio-temporal comparison of semantic and episodic cued recall and recognition using event-related brain potentials. *Cognitive Brain Research*, *7* (2), 119–136.
- Jäger, T., Mecklinger, A. & Kipp, K. H. (2006). Intra- and inter-item associations doubly dissociate the electrophysiological correlates of familiarity and recollection. *Neuron*, *52* (3), 535–545.
- Karis, D., Fabiani, M. & Donchin, E. (1984). „P300“ and memory: Individual differences in the von Restorff effect. *Cognitive Psychology*, *16*, 177–186.
- Levine, B., Black, S. E., Cabeza, R., Sinden, M., McIntosh, A. R., Toth, J. P. et al. (1998). Episodic memory and the self in a case of isolated retrograde amnesia. *Brain*, *121*, 1951–1973.
- Mandler, G. (1980). Recognizing: The judgment of previous occurrence. *Psychological Review*, *87*, 252–271.
- Mayes, A. R. (1988). *Human Organic Memory Disorders*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayes, A. R., Holdstock, J. S., Isaac, C. L., Montaldi, D., Grigor, J., Gummer, A. et al. (2004). Associative recognition in a patient with selective hippocampal lesions and relatively normal item recognition. *Hippocampus*, *14* (6), 763–784.
- Mayes, A. R., Montaldi, D. & Migo, E. (2007). Associative memory and the medial temporal lobes. *Trends in Cognitive Science*, *11* (3), 126–135.

- Mecklinger, A. (1998). On the modularity of recognition memory for object form and spatial location: a topographic ERP analysis. *Neuropsychologia*, *36* (5), 441–460.
- Mecklinger, A. (2010). The control of long-term memory: Brain systems and cognitive processes. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*, 1055–1065.
- Mecklinger, A., Brunneemann, N. & Kipp, K. (2011). Two processes for recognition memory in children of early school age: an event-related potential study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23* (2), 435–446.
- Mecklinger, A. & Jäger, T. (2009). Episodic memory storage and retrieval: Insights from electrophysiological measures. In F. Rösler, C. Ranganath, B. Röder & R. H. Kluwe (Eds.), *Neuroimaging of Human Memory* (pp. 357–381). Oxford: Oxford University Press.
- Mecklinger, A., Johansson, M., Parra, M. & Hanslmayr, S. (2007). Source-retrieval requirements influence late ERP and EEG memory effects. *Brain research*, *1172*, 110–123.
- Miller, E. K. & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Physiology*, *24*, 167–202.
- Morris, C., Bransford, J. & Franks, J. (1977). Levels of Processing versus transfer appropriate processing. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *16*, 519–533.
- Moscovitch, M. (1992). Memory and working-with-memory: A component process model based on modules and central systems. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*, 257–267.
- Nessler, D. & Mecklinger, A. (2003). ERP correlates of true and false recognition after different retention delays: stimulus- and response-related processes. *Psychophysiology*, *40* (1), 146–159.
- Nessler, D., Mecklinger, A. & Penney, T. B. (2001). Event related brain potentials and illusory memories: the effects of differential encoding. *Cognitive Brain Research*, *10*, 283–301.
- Nessler, D., Mecklinger, A. & Penney, T. B. (2005). Perceptual fluency, semantic familiarity and recognition-related familiarity: an electrophysiological exploration. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *22* (2), 265–288.
- Neville, H. J. (1986). Event-related brain potentials during initial encoding and recognition memory of congruous and incongruous words. *Journal of Memory and Language*, *25*, 75–92.
- Norman, K. A. & O'Reilly, R. C. (2003). Modeling hippocampal and neocortical contributions to recognition memory: A complementary learning systems approach. *Psychological Review*, *110*, 611–646.
- Ochsner, K. N. (2000). Are Affective Events Richly Recollected or Simply Familiar? The Experience and Process of Recognizing Feelings Past. *Journal of Experimental Psychology: General*, *129* (2), 242–261.
- Paller, K. A., Voss, J. L. & Boehm, S. G. (2007). Validating neural correlates of familiarity. *Trends in Cognitive Science*, *11* (6), 243–250.
- Ranganath, C. & Paller, K. A. (1999). Frontal brain potentials during recognition are modulated by requirements to retrieve perceptual detail. *Neuron*, *22* (3), 605–613.
- Rhodes, S. M. & Donaldson, D. I. (2008). Association and not semantic relationships elicit the N400 effect: electrophysiological evidence from an explicit language comprehension task. *Psychophysiology*, *45* (1), 50–59.

■Rosburg, Mecklinger & Frings (2011) bitte Quelle ergänzen (vgl. Abschnitt 7)■

- Rosburg, T., Mecklinger, A. & Johansson, M. (2011) Electrophysiological correlates of retrieval orientation in reality monitoring. *NeuroImage*, 54, 3076–3084
- Rugg, M. D., Allan, K. & Birch, C. S. (2000). Electrophysiological evidence for the modulation of retrieval orientation by depth of study processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12 (4), 664–678.
- Rugg, M. D. & Coles, M. G. (1995). *Electrophysiology of Mind: Event-related Brain Potentials and Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Rugg, M. D. & Curran, T. (2007). Event-related potentials and recognition memory. *Trends in Cognitive Science*, 11 (6), 251–257.
- Rugg, M. D., Mark, R. E., Walla, P., Schloerscheidt, A. M., Birch, C. S., Allan, K. et al. (1998). Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature*, 392, 595–598.
- Rugg, M. D. & Wilding, E. (2000). Retrieval processing and episodic memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 4 (3), 108–115.
- Ryan, J. D., Althoff, R. R., Whitlow, S. & Cohen, N. J. (2000). Amnesia Is a Deficit in Relational Memory. *Psychological Science*, 11, 454–461.
- Sanquist, T. F., Rohrbaugh J. W., Syndulko, K. & Lindsley, D. B. (1980). Electro cortical Signs of Levels of Processing: Perceptual Analysis and Recognition Memory. *Psychophysiology*, 17, 568–576.
- Schacter, D. L., Alpert, N. M., Savaget, C. R., Rauch, S. L. & Albert, M. S. (1996) Conscious recollection and the human hippocampal formation: Evidence from positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93, 321–325.
- Schloerscheidt, A. M. & Rugg, M. D. (2004). The impact of change in stimulus format on the electrophysiological indices of recognition. *Neuropsychologia*, 42 (4), 451–466.
- Senkfor, A. J. & Van Petten, C. (1998). Who said what? An event-related potential investigation of source and item memory. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 24 (4), 1005–1025.
- Simons, J. & Spiers, H. (2003). Prefrontal and medial temporal lobe interactions in long-term memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 4, 637–648.
- Smith, M. E. (1993). Neurophysiological Manifestations of Recollective Experience during Recognition Memory Judgments. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5 (1), 1–13.
- Stenberg, G. (2006). Conceptual and perceptual factors in the picture superiority effect. *European Journal of Cognitive Psychology*, 18 (6), 813–847. **bitte prüfen: diese Quelle wird im Text nicht genannt, dafür wird in Abschnitt 5 auf Stenberg et al. (2006) verwiesen. Bitte Quellenangabe vereinheitlichen!**
- Stenberg, G., Hellman, J., Johansson, M. & Rosén, I. (2009). Familiarity or conceptual priming: event-related potentials in name recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21 (3), 447–460.
- Trott, C. T., Friedman, D., Ritter, W., Fabiani, M. & Snodgrass, J. G. (1999) Episodic priming and memory for temporal source: Event-related potentials reveal age-related differences in prefrontal functioning. *Psychology and Aging*, 14, 390–413
- Tsivilis, D., Otten, L. J. & Rugg, M. D. (2001). Context effects on the neural correlates of recognition memory: An electrophysiological study. *Neuron*, 31, 497–505.

- Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology*, 26, 1–12.
- Ullsperger, M., Mecklinger, A. & Müller, U. (2000). An electrophysiological test of directed forgetting: the role of retrieval inhibition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12 (6), 924–940.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D. G., Watkins, K., Connelly, A., Van Paesschen, W., Mishkin, M. et al. (1997). Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science*, 277, 376–380.
- Vilberg, K. L., Moosavi, R. F. & Rugg, M. D. (2006). The relationship between electrophysiological correlates of recollection and amount of information retrieved. *Brain Research*, 1122 (1), 161–170.
- Voss, J. L. & Paller, K. A. (2008). Brain substrates of implicit and explicit memory: the importance of concurrently acquired neural signals of both memory types. *Neuropsychologia*, 46 (13), 3021–3029.
- Voss, J. L., Schendan, H. E. & Paller, K. A. (2010). Finding meaning in novel geometric shapes influences electrophysiological correlates of repetition and dissociates perceptual and conceptual priming. *NeuroImage*, 49 (3), 2879–2889.
- Wagner, A. D., Shannon, B. J., Kahn, I. & Buckner, R. L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Sciences*, 9 (9), 445–453.
- Werkle-Bergner, M., Mecklinger, A., Kray, J., Meyer, P. & Düzel, E. (2005). The control of memory retrieval: insights from event-related potentials. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 24 (3), 599–614.
- Wheeler, M. E. & Buckner, R. L. (2004). Functional-anatomic correlates of remembering and knowing. *NeuroImage*, 21 (4), 1337–1349.
- Whittlesea, B. W. & Williams, L. D. (2001). The Discrepancy-Attribution Hypothesis: I. The Heuristic Basis of Feelings of Familiarity. *Journal of Experimental Psychology*, 27 (1), 3–13.
- Wiegand, I., Bader, R. & Mecklinger, A. (2010). Multiple ways to the prior occurrence of an event: An electrophysiological dissociation of experimental and conceptually driven familiarity in recognition memory. *Brain Research*, 1360, 106–118.
- Wilding, E. L. (1999). Separating retrieval strategies from retrieval success: an event-related potential study of source memory. *Neuropsychologia*, 37 (4), 441–454.
- Wilding, E. L. & Rugg, M. D. (1996). An event-related potential study of recognition memory with and without retrieval source. *Brain*, 119, 889–905.
- Wojciulik, E. & Kanwisher, N. (1999). The generality of parietal involvement in visual attention. *Neuron*, 23, 747–764.
- Woodruff, C. C., Hayama, H. R. & Rugg, M. D. (2006). Electrophysiological dissociation of the neural correlates of recollection and familiarity. *Brain Research*, 1100 (1), 125–135.
- Yonelinas, A. P. (1999). The contribution of recollection and familiarity to recognition and source-memory judgments: a formal dual-process model and an analysis of receiver operating characteristics. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 25, 1415–1434.
- Yonelinas, A. P. (2002). The nature of recollection and familiarity: A review of 30 years of research. *Journal of Memory and Language*, 46, 441–517.
- Yonelinas, A. P. & Jacoby, L. L. (1995). The relation between Remembering and Knowing as Bases for Recognition: Effects of Size Congruency. *Journal of Memory and Language*, 34, 622–643.

Yonelinas, A. P., Otten, L. J., Shaw, K. N. & Rugg, M. D. (2005). Separating the brain regions involved in recollection and familiarity in recognition memory. *Journal of Neuroscience*, 25 (11), 3002–3008.

Yonelinas, A. P. & Parks, C. M. (2007). Receiver operating characteristics (ROCs) in recognition memory: a review. *Psychological Bulletin*, 133 (5), 800–832.

■Yonelinas et al. (1999) bitte Quelle ergänzen (vgl. Abschnitt 3)■