



Frank Rösler

Gedächtnisspuren im Gehirn

(Akademievorlesung am 26. November 1998)

In: Berichte und Abhandlungen / Berlin-Brandenburgische Akademie der Wissenschaften
(vormals Preußische Akademie der Wissenschaften) ; 7.1999, S. 93-123

Persistent Identifier: [urn:nbn:de:kobv:b4-opus4-31950](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:kobv:b4-opus4-31950)

Die vorliegende Datei wird Ihnen von der Berlin-Brandenburgischen Akademie der Wissenschaften unter einer Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International (cc by-nc-sa 4.0) Licence zur Verfügung gestellt.



Frank Rösler

Gedächtnisspuren im Gehirn^{*}

(Akademievorlesung am 26. November 1998)

Zusammenfassung

An drei Beispielen wird erläutert, wie in Experimenten der Kognitiven Psychophysiologie Änderungen der elektrischen Hirnaktivität untersucht werden, die systematisch mit der Speicherung, der Reaktivierung und der Transformation von Gedächtnisrepräsentationen einhergehen. So zeigen zum Beispiel langsame negative Potentiale an, welche kortikalen Areale aktiv sind, wenn auf episodisch markierte Inhalte zugegriffen wird. Mit Hilfe eines phasischen negativen Potentials (dem N400 Effekt) läßt sich nachweisen, wie eng Repräsentationen im Gedächtnis miteinander assoziativ verknüpft sind. Mit langsamen negativen Potentialen wiederum kann belegt werden, daß die Einspeicherung von Inhalten des Arbeitsgedächtnisses an modalitätsspezifische „Buffer“ gekoppelt ist, während die Transformation solcher Arbeitsspeicherinhalte in modalitätsunspezifischen kortikalen Zellverbänden stattfindet. Diese Befunde werden zusammen mit anderen Befunden aus der Literatur in bezug auf eine integrierende Theorie des Gedächtnisses diskutiert.

Das Gedächtnis, die Fähigkeit, Erlebtes über kurze oder längere Zeit speichern und zu einem späteren Zeitpunkt wieder abrufen zu können, ist zweifellos eine der fundamentalsten Eigenschaften unseres Seins. Diese Tatsache erschließt sich sehr schnell, wenn man ein wenig Introspektion betreibt. Wir können nahezu beliebig mit unseren Erinnerungen spielen und ganz problemlos weit zurückliegende Erlebnisse oder vor langer Zeit erworbene Wissensbestände wieder wachrufen: Wir finden

* Anmerkung: Die in diesem Beitrag referierten Befunde wurden im Rahmen von DFG geförderten Projekten (Az Ro 529) erarbeitet. Ich danke Jasmin Bajric, Hubertus Haan, Martin Heil, Erwin Hennighausen, Kerstin Jost, Bettina Rolke, Judith Streb, Michael Niedegen, Jascha Rüsseler und Brigitte Röder für die erfolgreiche Zusammenarbeit bei diesen Forschungsarbeiten.

ohne Schwierigkeiten den Weg in der Stadt, in der wir als Kind gelebt und zwischenzeitlich nie wieder gewesen sind, wir erkennen sofort unter Tausenden von Gesichtern das eines uns sehr vertrauten Menschen wieder, und wir erinnern uns an Fakten unseres Schulunterrichts genauso wie an den letzten Artikel in einem wissenschaftlichen Journal, den wir erst vor wenigen Tagen gelesen haben. Und bei all dem scheint die Kapazität unseres Gedächtnisses unbegrenzt zu sein. Zwar geht es in der Kindheit und Jugend leichter, etwas zu lernen, aber auch mit 50 oder 60 Jahren prägt man sich noch Namen, Gesichter, Fakten, Wege, Bilder ein. Und wenn man noch genauer hinschaut, erkennt man, daß das, was uns per Introspektion als Gedächtnisphänomen auffällt und unserem Bewußtsein zugänglich ist, nur die „Spitze des Eisberges“ ist. Gedächtnis ist wesentlich fundamentaler. Wir würden kein Objekt erkennen, kein Wort verstehen, keinen Satz sprechen, kein Fahrzeug lenken, unsere Mitmenschen in ihrer Mimik nicht verstehen können, wenn wir nicht in all diesen Fällen Gedächtnisrepräsentationen zur Verfügung hätten. Nur weil wir schon etwas wissen, können wir Neues aufnehmen und verstehen, können wir wiederum neue Informationen generieren. Gedächtnis ist das zentrale Phänomen, durch das alle anderen psychischen Prozesse überhaupt erst möglich werden. Lehrbuchdarstellungen, in denen das Gedächtnis als eine von anderen psychischen Funktionen abgetrennte Entität dargestellt wird, werden dem Phänomen nicht gerecht. Gedächtnis umschließt alle Funktionen, und möglicherweise ist Informationsverarbeitung des Nervensystems nichts anderes als ein Abgleich, eine Resonanz wahrgenommener und gespeicherter Informationen (Braitenberg & Schüz 1991).

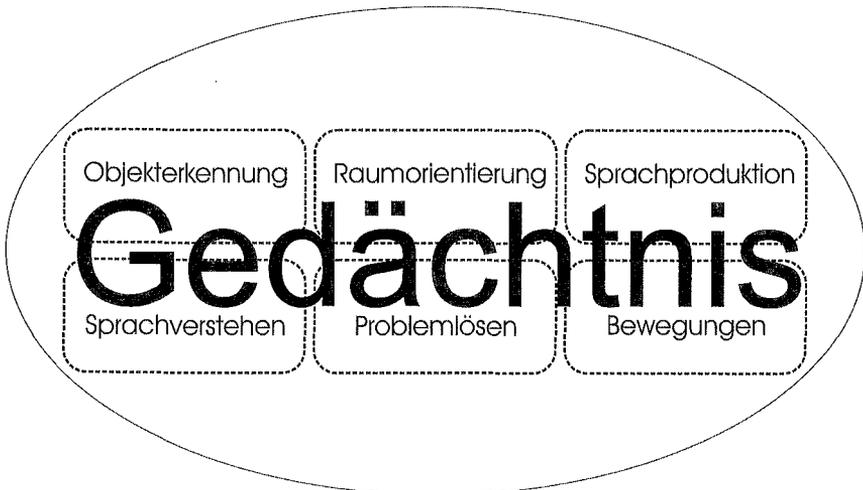


Abb. 1

Kognitive Prozesse sind immer auch Leistungen des Gedächtnisses.

Aber wo sitzt das Gedächtnis? Wo sitzt das Engramm – das Abbild dessen, was wir irgendwann einmal erlebt, gelesen, gehört oder gefühlt haben? Karl Lashley (1890–1958) war einer der ersten, der mit neurowissenschaftlichen Methoden systematisch dieser Frage nachging. Er testete Ratten in Diskriminationslernaufgaben und setzte dann systematisch Läsionen in der Hirnrinde, zum Teil Abtragungen, zum Teil Schnitte, wodurch die Verbindungswege zwischen verschiedenen kortikalen Arealen unterbrochen wurden. Fazit seiner langjährigen Bemühungen, die er unter anderem in seinem Werk „In search of the engram“ (Lashley 1950) zusammengefaßt hat, lautete: „This series of experiments has yielded a good bit of information about what and where the memory trace is not. ... The engram is represented throughout the region. ... The so called associative areas are not the storehouses for specific memories.“ (S. 479). Das Erstaunliche war also, daß die massiven Läsionen des Neokortex, insbesondere in den für sensorische Verarbeitungen unspezifischen Projektionsarealen, nicht zu einem völligen Verlust einmal gelernter Sachverhalte führten. Die Tiere waren zwar in ihren Leistungen beeinträchtigt, und zwar umso mehr, je größer die Läsion, aber sie verloren dadurch nicht vollständig die Erinnerung. Lashleys Ergebnisse unterstützten somit die Skeptiker hinsichtlich der Lokalisierbarkeit von psychischen Funktionen, und seine Position stand im Gegensatz zu der von Neurologen wie Paul Broca und Carl Wernicke, die bereits im 19. Jahrhundert bei eng umgrenzten Läsionen sehr spezifische Defizite von Sprachfunktionen beobachtet hatten (Broca 1861; Wernicke 1974).

Nahezu zeitgleich mit der Zusammenfassung Lashleys über Nicht-Lokalisierbarkeit von Engrammen erschien eine Publikation, die eigentlich genau das Gegenteil behauptete. Es war die Beschreibung eines Patienten H.M., bei dem man eine vollständige Temporallappenläsion auf beiden Seiten des Gehirns durchgeführt hatte. Sinn und Zweck der Operation des Neurochirurgen Scoville war es, den Patienten von quälenden epileptischen Anfällen zu befreien. Es handelte sich um eine vollständige, bilaterale Temporallappenläsion, das heißt eine Resektion von Temporalappenpol, Gyrus piriformus, Uncus, Nucleus amygdala, Gyrus parahippocampalis und Hippocampus (Scoville & Milner 1957; vgl. Abb. 2).

Mit Hilfe systematischer neuropsychologischer Tests fand man, daß dieser Patient H.M. an einer totalen anterograden Amnesie für deklarative und episodische Gedächtnisinhalte litt. Das heißt, der Patient konnte sich nichts Neues mehr dauerhaft einprägen, er lebte vom Zeitpunkt der Operation an nur noch im „Hier und jetzt“. Allerdings war sein Altgedächtnis nach wie vor intakt, das heißt, er erinnerte sich noch weitgehend an alles, was er vor der Operation erlebt hatte. Und er beherrschte auch noch die Sprache und andere Fertigkeiten. Auch sein sogenanntes Arbeitsgedächtnis, das man zum Beispiel zum Zwischenspeichern von Rechenergebnissen benötigt, war nicht beeinträchtigt.

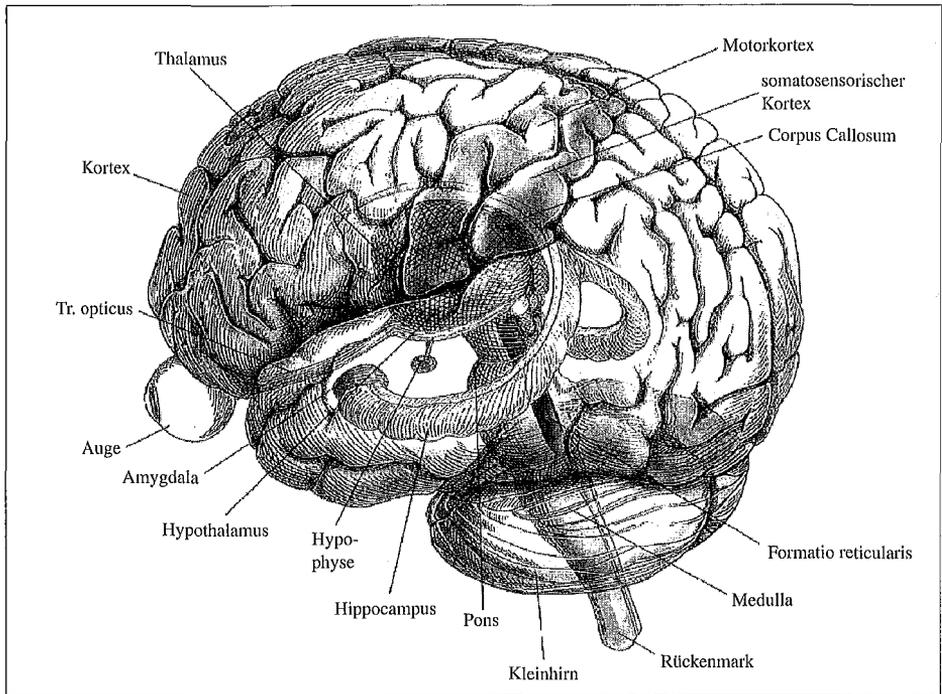


Abb. 2

Anatomie des menschlichen Gehirns. Aufsicht von hinten links, halbtransparente Darstellung, bei der die für die Gedächtnisbildung wichtigen Strukturen im Temporallappen (Nucl. amygdala und Hippocampus) sichtbar sind.

Aus den Befunden zum Patienten „H.M.“ und danach untersuchten Patienten mit ähnlichen Läsionen ist zu folgern, daß es Lashley zum Trotz anscheinend doch abgrenzbare Bereiche des ZNS gibt, die für Gedächtnisfunktionen essentiell sind. Allerdings gilt ganz im Sinne von Lashley, daß diese Strukturen offensichtlich nicht das Engramm enthalten. Denn würde der Temporallappen, insbesondere der Hippocampus, langfristig angelegte Gedächtnisspuren enthalten, dann müßten solche Patienten mit Läsionen im Temporallappenbereich wie H.M. völlig gedächtnislos sein. Sie dürften nicht mehr über alte Erinnerungen verfügen und sie dürften auch nicht mehr in der Lage sein, zum Beispiel Sprache zu verstehen oder zu sprechen. Die Frage, wo unser Gehirn Gedächtnisspuren bildet und dauerhaft ablegt, ist also weder durch Lashleys noch durch die Beobachtungen an Patienten mit Temporallappenläsionen zu beantworten.

Wie ist das Puzzle zu lösen? Wo sitzen die Gedächtnisspuren, wenn sie einerseits nach einer Entfernung der Struktur, die für das Einprägen so wichtig ist, immer noch verfügbar sind, und wenn andererseits auch massive Läsionen des Neokortex nicht zu einem sehr spezifischen Ausfall von Gedächtnisinhalten führen?

Ich möchte in diesem Beitrag einige Befunde aus den kognitiven Neurowissenschaften berichten, die belegen, daß das Engramm sehr wahrscheinlich doch in der Großhirnrinde abgelegt und reaktiviert wird. Sie belegen zumindest, daß Areale des Neokortex ganz substantiell daran beteiligt sind, wenn längerfristig gespeicherte Informationen reaktiviert werden, bzw. wenn Informationen kurzfristig im Arbeitsgedächtnis gehalten und gegebenenfalls modifiziert werden sollen. Ich werde dazu Ergebnisse aus meiner eigenen Arbeitsgruppe berichten, bei denen wir mit Hilfe des Elektroenzephalogramms (EEG) die elektrische Aktivität des Gehirns in kontrollierten experimentalpsychologischen Bedingungen gemessen haben. Eine ausführliche Darstellung dieses Forschungsbereiches findet man in Rösler & Heil (1997).

Die Erfassung hirnelektrischer Aktivität

Wenn man Elektroden auf dem Kopf von Probanden (im weiteren Pbn) anbringt (siehe Abb. 3), kann man bei hinreichender Verstärkung sehr schwache, im Mikro-(= 10^{-6})Volt-Bereich liegende Spannungsänderungen erfassen. Wenn man dann noch geeignete Signalextraktionsverfahren einsetzt (Lutzenberger, Elbert, Rockstroh & Birbaumer 1985; Weitkunat 1991), lassen sich sogenannte ereigniskorrelierte Signale erfassen. Dies sind Spannungsänderungen, die kritischen Ereignissen entweder folgen – wie hier einem akustischen Reiz – oder auch kritischen Ereignissen, zum Beispiel einer Bewegung, einer Artikulation, vorausgehen.

Man nennt die erkennbaren Amplitudenauslenkungen, die in die positive oder die negative Richtung gehen, Komponenten. Diese Komponenten sind durch ihre Polarität (positiv, negativ), ihre Latenz in bezug auf das auslösende Ereignis und durch ihre Topographie auf dem Schädel, also durch die Position des Maximums, charakterisiert. Einzelne Komponenten dieser sogenannten ERPs (von engl.: event-related potentials) hängen systematisch mit Informationsverarbeitungsprozessen zusammen. Man kann also durch experimentelle Manipulationen bestimmte Verarbeitungsprozesse auslösen – zum Beispiel Gedächtnisabruf – und dann mit Hilfe der ERPs nachschauen, wann und wo auf der Schädeloberfläche ausgeprägte Aktivitätsänderungen auftreten.

Diese Aktivitätsänderungen, die als Komponenten des ERPs erkennbar werden, gehen auf synchronisierte Potentialänderungen vorwiegend kortikaler Zellverbände zurück (Birbaumer, Elbert, Canavan & Rockstroh 1990; Mitzdorf 1991; Nunez

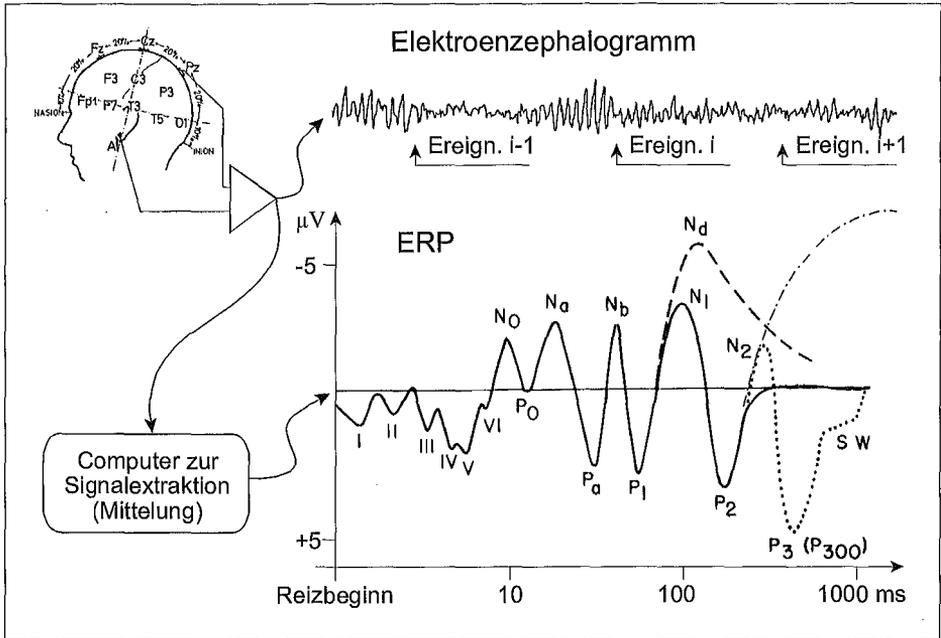


Abb. 3

Prinzip der Aufzeichnung der hirnelektrischen Aktivität von der Schädeloberfläche. Durch Signalextraktionsverfahren (Mittelung und Filterung) können aus der kontinuierlich registrierbaren Aktivität sogenannte ereigniskorrelierte Potentiale herausgelöst werden (ERP, von engl.: event-related potential). Die ERPs folgen zeitlich exakt eingrenzbar Ereignissen oder gehen solchen voraus. In den ERPs lassen sich Komponenten (positive und negative Spannungsauslenkungen) erkennen, deren Latenz und Amplitude mit Informationsverarbeitungsprozessen kovariieren.

1981). Man kann auch Zuordnungen zwischen der Richtung der Aktivitätsänderung im ERP (positiv vs. negativ) und den zellulären Prozessen angeben. Danach gilt, insbesondere für langsame *negative Potentiale* (mit einer Dauer von einigen hundert Millisekunden), daß sie mit einer *relativen Aktiviertheit* der unter der Ableitestelle liegenden Zellverbände kovariieren, während langsame *positive Potentiale* mit dem Zustand *relativer Deaktiviertheit* einhergehen. Das heißt, aus der Polarität der Potentialänderungen lassen sich Aussagen über den Zustand der kortikalen Zellverbände ableiten (relative Aktiviertheit, relative Deaktiviertheit), und aus der Latenz und der Topographie kann erschlossen werden, wo zu einem bestimmten Zeitpunkt eine maximale Aktivierung kortikaler Zellverbände vorliegt. An der Amplitude kann man darüber hinaus erkennen, wie stark die momentane

Aktivierung ist. Die Messung des EEG erlaubt es also, ohne Eingriff von außen die Hirnaktivität zu beobachten, während Pbn in kontrollierten experimentalpsychologischen Situationen bestimmte Aufgaben lösen müssen. Der Vorteil gegenüber anderen bildgebenden Verfahren, zum Beispiel die Positronen-Emissions-Tomographie (PET) oder funktionelle Magnet-Resonanz-Tomographie (fMRT), wird sofort erkennbar, wenn man sich verdeutlicht, was man mit der einen bzw. der anderen Methode mißt. Mit den bildgebenden Verfahren PET und fMRT mißt man die reaktive Änderung der Durchblutung einzelner Hirnareale, wenn in diesen Arealen Nervenzellen aktiv sind und aufgrund dessen verstärkt mit Sauerstoff versorgt werden müssen. Dieses Signal hat eine Latenz von mindestens 1 bis 2 Sekunden. Mit dem EEG bzw. dem durch Signalextraktionsverfahren daraus abgeleiteten ERP erfaßt man unmittelbar, ohne zeitliche Verzögerung, Änderungen der Nervenzellaktivität. Die zeitliche Auflösung des EEG liegt also in genau der Größenordnung, in der psychische Prozesse stattfinden – während weniger hundert Millisekunden nach einem auslösenden Signal. Hinzu kommt, daß das EEG ohne großen Aufwand, kostengünstig, ohne Beeinträchtigung der Person und ohne gesundheitliche Risiken beliebig oft und lange aufgezeichnet werden kann. Man ist also in der Gestaltung der Versuchsanordnung kaum eingeschränkt. Es sei allerdings auch nicht verschwiegen, daß mit der elektroenzephalographischen Methode primär nur Aktivitätsänderungen nahe an der Schädeloberfläche erfaßt werden können¹, während die anderen bildgebenden Verfahren eine dreidimensionale Erfassung der Hirnaktivität ermöglichen. Jede Methode hat also ihre besonderen Vor- und Nachteile.

Abruf episodischer Gedächtnisinhalte

Wie kann man in kontrollierten Situationen Gedächtnisabruf untersuchen? Man könnte Fragen nach erlebten Ereignissen stellen („Wo waren Sie letzte Woche am Freitag?“ oder „War Hans letzte Woche auf der Party von Peter?“) und gleichzeitig das EEG registrieren. Die Geschichte ist aber nicht ganz so einfach. Die Beantwortung einer auch noch so einfachen Frage impliziert immer auch eine ganze Reihe von Prozessen, die nicht unbedingt etwas mit Gedächtnissuche, mit der Reaktivierung von Repräsentationen zu tun haben müssen. Zunächst müssen wir eine Frage verstehen, das heißt, es sind Wahrnehmungsprozesse erforderlich,

¹ Dies gilt zumindest für Signale, die eine vergleichsweise große Amplitude haben und dadurch bereits aufgrund weniger Replikationen reliabel gemessen werden können. Unter geeigneten Bedingungen lassen sich auch Aktivitätsänderungen tiefer liegender Strukturen erfassen, z. B. sogenannte Hirnstamm-Potentiale, die die Weiterleitung auditiver Signale in der Hörbahn anzeigen.

dann müssen wir sicherlich im Gedächtnis kramen, aber vielleicht hilft das gar nicht weiter. Vielleicht müssen wir eher überlegen, „... also der Peter und der Hans, die verstehen sich seit einiger Zeit nicht mehr so gut, ergo: Der wird nicht auf der Party gewesen sein.“ Schließlich müssen wir über die verfügbaren Antwortalternativen entscheiden, eine Reaktion vorbereiten und zu guter Letzt antworten. Das macht die Sache undurchsichtig: Eigentlich wollen wir nur den Gedächtnisabruf untersuchen, nicht auch noch alle anderen, an der Beantwortung der Frage beteiligten Prozesse. Und um das zu erreichen, sind einige experimentalpsychologische Kunstgriffe erforderlich.

In einer Serie von Experimenten haben wir in meiner Arbeitsgruppe Situationen geschaffen, in denen ganz zwingend Reaktivierungsprozesse im Gedächtnis angestoßen werden und in denen diese Prozesse auch über eine längere Zeit, zum Beispiel einige Sekunden, als homogener funktionaler Zustand andauern (Heil 1994; Heil, Rösler & Hennighausen 1996; Rösler, Heil & Glowalla 1993; Rösler, Heil & Hennighausen 1995a, b).

Das Prinzip der Versuchsanordnung läßt sich anschaulich anhand von Abb. 4 erläutern. Die Versuchsperson (im weiteren Vp) lernte zunächst Assoziationen zwischen Bildern und Positionen in einem Gittermuster. Insgesamt gab es 54 Bilder, die alle konkrete Objekte darstellten. Ein Teil dieser Bilder war mit genau einer Gitterposition assoziiert, ein anderer Teil mit genau zwei Positionen und ein dritter Teil mit genau drei Positionen. Die Pbn erlernten die jeweiligen Assoziationen so lange, bis sie in einem Antizipationstest (ein Bild wurde dargeboten, die zugehörigen Positionen waren per Mausclick anzuzeigen) nicht mehr als 4 % Fehler machten. Danach (meistens am nächsten Tag) erfolgte ein Gedächtnistest, bei dem jeweils zwei Bilder nebeneinander dargeboten wurden. Die Vp mußte nun entscheiden, ob diese beiden Bilder über eine gemeinsame Gitterposition (einen gemeinsamen Mediator) miteinander assoziiert waren oder nicht. Um diese Entscheidung treffen zu können, mußte die Vp in jedem Falle die zwischen den Bildern und den Gitterpositionen gelernten Assoziationen aktivieren, das heißt, sowohl bei positiven Testpaaren (Antwort: es gibt einen gemeinsamen Mediator) als auch bei negativen Testpaaren (Antwort: es gibt keinen gemeinsamen Mediator) mußten episodisch markierte Repräsentationen im räumlichen Gedächtnis reaktiviert werden. Bei dem gewählten Material benötigten die Pbn für die Entscheidungen im Mittel zwischen 4 und 8 s, wobei die Entscheidungen für negative Proben generell mehr Zeit in Anspruch nahmen als für positive Proben. Außerdem steigt die Entscheidungszeit monoton mit der Anzahl der Assoziationen an, die von einer Probe ausgehen (mit dem Fächerungsgrad) (vgl. Abb. 5).

Diese Versuchsanordnung wurde ganz analog auch mit anderen Materialien realisiert. In einer weiteren Bedingung erlernten die Pbn Assoziationen zwischen Bildreizen und Farben. Als Bildreize wurden dieselben Objektdarstellungen verwendet

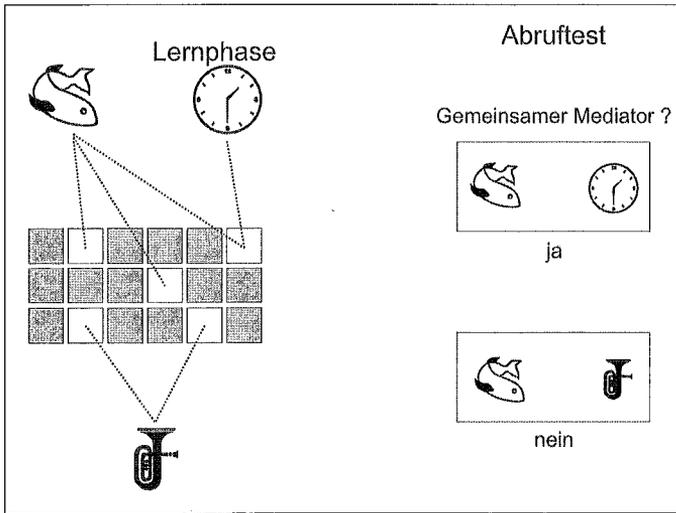


Abb. 4

Gedächtnisexperiment zur kontrollierten Reaktivierung von Gedächtnisrepräsentationen. Die Probanden erlernen Assoziationen zwischen Bildern und Raumpositionen. In einem Abrufftest müssen sie entscheiden, ob die gezeigten Bilder über eine Raumposition (einen Mediator) miteinander assoziiert sind oder nicht. Die Aufgabe kann nur und nur dann gelöst werden, wenn die Assoziationen von den Raumpositionen auch tatsächlich reaktiviert werden (nach Heil, Rösler & Hennighausen 1994; Rösler, Heil & Hennighausen 1995a).

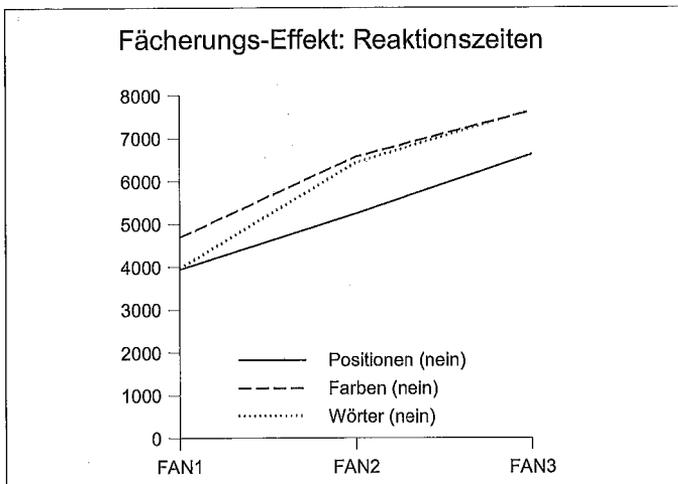


Abb. 5

Entscheidungszeiten im Abrufftest der in Abb. 4 gezeigten Versuchsanordnung für verschiedene Mediatoren (nach Rösler, Heil & Hennighausen 1995a).

wie in der Positionsbedingung. Als Mediatoren fungierten 18 verschiedene Farbtöne. Schließlich, in wiederum einer anderen Bedingung, erlernten die Pbn Assoziationen zwischen verbalen Objektbezeichnungen und Nomen, die mit diesen Objektbezeichnungen nicht semantisch assoziiert waren. Diese Nomen fungierten als Mediatoren. Die Assoziationsstruktur war in allen drei Bedingungen völlig analog gestaltet, das heißt, es gab immer Items mit den Fächerungsgraden 1, 2 und 3. Ebenso wurde immer ein Gedächtnistest mit Itempaaren durchgeführt, so daß die Pbn die Mediatoren reaktivieren mußten. In den drei Bedingungen waren die Abrufzeiten nahezu identisch, sie waren umso länger, je mehr Assoziationen überprüft werden mußten (vgl. auch Heil, Rösler & Hennighausen 1994).

Die hirnelektrischen Potentiale wurden in der Abrufsituation von 18 Elektrodenpositionen mit DC-Verstärkern registriert. In allen drei Bedingungen zeigten sich sehr langsame negative Potentiale in der Phase, in der die Pbn die episodischen Informationen reaktivieren mußten, also zwischen Darbietungsbeginn der Probenreize und Abgabe der Reaktion. Diese langsamen Negativierungen hatten je nach Material eine andere Topographie, das Maximum der Negativierung lag bei verbalen Assoziationen über dem linken frontalen, bei räumlichen Assoziationen über dem parietalen und bei Farbassoziationen über dem okzipitalen Kortex (siehe Abb. 6). Aufgrund der übereinstimmenden Reaktionszeiten ist zu vermuten, daß für den Abruf bei allen drei Materialien immer die gleichen Prozeßeigenschaften gelten. Offenbar werden unabhängig vom Material die episodischen Repräsentationen jeweils sequentiell durchsucht. Die langsamen Hirnrindenpotentiale zeigen dagegen an, daß diese Reaktivierungsprozesse in distinkten, materialspezifischen kortikalen Strukturen ablaufen. Dabei handelt es sich um kortikale Bereiche, die auch aufgrund anderer Befunde, zum Beispiel Läsionsstudien an Patienten und tierexperimentellen Untersuchungen, ebenfalls mit den jeweiligen Materialien in Verbindung gebracht wurden. Dies belegt zum einen die Validität der topographischen Information, die aus langsamen Potentialen abgeleitet werden kann. Zum anderen macht die unterschiedliche Topographie aber auch deutlich, daß an der Reaktivierung von episodischen Gedächtnisinhalten ganz entscheidend kortikale Strukturen beteiligt sind. Die Befunde passen sehr gut zu einem Modell von Damasio (1989b), wonach anzunehmen ist, daß Repräsentationen in genau jenen kortikalen Regionen gespeichert und reaktiviert werden, in denen diese Repräsentationen auch ursprünglich durch Wahrnehmungsinhalte erzeugt worden waren (siehe unten).

In Folgeuntersuchungen konnten wir zeigen (Heil 1994; Heil, Rösler & Hennighausen 1996; Rösler, Heil & Hennighausen 1995b; vgl. auch Rösler, Heil & Glowalla 1993), daß die modalitätsspezifischen Negativierungen auch systematisch mit dem Ausmaß der Suchprozesse im Gedächtnis kovariieren: Mit zunehmendem Fächerungsgrad der von zwei Proben ausgehenden Assoziationen wächst die

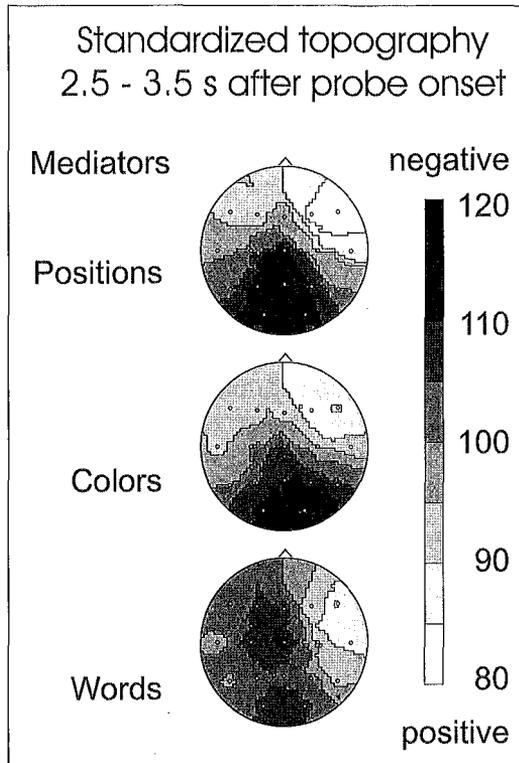


Abb. 6

Topographie der mittleren hirnelektrischen Aktivität während der Reaktivierung von Repräsentationen unterschiedlicher Art in der in Abb. 4 skizzierten Versuchsanordnung. Man erkennt, daß das Maximum der Negativierung (= schwarz) je nach Material an unterschiedlichen Orten auftritt: bei verbalem Material über dem linken anterioren, bei räumlichem Material über dem parietalen und bei Farben über dem okzipitalen Kortex. Ein zum Gesamtdurchschnitt der Potentialverteilung über dem Schädel relativ negatives Potential bedeutet, daß die betreffenden kortikalen Areale stärker aktiviert sind als die übrigen (nach Rösler, Heil & Hennighausen 1995a).

Amplitude der langsamen Negativierung, die von den Proben ausgelöst wird (vgl. Abb. 7). Diese Amplitudenvariation war jeweils nur an den Elektrodenpositionen besonders ausgeprägt, an denen ohnehin das Maximum der Negativierung auftrat, also über links-frontalen Positionen (F3) bei verbalen und über parietalen Positionen (Pz) bei räumlichen Assoziationen. Die monotone Beziehung zwischen Amplitude und Anzahl relevanter Assoziationen scheint zudem spezifisch für die Reaktivierung episodischer Repräsentationen zu sein, denn eine systematische

Variation der Fächerung bereits vor dem Experiment existierender semantischer Assoziationen bewirkte in der gleichen Versuchsanordnung keine Amplitudenvariation (vgl. Heil 1994; Rösler, Heil & Hennighausen 1995b). Schließlich gelang es mit der beschriebenen Versuchsanordnung auch, die These Damasio zu belegen, daß beim Erlernen von Assoziationen dieselben materialspezifischen Module aktiviert werden wie bei deren Reaktivierung (Heil, Rösler & Hennighausen 1996). Insgesamt zeigen diese Studien zum assoziativen Lernen und zum kontrollierten Abruf von episodischen Repräsentationen, daß sich in hirnelektrischen Potentialen spezifische Korrelate des Speicherns und des Abrufs manifestieren. Die aus dem EEG abgeleiteten Daten stützen die These, daß material- und modalitätsspezifische Speichersysteme existieren. Zugleich machen die Reaktionszeiten und die Amplitudenvariationen aber auch deutlich, daß für den Abruf aus diesen Systemen jeweils die gleichen Prozeßgesetzmäßigkeiten zu gelten scheinen.

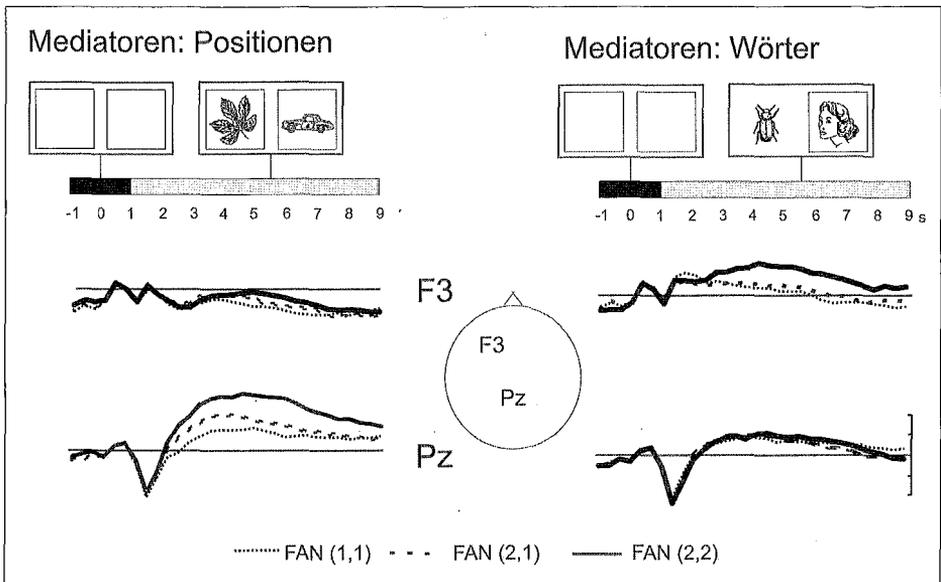


Abb. 7

Auswirkung der Schwierigkeit des Zugriffs auf Repräsentationen auf die Amplitude der langsamen negativen Potentiale. Mit zunehmender Fächerung der Assoziationen (vgl. Abb. 4) steigt die Reaktionszeit (Abb. 5). Gleichzeitig wird die Amplitude größer, und zwar je nach Material an genau jenen Orten, an denen für das betreffende Material ohnehin die maximale Negativierung (= Aktivierung) beobachtet wird, also bei verbalem Material über dem linken-anterioren Kortex (Elektrode Fz) und bei Raumpositionen über dem parietalen Kortex (Elektrode Pz) (nach Heil, Rösler & Hennighausen 1997).

Reaktivierung von Faktenwissen

In der eben beschriebenen Versuchsanordnung mußten die Pbn entscheiden, ob bestimmte Reize miteinander verknüpft sind oder nicht. Die Verknüpfung war in einem bestimmten raum-zeitlichen Kontext – in der experimentellen Situation – gelernt worden. Die Art der Abrufsituation ist etwa vergleichbar mit der Erinnerung an die Tatsache, daß man zwei bekannte Personen letzte Woche an einem bestimmten Ort getroffen hat (siehe oben „War Peter auf der Party von Hans ...?“). Man nennt so etwas eine episodische Gedächtnisspur. Das Entscheidende ist die raum-zeitliche Verknüpfung von Ereignissen in bezug auf das eigene Erleben. Eine andere Form der Erinnerung bezieht sich auf Fakten, die uns losgelöst von der raum-zeitlichen Markierung verfügbar sind. Wir wissen „Napoleon war Kaiser von Frankreich“ oder „Nigeria liegt in Afrika“, aber wir wissen nicht, wann und wo wir diese Fakten gelernt haben. Man spricht hier von „semantischem“ Gedächtnis oder von Faktenwissen, wobei der Begriff „semantisch“ nicht nur auf im engeren Sinn verbale Inhalte bezogen wird, sondern, weiter gefaßt, auch auf Bedeutungsinhalte allgemein (z. B. auf arithmetische Fakten wie „ $3 \times 4 = 12$ “ oder auf handlungsrelevante Fakten wie „wenn man auf die Bremse tritt, kommt das Auto zum Stillstand“).

Kann man mit dem EEG auch beobachten, was im Gehirn passiert, wenn Pbn solche Fakten reaktivieren müssen? Auch hier wäre es ungünstig, wenn man ganz direkt Fragen nach der Art des Spiels „Trivial Pursuit“ stellen würde. Man müßte dann mit sehr großen interindividuellen Unterschieden rechnen, und das würde die Interpretierbarkeit der Befunde sehr erschweren. Aber, wie einleitend erwähnt, findet Gedächtnisabruf ja auch in eigentlich allen Situationen statt, in denen wir Wörter, Sätze oder Rechenaufgaben verstehen. Durch eine geeignete Manipulation kann man solche Reaktivierungsprozesse von semantischen Wissensbeständen akzentuieren. Ein in dieser Hinsicht sehr interessanter Effekt wurde erstmals von Kutas & Hillyard (1980) beschrieben. Sie fanden, daß Wörter, die nicht optimal in einen zuvor aufgebauten semantischen Kontext passen, im EEG eine ausgeprägte Negativierung über dem zentralen bis parietalen Kortex auslösen, die etwa 200 ms nach der Darbietung des Wortes beginnt, bei etwa 400 ms ihren Gipfel erreicht und bis zu 800 ms andauern kann (siehe Abb. 8). Diese Negativierung wird als N400-Komponente oder N400-Effekt bezeichnet, wobei die Charakterisierung mit dem Begriff N400-Effekt zutreffender ist, da es sich nicht um eine eigenständige Komponente handelt, sondern um einen Amplitudenunterschied, der erkennbar wird, wenn man die Bedingungen mit dem kontextkonformen und dem kontextinkonformen Wort vergleicht, bzw. wenn man das Differenzpotential beider Bedingungen berechnet.

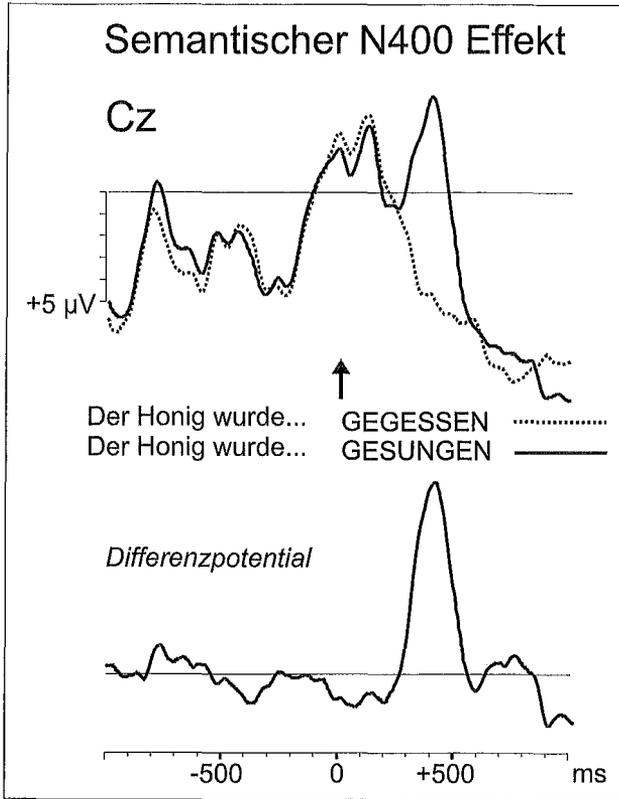


Abb. 8

Hirnelektrische Antworten auf Sätze, die entweder semantisch kongruent oder semantisch inkongruent enden. Oben: Originalpotentiale. Zum Zeitpunkt Null erscheint nach dem Satzfragment das semantisch passende bzw. nicht passende Partizip. Unten: Differenzpotential, das entsteht, wenn man die oberen beiden Kurven Punkt für Punkt voneinander subtrahiert. Deutlich sichtbar wird dann der sogenannte N400-Effekt (aus Niedeggen, Rösler & Jost 1999)

Zunächst liegt es nahe anzunehmen, daß es sich hier nicht um einen sprachspezifischen Effekt handelt, sondern um eine Veränderung, die allgemeiner, mit der Unerwartetheit des auslösenden Reizes zusammenhängt. Aber bereits Kutas & Hillyard (1980) konnten dieses Argument entkräften, denn eine unerwartete Änderung eines rein physikalischen Merkmals (z. B. Schriftgröße) löst keinen N400-Effekt, sondern einen ausgeprägten P300-Komplex aus, also eine Veränderung im EEG, wie sie auch bei anderen, seltenen, physikalischen Reizabweichungen, die handlungsrelevant sind, beobachtet wurde (Johnson 1986; Rösler 1982).

Ein N400-Effekt tritt besonders deutlich beim Lesen von Wörtern auf, die nicht in einen vom vorangegangenen Satz etablierten semantischen Kontext passen. Dabei hat die Darbietungsmodalität (akustisch, visuell) und die Art der Sprache (Englisch, Deutsch, Wortsprache, Gestensprache) keine Bedeutung; der Effekt kann in allen Bedingungen gleichermaßen beobachtet werden (Holcomb 1985; Neville 1985; Van Petten, Kutas, Kluender, Mitchiner & McIsaak 1991). Entscheidend für die Auslösung ist ein durch sprachliche Restriktionen vorgegebener Kontext und eine wahrgenommene Information, die aufgrund semantischer Restriktionen nicht optimal in diesen Kontext paßt. Auch bereits der durch einzelne

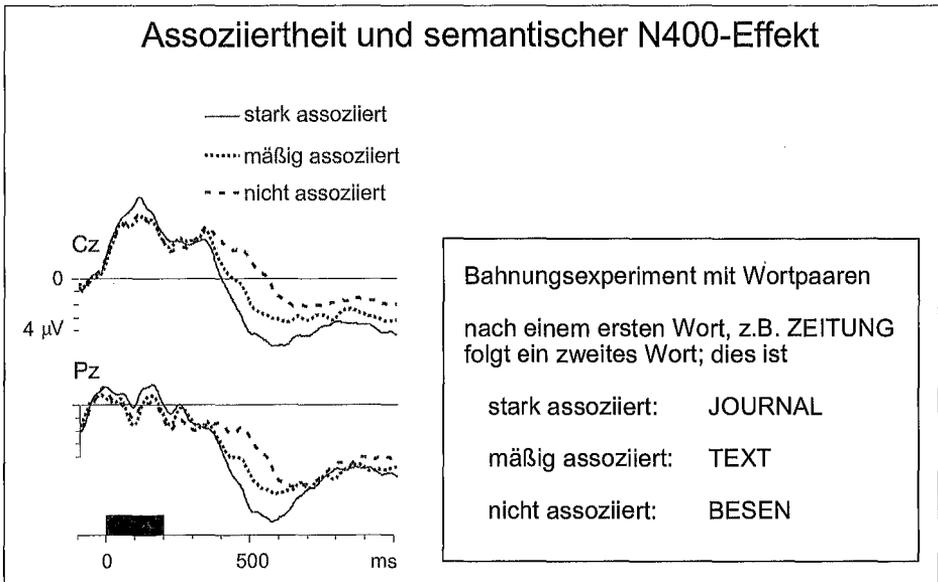


Abb. 9

Hirnelektrische Antworten in einem Experiment, in dem zwei Wörter kurz nacheinander dargeboten werden. Die Pbn müssen entscheiden, ob es sich bei dem zweiten Wort um ein Wort der deutschen Sprache handelt oder nicht. Das zweite Wort kann mit dem ersten eng, mäßig oder gar nicht assoziiert sein, oder es kann sich um ein sogenanntes Pseudowort handeln (z. B. BEKSEN). Man erkennt, daß bei geringer werdender Assoziiertheit der Wörter die Amplitude auf das zweite Wort um 400 ms stärker negativ wird. Der N400-Effekt wird also größer, die Amplitude ist eine Funktion der Assoziiertheit. Die hirnelektrischen Antworten auf die ebenfalls in einer solchen sogenannten lexikalischen Entscheidungsaufgabe dargebotenen Pseudowörter sind hier nicht mit abgebildet. Man beachte, daß der Effekt der Assoziiertheit im hirnelektrischen Signal erkennbar ist, obwohl die Pbn eine Entscheidung über die Wortklasse zu treffen hatten, den Grad der Assoziiertheit also nicht beachten mußten.

Wörter einer Wortliste vorgegebene Kontext oder der in einem Bahnungsparadigma durch das erste Wort eines Wortpaares vorgegebene Kontext reicht aus, um unter bestimmten Bedingungen einen N400-Effekt auszulösen. In diesen Untersuchungen hat sich gezeigt, daß Wörter, die semantisch nicht „gebahnt“ worden sind, denen also nicht ein semantisch verwandtes Wort vorausging, einen deutlichen N400-Effekt auslösen (z. B. Bentin, McCarthy & Wood 1985; Münte, Künkel & Heinze 1989).

Diese und andere Befunde zeigen, daß sich im N400-Effekt die Organisation des semantischen Lexikons widerspiegelt. Die Amplitude ist sensitiv für alle Arten semantischer Assoziationen – kategoriale Relationen wirken sich ebenso aus wie aufgrund des häufigen Sprachgebrauchs etablierte assoziative Verbindungen. Die Amplitude des N400-Effektes erweist sich dabei als umgekehrt proportional zur Stärke der assoziativen Verknüpfung – je größer die Amplitude, umso entfernter sind die den Effekt auslösenden Konzepte zum vorangegangenen Kontext (Satz oder Wort). Man kann das Phänomen des N400-Effektes als Ausdruck zusätzlicher Suchprozesse im semantischen Gedächtnis deuten.

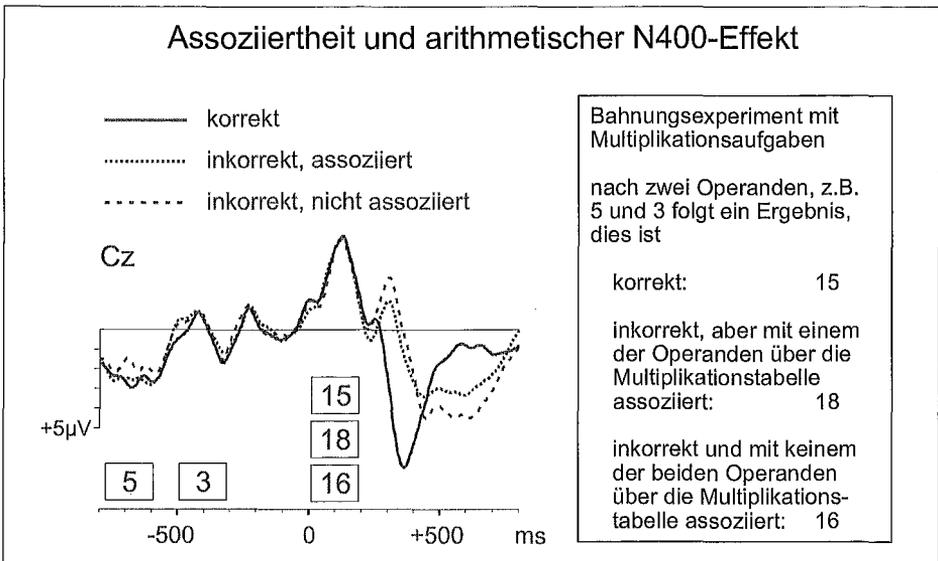


Abb. 10

Hirnelektrische Antworten in einem Experiment, in dem die Richtigkeit von Multiplikationsergebnissen geprüft werden sollte. Es wurden nur Aufgaben des „kleinen Einmal-eins“ gestellt, bei denen man also nicht rechnen, sondern nur die passende Gedächtnisrepräsentation aktivieren muß. Auch in dieser Aufgabe tritt bei unpassenden Ergebnissen ein N400-Effekt auf, dessen Amplitude ebenfalls vom Grad der Assoziertheit zwischen Operanden und Ergebnis abhängt.

Wir haben nachgeschaut, ob es etwas Vergleichbares für arithmetische Fakten gibt (Niedeggen, Rösler & Jost 1999). Den Pbn wurde eine Gleichung dargeboten und anschließend das passende oder ein nicht passendes Ergebnis. Auch hier kann man die Assoziiertheit zwischen richtigem und falschem Ergebnis manipulieren. Nehmen wir an, die Pbn sehen die Operanden 3×5 , und sie sehen dann als Ergebnis entweder 15, 16 oder 18. Die Zahl 16 ist weder mit der 5 noch mit der 3 über eine Multiplikationsoperation verknüpft. Anders ist das bei der Zahl 18. Die Zahl 3 bahnt auch die Zahl 18, aufgrund des Eintrags 3×6 in der Multiplikationstabelle. Die hirnelektrischen Potentiale verhalten sich ebenso wie bei dem verbalen Material. Nur die nicht passenden Ergebnisse lösen eine relative Negativierung aus, und wiederum ist die Amplitude für die überhaupt nicht passende, nicht assoziierte Lösung größer als für eine assoziierte Lösung (Niedeggen & Rösler 1999).

Vergleicht man nun die Topographie beider Effekte, so erkennt man zunächst in der aufsteigenden Flanke und im Maximum des Effektes eine sehr starke Übereinstimmung. Im weiteren Verlauf, in der abfallenden Flanke, ist dagegen ein topographischer Unterschied erkennbar. Bei Wortmaterial liegt das Maximum über der rechten Hemisphäre, bei Rechenaufgaben über dem linken posterioren Kortex. Dies könnte darauf verweisen, daß im eigentlichen Sinne „semantische“ (= sprachbezogene) und arithmetische Wissensbestände zumindest partiell in unterschiedlichen Kortexarealen repräsentiert sind bzw. reaktiviert werden (Niedeggen, Rösler & Jost 1999).

Beanspruchung des Arbeitsgedächtnisses

In den eben beschriebenen Untersuchungen ging es um die Reaktivierung von längerfristig gespeicherten Informationen. Die episodischen Verknüpfungen in den Fächerungsexperimenten waren so intensiv überlernt worden, daß sich die Pbn auch noch am nächsten oder übernächsten Tag daran erinnern konnten. Die Fakten, die aktiviert werden, wenn ein N400-Effekt ausgelöst wird, sind fest und überdauernd in unserem Gedächtnis etabliert. Es handelt sich um Inhalte des sogenannten Langzeitgedächtnisses. Unser System verfügt aber auch über eine andere Gedächtnisart. Wir können uns kurzfristig, für einige Minuten etwas merken (z. B. die Telefonnummer, die wir gerade im Telefonbuch nachgeschlagen haben, oder den Wegabschnitt zwischen unserem momentanen Aufenthaltsort und unserem Ziel, den wir einer Straßenkarte entnommen haben). Diese Gedächtnisinhalte sind für einige Zeit präsent, aber häufig schon nach einigen Minuten wieder verloren. Man spricht hier von Inhalten des Kurzzeit- oder Arbeitsgedächtnisses (Baddeley 1992). Der Begriff Arbeitsgedächtnis ist treffender, denn er verdeutlicht, daß wir Informationen nicht nur kurzfristig behalten können, sondern auch, daß wir mit diesen

Informationen in der Regel arbeiten. Wir transformieren zum Beispiel kurzfristig behaltene Informationen durch Regelanwendung (Die Aufgabe 17 x 24 wird vermutlich nur von wenigen Personen in Form eines Gedächtnisabrufs gelöst werden; wahrscheinlicher ist die Lösung durch Anwendung von Rechenregeln, wobei Wissensbestände aus dem Langzeitgedächtnis abgerufen und Zwischenergebnisse im Arbeitsgedächtnis kurzfristig festgehalten werden müssen). Ebenso können wir räumliche Informationen, zum Beispiel die Wegstrecke aus der Straßenkarte, transformieren, etwa wenn die Karte in der üblichen Form ausgelegt ist – Norden = oben –, wir aber nach Süden gehen müssen. Manche Menschen müssen dazu die Karte drehen, andere können die erforderliche Transformation in ihrem Arbeitsgedächtnis leisten.

Psychologen haben sich Aufgaben ausgedacht, mit denen man solche räumlichen Transformationsprozesse im Arbeitsgedächtnis systematisch untersuchen kann. Bekannt geworden sind die Aufgaben unter der Überschrift „mentale Rotation“. Die Pbn sehen zum Beispiel zwei gegeneinander verdrehte Buchstaben und sie müssen entscheiden, ob sich die beiden allein durch eine Drehung in der Ebene ineinander überführen lassen, bzw. ob zusätzlich eine Spiegelung an der Hauptachse erforderlich ist. Die Reaktionszeit in dieser Aufgabe wächst monoton mit der Größe des Winkelunterschieds zwischen den beiden Orientierungen, und man hat daraus abgeleitet, daß Pbn offensichtlich in ihrem Gehirn die reale physikalische Rotation des einen Objektes in Relation zum anderen mental, in ihrer Vorstellung, nachvollziehen (Kosslyn 1994).

Wir haben eine ähnliche Versuchsanordnung gestaltet, die aber den Vorteil hat, daß die Phase des Transformationsprozesses von der Phase des Wahrnehmungsprozesses zeitlich abgetrennt ist (siehe Abb. 11). Die Pbn sehen zunächst ein Objekt (in der Abb. 11 den Stern) und sie haben die Aufgabe, sich dieses Objekt kurzfristig einzuprägen. Insgesamt gab es sechs verschiedene Sterne, die sich in der Lage der jeweils drei geschwärzten Dreiecke unterschieden. Nach einigen Sekunden wurde ein akustischer Instruktionsreiz dargeboten, ein hoher, mittlerer oder tiefer Ton, während gleichzeitig die Vorlage auf dem Bildschirm verschwand. Die Höhe des Tons instruierte die Pbn, ob und wie weit sie das in ihrem Arbeitsspeicher gehaltene Bild in der Ebene drehen sollten: gar nicht = 0° , um 60° oder um 120° . Nach einigen weiteren Sekunden erschien dann ein Vergleichsreiz und die Pbn sollten so schnell wie möglich entscheiden, ob dieser Vergleichsreiz mit dem in der Vorstellung gehaltenen bzw. rotierten Bild übereinstimmte oder nicht (Rösler, Heil, Bajric, Pauls & Hennighausen 1995). Nach einigen Übungsdurchgängen können die Pbn das recht gut und man kann dann feststellen, daß die Zeit, die die Pbn benötigen, um die Rotation zu bewältigen, ebenfalls mit der Größe des Drehungswinkels monoton ansteigt (siehe Abb. 12).

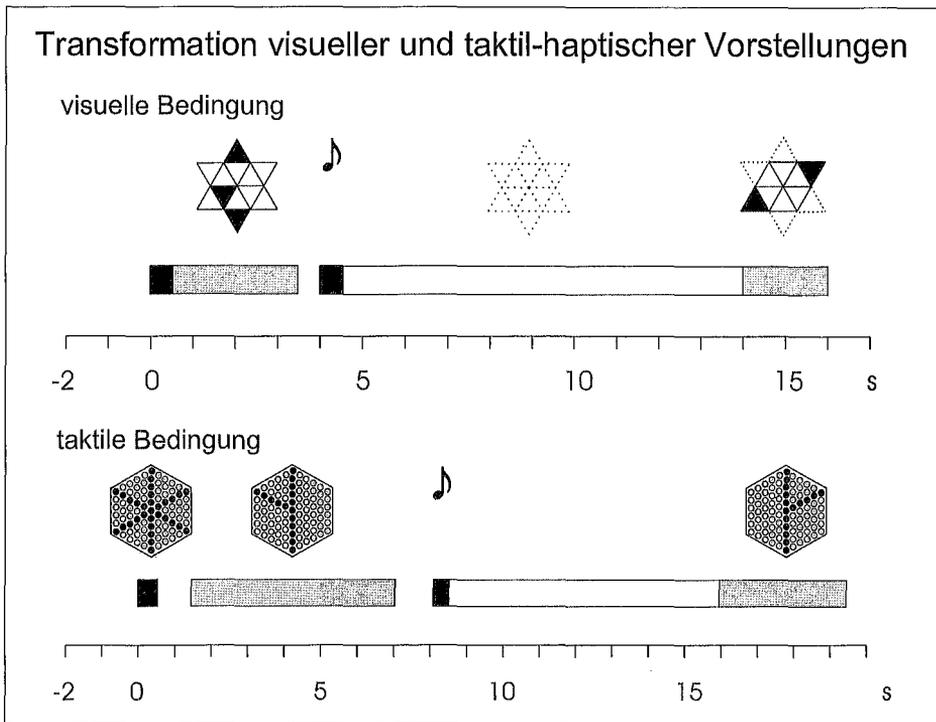


Abb. 11

Versuchsanordnungen zur Beanspruchung des Arbeitsgedächtnisses. Die Pbn mußten sich entweder ein visuell oder ein taktil angebotenes Symbol einprägen. Danach wurde ein akustischer Hinweisreiz dargeboten, der den Pbn instruierte, das visuelle oder taktil-haptisch Vorstellungs„bild“ mental zu transformieren, und zwar so, daß es entweder um 60 oder 120 Grad im Uhrzeigersinn gedreht erschien. Am Ende mußte die Vp unter Zeitdruck entscheiden, ob das mental transformierte Vorstellungs„bild“ mit einem wiederum entweder visuell oder taktil angebotenen Display übereinstimmte oder nicht (nach Röder, Rösler & Hennighausen 1997; Rösler, Heil, Bajric, Pauls & Hennighausen 1995).

Ganz analog kann man diese Versuchsanordnung auch für die taktile Modalität gestalten. Die Pbn sitzen mit verbundenen Augen vor einem taktilen Display, das sie mit dem Zeigefinger abtasten können. Auf diesem Display erscheint für einige Sekunden ein Punktmuster. Die Pbn prägen sich dieses Punktmuster in Form eines taktil-haptischen „Vorstellungsbildes“ ein. Danach folgt dann wieder ein Ton, der instruiert, die Repräsentation gar nicht oder um 60° bzw. 120° in der Ebene zu drehen. Abschließend muß wieder entschieden werden, ob die mental transformierte Repräsentation mit einem Vergleichsreiz übereinstimmt oder nicht. Wie

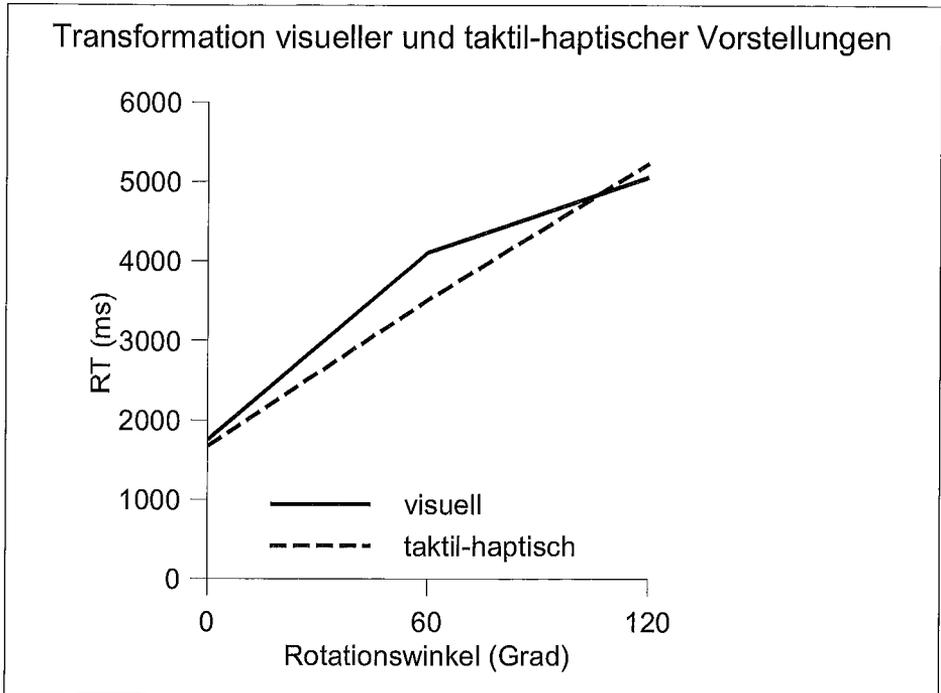


Abb. 12

Transformationszeiten in den in Abb. 11 skizzierten Versuchsanordnungen. Man erkennt, daß die Transformationszeit eine monotone Funktion des Transformationsaufwandes ist (Daten aus Röder, Rösler & Hennighausen 1997; Rösler, Heil, Bajric, Pauls & Hennighausen 1995).

man Abb. 12 entnehmen kann, steigt auch hier die Rotationszeit mit dem geforderten Drehungswinkel monoton an. Man sieht auch, daß es zwischen den beiden Aufgaben keine Leistungsunterschiede gibt. Die Aufgaben sind also hinsichtlich ihrer Schwierigkeit äquivalent.

In beiden Aufgaben kann man wieder langsame negative Potentiale im ereigniskorrelierten Potential beobachten. Diese Potentiale entwickeln sich unmittelbar nach der Darbietung des Inspektionsreizes, bleiben dann die ganze Zeit während der Transformation erhalten, und sie verschwinden erst wieder, nachdem der Vergleich mit dem Testreiz abgeschlossen ist. Bemerkenswert ist, daß sich die Topographie dieser Negativierung während der Aufgabe ändert. In der visuellen Bedingung sieht man während des Einspeicherns des Bildes und während des Haltens des Vorstellungsbildes im Arbeitsgedächtnis (i. e. in der Null-Grad Bedingung) eine langanhaltende Negativierung, die ihr Maximum über dem okzipitalen Kortex

hat, also über den Gebieten, die für die Verarbeitung visueller Informationen zuständig sind. In der taktilen Bedingung sieht man in der gleichen Phase eine maximale Negativierung über dem somatosensorischen Projektionszentrum kontralateral zur tastenden Hand (Die Projektionen der Tastrezeptoren verlaufen gekreuzt zur kontralateralen Seite des Gehirns: die rechte Hand projiziert in die linke Hirnhemisphäre). Es liegt also eine modalitätsspezifische Topographie vor (vgl. Abb. 13). Erstaunlich ist, was in der Transformationsphase passiert, wenn also die im Arbeitsspeicher gehaltene, visuelle bzw. haptische Repräsentation in ihrer Lage verändert werden muß. Um den Nettoeffekt zu erfassen, haben wir die Amplitudendifferenz zwischen der 120° und der 0° Bedingung gebildet (vgl. Abb. 14). Man erkennt, daß das Maximum dieser Transformationsnegativierung nun nicht mehr über den jeweiligen Projektionsfeldern liegt, sondern gleichermaßen in beiden Bedingungen über dem zentro-parietalen Kortex. Die Transformation wird also von einer modalitätsunspezifischen Aktivierung parietaler Kortexareale begleitet.

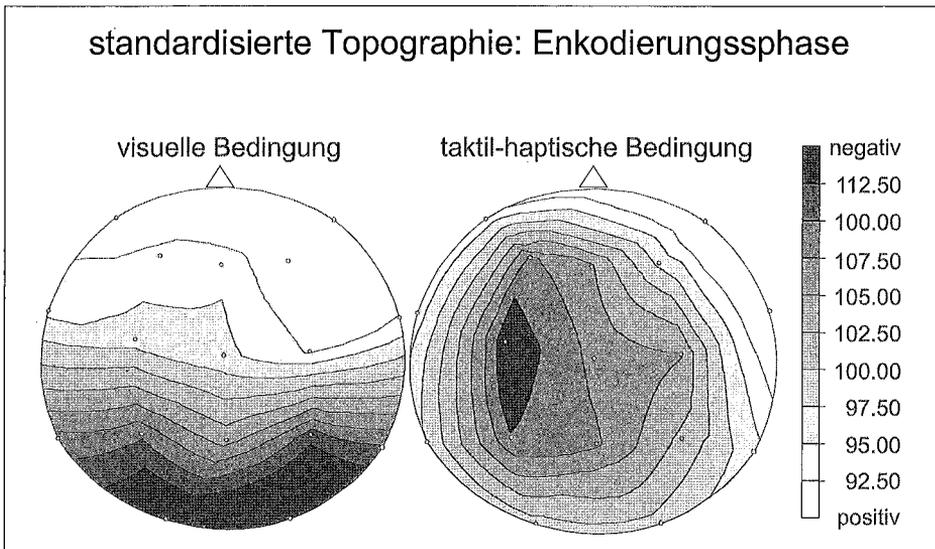


Abb. 13

Topographie der mittleren hirnelektrischen Aktivität während der Einprägung und des Behaltens visueller bzw. taktil-haptischer Vorstellungen (mittlere Aktivität in der 0-Grad Bedingung (vgl. Abb. 11)), in der also nicht transformiert werden mußte. Man erkennt, daß das Maximum der Negativierung (= schwarz) je nach Modalität an unterschiedlichen Orten auftritt: bei visuellen Vorstellungen über dem okzipitalen, bei taktil-haptischen Vorstellungen über dem somatosensorischen Kortex (kontralateral zu tastenden Hand, also links) (Daten aus Röder, Rösler & Hennighausen 1997; Rösler, Heil, Bajric, Pauls & Hennighausen 1995).

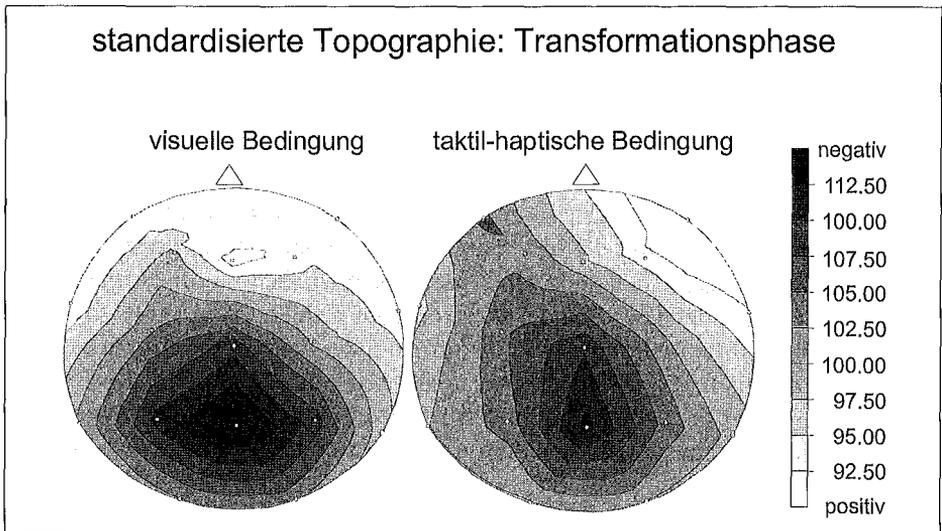


Abb. 14

Topographie der mittleren hirnelektrischen Aktivität während der Transformation visueller bzw. taktil-haptischer Vorstellungen (gezeigt ist die zusätzliche Aktivität, die im Vergleich zur 0-Grad Bedingung in der 120-Grad Bedingung auftritt). Man erkennt, daß das Maximum der Negativierung (= schwarz) unabhängig von der Modalität jeweils am gleichen Ort, nämlich über dem parietalen Kortex auftritt. (Daten aus Röder, Rösler & Hennighausen 1997; Rösler, Heil, Bajric, Pauls & Hennighausen 1995).

Bemerkenswert ist an diesem Befund auch, daß die Topographie des für eine räumliche Transformation wichtigen Verarbeitungsmoduls ganz ähnlich aussieht wie die Topographie, die wir bei der Reaktivierung von räumlichen Repräsentationen im Fächerungsversuch beim Gedächtnisabruf beobachtet haben. Die EEG-Aktivierungsmuster, die bei der Transformation von räumlichen Informationen auftreten, und diejenigen, die bei der Reaktivierung längerfristig gespeicherter räumlicher Repräsentationen evoziert werden, sind fast deckungsgleich. Möglicherweise sind die gleichen Zellverbände an beiden Prozessen beteiligt. Zunächst gilt es aber festzuhalten, daß das Einspeichern und das Halten von visuellen bzw. haptischen Repräsentationen im Arbeitsgedächtnis mit einer modalitätsspezifischen Aktivierung der zugehörigen Projektionsfelder einhergeht, während die Transformation dieser Repräsentationen dagegen zu einer modalitätsunspezifischen Aktivierung multimodaler Projektionsfelder im parietalen Kortex führt. Dieses Befundmuster paßt sehr gut zu einer aus neuropsychologischen (d. h. Läsions-) Befunden abgeleiteten Theorie der höheren visuellen Verarbeitung und Vorstellung von Kosslyn (1994). Danach ist für visuelle Vorstellungen anzunehmen, daß

es ein für die Speicherung spezialisiertes Buffermodul und eine Reihe für Transformationsleistungen spezialisierte Arbeitsmodule gibt. Unsere Befunde ergänzen diese Überlegungen: Offensichtlich gibt es mehrere modalitätsspezifische Buffermodule (visuelle, taktile, ...), während die Transformationsmodule Code-unspezifisch sind und ihren Input aus verschiedenen Modalitäten erhalten können. Die Tatsache, daß die Buffermodule im Bereich der primären und sekundären Projektionsfelder liegen und die Module für räumliche Transformationen im parietalen Kortex, stimmt ebenfalls gut mit den Überlegungen von Kosslyn überein. Konvergierende Befunde wurden außerdem mit Hilfe anderer bildgebender Verfahren erarbeitet (Kosslyn 1994; Kosslyn, Digirolamo & Thompson 1998).

Eine theoretische Perspektive

Die zuvor berichteten Beispiele belegen, daß hirnelektrische Potentiale Aktivitätsänderungen der Großhirnrinde anzeigen, die systematisch mit Gedächtnisprozessen zusammenhängen. In der ersten Experimentalreihe konnte anhand der langsamen negativen Potentiale nachgewiesen werden, daß Reaktivierungsprozesse *episodischer* Gedächtnisinhalte in distinkten, materialspezifischen, kortikalen Zellverbänden stattfinden. Die Ergebnisse der zweiten Experimentalserie belegten, daß die Reaktivierung *semantischer und arithmetischer Fakten* ebenfalls mit einer systematischen Aktivitätsänderung kortikaler Zellverbände einhergeht (dem N400-Effekt). Und schließlich wurde in der dritten Experimentalserie beobachtet, daß auch unterschiedliche Inhalte und Prozesse des *Arbeitsgedächtnisses* mit systematischen Änderungen langsamer negativer Potentiale kovariieren. Die Speicherung von Inhalten des Arbeitsgedächtnisses findet danach in distinkten, materialspezifischen, kortikalen Zellverbänden statt, die Transformation solcher Inhalte findet dagegen in kodierungsunspezifischen Zellverbänden statt.

Was läßt sich aus diesen Befunden in der Zusammenschau mit anderen Ergebnissen der Neurowissenschaften über die Struktur und die Funktionsweise des menschlichen Gedächtnisses ableiten?

Wie eingangs erläutert gilt, daß es anatomisch und funktional abgrenzbare Hirnstrukturen im Temporallappen gibt, die für die Einspeicherung und die Konsolidierung deklarativer und episodischer Gedächtnisinhalte zuständig sind. Fehlen diese Strukturen, so tritt eine totale anterograde Amnesie ein. Eine Schlüsselstellung haben dabei die medialen Bereiche beider Temporallappen, insbesondere der Hippocampus, der perirhinale und parahippocampale Neokortex. Diese Strukturen sind eng verschaltet mit zwei weiteren Flaschenhalsstrukturen, dem dorsomedialen Thalamus in Verbindung mit den Mammilarkörpern und dem basalen Vorderhirn (Markowitsch 1994). Bei Läsionen dieser Strukturen treten sowohl anterograde als auch retrograde Amnesien auf. Es ist daher zu vermuten, daß es sich hier um Dis-

konnektionssyndrome handelt, bei denen sowohl die Einspeicherung als auch der Abruf gestört ist, vermutlich aufgrund einer Unterbrechung des Informations-transfers zwischen verschiedenen Arealen des Neokortex (posterior gelegenen Speicherstrukturen und anterior gelegenen Strukturen, die Adresskodierungen enthalten).

Andererseits zeigen die hier berichteten Befunde, daß das Engramm, wenn man es denn überhaupt lokalisieren kann, in kortikalen Strukturen reaktiviert wird. Die oben beschriebenen Untersuchungen und Analysen anderer Autoren mit bildgebenden Verfahren zeigen, daß offensichtlich kodierungs- und modalitätsspezifische Speichersysteme im Neokortex existieren. Bei der Reaktivierung von Gedächtnisinhalten werden zudem genau jene kortikalen Areale beansprucht, die auch für die on-line Prozessierung der gleichen Inhalte zuständig sind – zum Beispiel die primären und sekundären Projektionsfelder.

Die Befunde stützen also die These einer kodierungs- und modalitätsspezifischen Speicherung im Sinne der Unterteilungen in auditive vs. visuelle vs. somatosensorische Repräsentation bzw. verbale vs. nonverbale Repräsentation. Ebenso gibt es Belege dafür, daß sich bei Aufgaben, die das Arbeitsgedächtnis beanspruchen, passive Speicherstrukturen von Strukturen mit Exekutivfunktionen trennen lassen. Eine strukturelle Trennung in Arbeits- und Langzeitspeicher läßt sich allerdings nicht überzeugend belegen, da Aufgaben, die die eine oder die andere Funktion aktivieren, gleiche Aktivationsmuster in den bildgebenden Verfahren auslösen.

All das paßt gut zu einer in aktuellen Publikationen dokumentierten Sichtweise über die Struktur des Gedächtnisses (Damasio 1989b; Fuster 1995; McClelland, McNaughton & O'Reilly 1995; Squire & Zola-Morgan 1991). Danach ist anzunehmen:

- Die Speicherung von Informationen erfolgt im Neokortex. Der Neokortex ist ein Verarbeitungs-Speicher-System, in dem sich die Konnektivitäten synaptischer Verbindungen ändern. Diese Änderungen sind gleichbedeutend mit der Engrammbildung.
- Um der Tatsache Rechnung zu tragen, daß Einspeicherung und Konsolidierung zum Teil an die intakten Flaschenhalsstrukturen des Hippocampus gekoppelt sind, postulieren zum Beispiel McClelland, McNaughton & O'Reilly (1995) zwei unterschiedliche Mechanismen der Speicherung.

Zum einen soll jede Verarbeitung im neokortikalen System, sprich jede Ausbreitung eines Erregungsmusters, direkt zu adaptiven Veränderungen der involvierten synaptischen Verbindungen führen. Diese Änderungen sollen geringfügig sein (zumindest in späteren Phasen der Ontogenese) und in der Regel nicht ausreichen, um die spezifische Verknüpfung zwischen verschiedenen Erregungsmustern, die in einem raum-zeitlichen Kontext aufgetreten sind, bereits nach einmaliger Prozessierung vollständig rekonstruieren zu können. Lediglich bei sehr häufiger, wieder-

holter Auslösung des gleichen Erregungsmusters werden die minimalen Veränderungen der synaptischen Konnektivitäten akkumulieren, so daß dann die gesamte Sequenz der Erregungsmuster durch einen einzigen Hinweisreiz in Gang gesetzt werden kann. Informationsspeicherung, die ausschließlich auf diese Weise erfolgt, gehört zur Klasse des impliziten Lernens.

Das hippocampale Gedächtnissystem soll eine andere, zweite Form der Speicherung ermöglichen – die schnelle Ausbildung willkürlicher assoziativer Verknüpfungen. Bei dieser Art der Speicherung treten zunächst substantielle Änderungen der synaptischen Konnektivitäten im hippocampalen System (Hippocampus, perirhinaler Kortex, etc.) auf. Die Erregungsmuster in den Prozeßmodulen des neokortikalen Systems werden dazu über Verbindungen in das hippocampale System übertragen und in ein hippocampales Erregungsmuster „übersetzt“. Dabei wird angenommen, daß es sich im hippocampalen System um eine komprimierte Form des gesamten Erregungsmusters handelt, an dem auch eine geringere Anzahl von Neuronen beteiligt ist. Vorstellbar ist diese komprimierte Form der Speicherung zum Beispiel als Adresskodierung. Ein Erregungsmuster, das sich einmal im hippocampalen System ausgebildet hat, kann dann aufgrund der dort verfügbaren neuronalen Plastizitätsmechanismen zu einem stabilen Gedächtnisinhalt werden. Auch hier akkumulieren die Änderungen an den Synapsen bei wiederholter Auslösung eines Erregungsmusters. Allerdings sind die Änderungen pro Durchgang per se größer als im neokortikalen System. Abruf bzw. Reaktivierung eines so gespeicherten Gedächtnisinhalts geschieht, wenn in einem an der ursprünglichen Prozessierung beteiligten neokortikalen Modul ein Teil des Erregungsmusters wiedererzeugt wird (z. B. durch einen Hinweisreiz). Dieses partielle Erregungsmuster wird dann in das hippocampale System übertragen und erzeugt dort aufgrund der verfügbaren synaptischen Verbindungen das gesamte hippocampale Erregungsmuster. Über rücklaufende Verbindungen zum neokortikalen System und „Dekomprimierung“ werden dann alle Teile des ursprünglichen neokortikalen Erregungsmusters reaktiviert.

Das Modell von McClelland, McNaughton & O'Reilly (1995) liefert auch eine Erklärung dafür, warum nach einer längeren Zeit der Konsolidierung die hippocampale Reaktivierung nicht mehr notwendig ist. Hierzu wird angenommen, daß die neokortikale Reinstatierung eines Erregungsmusters (Engramms) auch „offline“, unabhängig von aktuellen Hinweisreizen erfolgen kann, etwa intentional beim „stillen Wiederholen“ oder nichtintentional bei spontanen Erinnerungen (z. B. ausgelöst durch Kontextreize) sowie im Schlaf. Durch diese Reinstatierungen der vollständigen neokortikalen Erregungsmuster verändern sich im Laufe der Zeit aufgrund der verfügbaren Plastizitätsmechanismen auch die neokortikalen synaptischen Konnektivitäten. Nach hinreichend langer Konsolidierung kann so das gesamte Engramm, ohne den „Umweg“ über das hippocampale System, in den

neokortikalen Zellverbänden reaktiviert werden. Auf diese Weise werden alle sogenannten deklarativen Gedächtnisinhalte – semantische, enzyklopädische, episodische Informationen – allmählich in dauerhafte kortikale Repräsentationen überführt. Aufgrund der sehr viel langsameren „Lernkonstanten“ im neokortikalen System nimmt diese Verlagerung jedoch sehr viel mehr Zeit in Anspruch als die Ausbildung einer hippocampalen Assoziation. Dies erklärt die Befunde zur Konsolidierung und der graduellen Abnahme retrograder Amnesien mit zunehmendem Abstand der Lernepisode vom Zeitpunkt einer Läsion des hippocampalen Systems. Die wiederholte Reinstatierung der neokortikalen Erregungsmuster über die hippocampale Schleife zu verschiedenen Zeitpunkten hat zudem den Vorteil, daß ein sogenanntes „durchflochtenes“ Lernen stattfindet (interleaved learning), das heißt, die Änderungen der synaptischen Konnektivitäten im neokortikalen System, die mit einer bestimmten Lernepisode zusammenhängen, werden nicht isoliert und massiert, sondern im Zusammenhang und konkurrierend mit Änderungen aufgrund anderer Lernepisoden erzeugt. Dadurch wird sichergestellt, daß die neu erworbenen Engramme systematisch in bereits vorhandene Engramme „eingebaut“ werden, und daß es somit nicht zu einem Zusammenbruch bereits verfügbarer Engramme kommt (Zustände des „katastrophalen Schlußfolgerns“, wie sie bei konnektionistischen Modellen beobachtet wurden, wenn in ein bereits etabliertes assoziatives Netzwerk neue Konzepte mittels massierter Übung integriert werden sollten).

Zugriff auf Gedächtnisinhalte ist in diesem Modell gleichbedeutend mit der Aktivierung von Erregungsmustern im Neokortikalen-Verarbeitungs-Speicher-System. Engramme sind also nicht als etwas Statisches, im Sinne eines fotografischen Abbilds, zu verstehen. Vielmehr handelt es sich um dynamische Entitäten. Ein Erregungsmuster wird entweder extern durch Reize aus der Umwelt oder intern durch bereits vorliegende Aktivierungsmuster getriggert. Bei einer überlernten Leistung, wie zum Beispiel dem Lesen, wird ein Erregungsmuster durch den Input erzeugt (durch das gedruckte Wort), das seinerseits ein korrespondierendes Muster auf der Ausgangsseite anstößt (das motorische Programm zum Aussprechen des Wortes). Beim Suchen im Gedächtnis aktiviert ein Muster, das vom Hinweisreiz ausgelöst wird, andere Erregungsmuster, die zuvor raumzeitlich gekoppelt mit diesem Muster aufgetreten sind.

Weiterhin ist anzunehmen, daß die Aktivationsmuster bei einem Gedächtniszugriff in genau jenen kortikalen Gebieten erzeugt werden, in denen die betreffenden Merkmale auch bei einer rein perzeptuellen Analyse verarbeitet werden. Das heißt, bei einem Gedächtniszugriff auf visuelle Information werden Aktivierungsmuster in den zahlreichen visuellen Projektionszentren des okzipitalen, parietalen und temporalen Kortex erzeugt (van Essen, Anderson & Felleman 1992; Zeki 1990), bei einem Zugriff auf akustische Informationen Aktivationsmuster in den entsprechenden Projektionszentren des parietalen und temporalen Kortex, bei einem

Zugriff auf Bewegungen in den sensomotorischen Projektionszentren des zentralen und frontalen Kortex, usw. Die Theorie unterscheidet somit nicht zwischen kortikalen Arealen, die entweder für die Verarbeitung (Wahrnehmung, Handlungssteuerung) oder für die Speicherung von Informationen spezialisiert sind, sondern postuliert vielmehr Strukturen, die gleichermaßen für die Verarbeitung *und* die Repräsentation bestimmter Merkmale spezialisiert sind (für Farbe, Form, Ort etc.). Unabhängig davon, ob die Strukturen extern, durch über die Sinnesorgane aufgenommene Informationen getriggert werden oder intern durch assoziative Verknüpfungen, werden in beiden Fällen die gleichen Erregungsmuster erzeugt. Damit negieren diese Modelle eine strukturelle Unterscheidung von Langzeit- und Arbeitsspeicher. Diese Unterscheidung bezieht sich nur noch, wie auch schon in einigen kognitionspsychologischen Modellen, auf den jeweiligen Zustand der Gedächtnisrepräsentation (aktiviert vs. nicht aktiviert, z. B. Shiffrin & Schneider 1977).

An der Gesamtheit eines Aktivierungsmusters partizipieren somit immer mehrere der distinkten Zellverbände. Folglich ist ein Gedächtnisinhalte, zum Beispiel ein Bild, ein Wort etc., nicht durch ein Engramm an einer eng umgrenzten Stelle des Nervensystems repräsentiert (durch eine „Großmutterzelle“). Die einen Gedächtnisinhalte konstituierenden Merkmale sind statt dessen als Repräsentationsfragmente an verschiedenen Stellen des Nervensystems lokalisiert. Zum Beispiel sind die definierenden Eigenschaften konkreter Nomina sehr wahrscheinlich durch perzeptuelle Repräsentationsfragmente, die definierenden Eigenschaften von Verben durch motorische Repräsentationsfragmente verfügbar (Damasio & Tranel 1993). Auf den Gedächtnisinhalte wird zugegriffen, indem die Repräsentationsfragmente zeitgleich aktiviert werden. Beim Zugriff auf Nomen müßten demnach Erregungsmuster in sensorischen Arealen, beim Zugriff auf Verben Erregungsmuster in motorischen Arealen entstehen. Aktivierung bedeutet hierbei, daß in Zellverbänden oszillatorische Erregungsmuster aufgrund der gegebenen synaptischen Übergänge erzeugt werden, wobei die Zusammenbindung der an verschiedenen Orten zeitgleich erzeugten Aktivierungsmuster über eine Phasenkopplung der Oszillationen erfolgen könnte (Eckhorn et al. 1988; Gray, König, Engel & Singer 1989; Shastri & Ajjanagadde 1993).

Diese Synchronisation der Erregungsmuster könnte entweder durch vor- und rücklaufende Verbindungen zwischen kortikalen Arealen geleistet werden oder aber durch sogenannte Konvergenzzonen, von denen Kopplungsverbindungen in unterschiedliche kortikale Areale ausstrahlen. Die erste Alternative kommt für Kopplungen über kürzere Strecken, zum Beispiel zwischen den merkmalspezifischen Verarbeitungszentren innerhalb des visuellen Systems in Betracht (Eckhorn et al. 1988; Engel, König, Kreiter, Schillen & Singer 1992; Frien, Eckhorn, Bauer, Woelbern & Kehr 1994). Bei Gedächtnisinhalten höherer Ordnung, bei denen Merkmalsfragmente in weit auseinanderliegenden kortikalen Arealen reaktiviert

werden, zum Beispiel Objektrepräsentationen mit Gestalt-, Farb-, Orts- und Bewegungseigenschaften oder Sprachrepräsentationen mit phonetischen, orthographischen, semantischen und syntaktischen Komponenten, sind Kopplungen über Konvergenzzonen im Sinne einer Adresskodierung wahrscheinlicher (Damasio 1989a, b, 1990).

Karl Lashley hat zwar, zumindest aus seiner Sicht, vergeblich nach dem Engramm gesucht. Dennoch hat er, mehr spekulativ als durch Fakten gestützt, in vielen seiner Formulierungen die moderne Sichtweise über die neuropsychologische Implementierung des Gedächtnisses bereits vorweggenommen. Er vertrat die Hypothese einer diffusen, verteilten Speicherung, er postulierte eine Äquipotentialität des Neokortex für Speicherleistungen, und er vermutete „The mechanisms of integration (hier zu verstehen im Sinne von Assoziationsmechanismen) are to be sought in the *dynamic* relations among the parts of the nervous system rather than in details of structural differentiation.“ (Lashley 1929, S. 176, kursive Hervorhebung von F.R.).

Literatur

- Baddeley, A.: Working memory. In: *Science*, 255 (1992), S. 556-559.
- Bentin, S., McCarthy, G. & C. C. Wood: Event-related potentials, lexical decisions and semantic priming. In: *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 60 (1985), S. 343-355.
- Birbaumer, N., Elbert, T., Canavan, A. G. M. & B. Rockstroh: Slow potentials of the cerebral cortex and behaviour. In: *Physiological Review*, 70 (1990), S. 1-41.
- Braitenberg, V. & A. Schüz: *Anatomy of the Cortex*, Heidelberg: Springer, 1991.
- Broca, P.: Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphemie. In: *Bulletin Société Anatomique Paris*, 2 (1861), S. 330-357.
- Damasio, A. R.: The brain binds entities and events by multiregional activation from convergence zones. In: *Neural Computation*, 1 (1989a), S. 123-132.
- Ders.: Time-locked multiregional retroactivation: A system-level proposal for the neuronal substrates of recall and recognition. In: *Cognition*, 33 (1989b), S. 25-62.
- Ders.: Synchronous activation in multiple cortical regions: A mechanism for recall. In: *Seminars in the Neurosciences*, 2 (1990), S. 287-296.
- Damasio, A. R. & D. Tranel: Nouns and verbs are retrieved with differently distributed neural systems. In: *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 90 (1993), S. 4957-4960.
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M. & H. J. Reitboeck: Coherent oscillations: A mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analysis in the cat. In: *Biological Cybernetics*, 60 (1988), S. 121-130.

- Engel, A. K., König, P., Kreiter, A. K., Schillen, T. B. & W. Singer: Temporal coding in the visual cortex: New vistas on integration in the nervous system. In: *Trends in Neurosciences*, 15 (1992), S. 218-226.
- van Essen, D. C., Anderson, C. H. & D. J. Felleman: Information Processing in the Primate Visual System: An Integrated Systems Perspective. In: *Science*, 255 (1992), S. 419-423.
- Frien, A., Eckhorn, R., Bauer, R., Woelbern, T. & H. Kehr: Stimulus-specific fast oscillations at zero phase between visual areas V1 and V2 of awake monkeys. In: *Neuroreport*, 5 (1994), S. 2273-2277.
- Fuster, J. M.: *Memory in the cerebral cortex*, Cambridge, MA: MIT Press, 1995.
- Gray, C. M., König, P., Engel, A. K. & W. Singer: Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. In: *Nature*, 338 (1989), S. 334-337.
- Heil, M.: *Die Topographie langsamer Gleichspannungspotentiale bei Gedächtnisaktivierungsprozessen verbaler und räumlicher Information (Topography of slow DC-potentials during reactivation of verbal and spatial information in memory)*. Unpublished Ph.D. Thesis, Department of Psychology, Philipps-University, Marburg, Germany, 1994.
- Heil, M., Rösler, F. & E. Hennighausen: Dynamics of activation in long-term memory: The retrieval of verbal, pictorial, spatial, and color information. In: *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 20 (1994), S. 185-200.
- Dies.: Topographically distinct cortical activation in episodic long-term memory: The retrieval of spatial versus verbal information. In: *Memory & Cognition*, 24 (1996), S. 777-795.
- Dies.: Topography of brain electrical activity dissociates the retrieval of spatial versus verbal information from episodic long-term memory in humans. In: *Neuroscience Letters*, 222 (1997), S. 45-48.
- Holcomb, P. J.: Unimodal and multimodal models of lexical memory: An ERP analysis. In: *Psychophysiology*, 22 (1985), S. 576.
- Johnson, R.: A triarchic model of P300 amplitude. In: *Psychophysiology*, 23 (1986), S. 367-384.
- Kosslyn, S. M.: *Image and the brain: The resolution of the imagery debate*, Cambridge, MA: MIT Press (1994).
- Kosslyn, S. M., Digirolamo, G. J. & W. L. Thompson: Mental rotation of objects versus hands: Neural mechanisms revealed by positron emission tomography. In: *Psychophysiology*, 35 (1998), S. 151-161.
- Kutas, M. & S. A. Hillyard: Reading senseless sentences; brain potentials reflects semantic incongruity. In: *Science*, 207 (1980), S. 203-205.
- Lashley, K. D.: In search of the engram. In: *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 4 (1950), S. 454-482.
- Lutzenberger, W., Elbert, T., Rockstroh, B. & N. Birbaumer: *Das EEG*, Berlin: Springer, 1985.
- Markowitsch, H. J.: Anatomical basis of memory disorders. In: Gazzaniga, M. S. (Ed.), *The cognitive neurosciences*, Cambridge, MA: MIT Press, 1994, S. 765-779.

- McClelland, J. L., McNaughton, B. L. & R. C. O'Reilly: Why there are complementary learning systems in the hippocampus and neocortex: Insights from the successes and failures of connectionist models of learning and memory. In: *Psychological Review*, 102 (1995), S. 419-457.
- Mitzdorf, U.: Physiological sources of evoked potentials. In: Brunia, C. H. M., Mulder, G. & M. N. Verbaten (Eds.), *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology: Suppl. 42. Event-related brain research*, Amsterdam: Elsevier, 1991, S. 47-57.
- Münte, T. F., Künkel, H. & H. J. Heinze: Semantic distance and the electrophysiological priming effect. In: Basar, E. & T. H. Bullock (Eds.), *Brain dynamics*, New York: Springer, 1989, S. 436-448.
- Neville, H.: Biological constraints on semantic processing: A comparison of spoken and signed languages. In: *Psychophysiology*, 22 (1985), S. 576.
- Niedeggen, M. & F. Rösler: N400-effects reflect activation spread during arithmetic fact retrieval. In: *Psychological Science* (1999) [in press].
- Niedeggen, M., Rösler, F. & K. Jost: Processing of incongruous mental calculation problems: Evidence for an arithmetic N400-effect. In: *Psychophysiology* (1999) [in press].
- Nunez, P. L.: *Electrical fields of the brain*, New York: Oxford University Press, 1981.
- Röder, B., Rösler, F. & E. Hennighausen: Different cortical activation patterns in blind and sighted human subjects during encoding and transformation of haptic images. In: *Psychophysiology*, 34 (1997), S. 292-307.
- Rösler, F.: *Hirnelektrische Korrelate Kognitiver Prozesse*, Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1982.
- Rösler, F. & M. Heil: Kognitive Psychophysiology. In: Rösler, F. (Hg.), *Enzyklopädie der Psychologie. Ergebnisse und Anwendungen der Psychophysiology*, Göttingen: Hogrefe, 1997, S. 165-224.
- Rösler, F., Heil, M., Bajric, J., Pauls, A. C. & E. Hennighausen: Patterns of cerebral activation while mental images are rotated and changed in size. In: *Psychophysiology*, 32 (1995), S. 135-150.
- Rösler, F., Heil, M. & U. Glowalla: Monitoring retrieval from long-term memory by slow event-related brain potentials. In: *Psychophysiology*, 30 (1993), S. 170-182.
- Rösler, F., Heil, M. & E. Hennighausen: Distinct cortical activation patterns during long-term memory retrieval of verbal, spatial and color information. In: *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7 (1995a), S. 51-65.
- Rösler, F., Heil, M. & E. Hennighausen: Exploring memory functions by means of brain electrical topography: A review. In: *Brain Topography*, 7 (1995b), S. 301-313.
- Scoville, W. B. & B. Milner: Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. In: *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 20 (1957), S. 11-21.
- Shastri, L. & V. Ajjanagadde: From simple associations to systematic reasoning: A connectionist representation of rules, variables and dynamic bindings using temporal synchrony. In: *Behavioral and Brain Sciences*, 16 (1993), S. 417-494.
- Shiffrin, R. M. & W. Schneider: Controlled and Automatic Human Information Processing: II. Perceptual Learning, Automatic Attending, and a General Theory. In: *Psychological Review*, 84 (1977), S. 127-190.

- Squire, L. R. & S. Zola-Morgan: The medial temporal lobe memory system. In: *Science*, 253 (1991), S. 1380-1386.
- Van Petten, C., Kutas, M., Kluender, R., Mitchiner, M. & H. McIsaac: Fractionating the word repetition effect with event-related potentials. In: *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3 (1991), S. 131-150.
- Weitkunat, R. (Ed.): *Digital biosignal processing*, Amsterdam: Elsevier, 1991.
- Wernicke, C.: *Der aphasische Symptomenkomplex*, Breslau: Cohn & Weigart, 1974.
- Zeki, S.: Functional specialization in the visual cortex: The generation of separate constructs and their multistage integration. In: Edelman, G. M., Gall, W. E. & W. M. Cowan (Eds.), *Signal and Sense: Local and Global Order in Perceptual Maps*, New York: Wiley-Liss, 1990, S. 85-130.