

UNIVERSITÄTSKLINIKUM HAMBURG-EPPENDORF

Zentrum für Experimentelle Medizin
Institut für Systemische Neurowissenschaften

Institutsdirektor: Prof. Dr. med. Christian Büchel

Intrusionen im episodischen Gedächtnis – Rekonsolidierung oder Interferenz?

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Medizin
an der Medizinischen Fakultät der Universität Hamburg

vorgelegt von:

Angela Johanna Elisabeth Klingmüller
aus Bonn

Hamburg 2017

(wird von der Medizinischen Fakultät ausgefüllt)

**Angenommen von der
Medizinischen Fakultät der Universität Hamburg am:**

**Veröffentlicht mit Genehmigung der
Medizinischen Fakultät der Universität Hamburg.**

Prüfungsausschuss, der/die Vorsitzende:

Prüfungsausschuss, zweite/r Gutachter/in:

Inhaltsverzeichnis

1. Abkürzungsverzeichnis	6
2. Einleitung	7
2.1 Ziel der Studie	7
2.2 Domänen des Gedächtnisses und das episodische Gedächtnis	8
2.3 Die Konsolidierungstheorie	9
2.4 Die Rekonsolidierungstheorie	10
2.4.1 Bedeutung für die klinische Anwendung	12
2.5 Das Paradigma von A. Hubach	13
2.6 Alternative Modelle	15
2.6.1 Temporal Context Model	15
2.6.2 Theorie des zustandsabhängigen Lernens	17
3. Material und Methoden	19
4. Experiment 1	21
4.1 Methoden Experiment 1	21
4.2 Ergebnisse Experiment 1	22
4.3 Diskussion Experiment 1	25
5. Experiment 2	29
5.1 Methoden Experiment 2	32
5.2 Ergebnisse Experiment 2	32
5.3 Diskussion Experiment 2	34
6. Experiment 3	38
6.1 Methoden Experiment 3	39
6.2 Ergebnisse Experiment 3	39
6.3 Diskussion Experiment 3	42
7. Experiment 4	43
7.1 Methoden Experiment 4	44
7.2 Ergebnisse Experiment 4	45
7.3 Diskussion Experiment 4	46
7.3.1 Einfluss einer vorhandenen Liste 2 auf die Liste 1-Erinnerung	47
8. Allgemeine Diskussion	50
8.1 Ergebnisse der Arbeit in Bezug auf die Rekonsolidierungstheorie	51
8.2 Ergebnisse der Arbeit in Bezug auf Interferenztheorie	55
9. Zusammenfassung	58
10. Summary	60
11. Literaturverzeichnis	61
12. Anhang	66
13. Danksagung	67
14. Lebenslauf	68
15. Veröffentlichungen	69
16. Eidesstattliche Erklärung	70

1. Abkürzungsverzeichnis

ANOVA: Analysis of Variance

CS: Conditioned Stimulus

EEG: Elektroenzephalografie

LPS: Leistungsprüfsystem

TCM: Temporal Context Model

2. Einleitung

Die folgende wissenschaftliche Arbeit untersucht das Auftreten von Rekonsolidierung im menschlichen episodischen Gedächtnis und zielt dabei insbesondere auf die Frage ab, ob Intrusionen bei Versuchen mit Listenlernen durch eine gestörte Rekonsolidierung hervorgerufen werden. Diese Frage ist in den vergangenen Jahren im Bereich der Gedächtniswissenschaften kontrovers diskutiert worden.

Im Rahmen dieser Diskussion wurden die Ergebnisse eines 2007 entwickelten Paradigmas der Neurowissenschaftlerin Almut Hupbach und ihrer Kollegen, in welchem die Intrusionen beim freien Abrufen verschiedener gelernter Listen als Zeichen einer gestörten Rekonsolidierung und damit eines zellulären Mechanismus gewertet wurden, weithin als beweisgebend für das Auftreten von Rekonsolidierung betrachtet. Bei dem behavioralen Gedächtnisexperiment zeigten sich im Wesentlichen nach dem Lernen zweier verschiedener Listen an zwei verschiedenen Tagen beim Erinnern der ersten Liste Intrusionen aus der zweiten Liste.

Die Möglichkeit, dass die Ergebnisse dieser Studie und zahlreicher Nachfolgestudien auch durch andere Mechanismen erklärbar seien, wurde dabei weniger diskutiert.

Insbesondere zwei weitere Modelle der Interferenztheorie sollen in dieser Arbeit als mögliche Ursachen für Hupbachs Ergebnisse diskutiert und mittels weiterer Experimente, die auf Hupbachs Versuch aufbauen, untersucht werden. Des Weiteren sollen die spezifischen Bedingungen ausgemacht werden, die für die Entstehung von Intrusionen im episodischen Gedächtnis relevant sind.

2.1 Ziel der Studie

Ziel der vorliegenden Studie war es, zunächst diese Ergebnisse zu replizieren (Experimente 1 und 2) und im weiteren Verlauf die notwendigen Voraussetzungen zu spezifizieren. Besonderer Fokus sollte dabei auf dem Charakter des räumlichen Kontextes (Experiment 3), sowie der Art der Reaktivierung der Liste 1-Erinnerung liegen (Experimente 2 und 4) und daraus Rückschlüsse auf das zugrundeliegende Modell gezogen werden.

Während die Rekonsolidierungstheorie von zusätzlichen neurobiologischen Mechanismen ausgeht, können die beiden vorgeschlagenen alternativen Modelle auf diese Annahme verzichten. Sie sind zudem im episodischen Gedächtnis bereits beschrieben worden.

Das Auftreten der Intrusionen sollte durch unterschiedliche Manipulationen in Bezug auf die bestehenden alternativen Modelle überprüft werden.

Sollten die Ergebnisse den Erwartungen der alternativen Modelle standhalten, wären diese als ursächliche Mechanismen vorzuziehen, da die Interferenztheorie auskommt, ohne die neurobiologischen Prozesse der Rekonsolidierung vorauszusetzen.

2.2 Domänen des Gedächtnisses und das episodische Gedächtnis

Gegen Ende des letzten Jahrhunderts wurde ein Modell des Langzeitgedächtnisses entwickelt, das es in verschiedene Domänen unterteilte und diese jeweils mit zerebralen Strukturen in Verbindung brachte.

Im Verlauf entwickelte sich eine Einteilung in das sog. deklarative und das nicht-deklarative Gedächtnis. Inhalte des deklarativen Gedächtnisses können bewusst abgerufen und verbalisiert werden – sie sind das, was man im täglichen Sprachgebrauch als „Gedächtnis“ bezeichnet. Das nicht-deklarative Gedächtnis hingegen beinhaltet unbewusste Inhalte, die nicht verbalisiert werden können. Zum nicht-deklarativen Gedächtnis gehören beispielsweise motorische Abläufe, die im sog. prozeduralen Gedächtnis gespeichert werden, oder erlernte Reaktionen nach klassischer Konditionierung (Squire 2004).

Viele der Erkenntnisse konnten aus der Untersuchung klinischer Patienten mit Läsionen bestimmter Hirnareale gewonnen werden. Ein prominentes Beispiel ist der Patient H.M., dem zur Behandlung regelmäßig auftretender Krampfanfälle beidseits große Teile des medialen Temporallappens reseziert worden waren, da man das Zentrum der Krampfanfälle dort verortete. Dies erzielte zwar den gewünschten Effekt, dass die Gravität seiner Anfälle abnahm - H.M. verlor jedoch die Fähigkeit, sich Ereignisse, die kurz vor und v.a. nach der Operation stattgefunden hatten, zu merken. Die Erinnerung an weitaus frühere Ereignisse hingegen waren unbeeinträchtigt, ebenso erlernte motorische Fähigkeiten. Hieraus ließ sich so beispielsweise auf die Bedeutung des medialen Temporallappens für das Erinnerungsvermögen schließen (Scoville und Milner 1957).

Das deklarative Gedächtnis gliedert sich einerseits in das semantische Gedächtnis, in dem der Wortschatz sowie Fakten und Wissen über die Welt gespeichert werden (beispielsweise „Deutschland liegt in Europa“) und andererseits das episodische Gedächtnis. In diesem werden Informationen über persönliche Erlebnisse sowie deren

zeitliche und örtliche Einbettung gespeichert. Es bezieht sich also auf die Vergangenheit eines Individuums und erlaubt es ihm, diese wiederzuerleben (Tulving und Donaldson 1972). Das episodische Gedächtnis beinhaltet insofern autobiographische Inhalte, wie beispielsweise die Erinnerung an den eigenen 18. Geburtstag, die Hochzeit usw. und ist im Hippocampus lokalisiert (Tulving und Markowitsch 1998). Beim o.g. Patienten H.M. war demzufolge u.a. das episodische Gedächtnis durch die Operation geschädigt worden.

Um die Erinnerungen des episodischen Gedächtnisses artikulieren zu können, bedarf es der Inhalte des semantischen Gedächtnisses, in dem der Wortschatz gespeichert ist (Tulving und Donaldson 1972).

2.3 Die Konsolidierungstheorie

Bereits vor über 100 Jahren fand das Prinzip der Konsolidierung von Gedächtnisinhalten Erwähnung, an das die Rekonsolidierungstheorie später anknüpfen sollte. Um 1900 stellten die deutschen Psychologen Müller und Pilzecker fest, dass Versuchsteilnehmer beim Merken von *non-sense*-Silben schlechter abschnitten, wenn sie unmittelbar nach dem Lernen der Liste von Silben eine weitere Liste lernten, als wenn keine derartige störende Aktivität folgte. Müller und Pilzecker schlossen, dass das Enkodieren eines neuen Gedächtnisinhaltes nicht bereits mit dem Ende der Lernphase abgeschlossen sei, sondern der Inhalt vielmehr im Anschluss gefestigt werden müsse. Sie formulierten die Begriffe der „Konsolidierung“ (Festigung der Erinnerung) sowie der „retroaktiven Interferenz“, d.h. der Beeinträchtigung der Erinnerung an die zuerst gelernte Liste im Nachhinein, nämlich durch die störende nachfolgend gelernte Liste (Müller und Pilzecker 1900). Diese Annahme entwickelte sich weiter zur sog. Konsolidierungstheorie, die besagt, dass neu erworbene Gedächtnisinhalte sich nach dem Lernen zunächst in einem labilen, „aktiven“ Zustand befinden, bis sie sich im zeitlichen Verlauf festigen und nicht mehr störanfällig sind (McKenzie und Eichenbaum 2011). Korrelate für diese Theorie sind Mechanismen der zellulären Konsolidierung, wie beispielsweise der synaptischen Plastizität (Rosenberg et al. 2014), und der systemischen Konsolidierung, d.h. der Entwicklung eines neuronalen Netzwerks (Squire und Alvarez 1995).

Bevor die Erinnerungen des Langzeitgedächtnisses konsolidiert werden, können sie gestört und somit beeinflusst werden. Dies kann auf verschiedenen Ebenen geschehen:

z.B. behavioral durch Interferenzen mit neugelernten Inhalten oder pharmakologisch mit Proteinbiosyntheseinhibitoren, die die proteinabhängigen Mechanismen bei der Entstehung und dem Erhalt der Synapsen stören (Rosenberg et al. 2014).

2.4 Die Rekonsolidierungstheorie

Früh fanden sich jedoch auch Hinweise entgegen der Konsolidierungstheorie: Bereits 1968 stellten Misanin und Kollegen in einem Versuch mit angstkonditionierten Ratten fest, dass die Ratten unter bestimmten Bedingungen einen Gedächtnisverlust in dem Sinne erlitten, dass sie keine Angstreaktion mehr zeigten. Dies war der Fall, wenn sie am Tage nach einer stattgehabten Angstkonditionierung erneut dem konditionierten Stimulus ausgesetzt wurden, die Erinnerung also reaktiviert wurde, anschließend aber einen Elektroschock erhielten. Im Gegensatz dazu behielten die Tiere die Angstreaktion bei, die lediglich einen Schock erhalten hatten, ohne dass ihnen der konditionierte Stimulus erneut präsentiert worden war. Diese Beobachtung wurde in der Literatur zunächst *Cue-dependent amnesia* genannt, wobei der *Cue* (deutsch: Fingerzeig, Hinweis) die Darbietung des konditionierten Stimulus bezeichnete, die die Erinnerung reaktivierte (Misanin et al. 1968).

In den vergangenen Jahrzehnten entwickelte sich im Bereich der kognitiven Neurowissenschaften die Rekonsolidierungstheorie als Fortsetzung dieser Idee. Sie beinhaltet im Gegensatz zur Konsolidierungstheorie, dass eine bereits konsolidierte Erinnerung erneut in einen labilen Zustand gelangen kann, wenn sie reaktiviert wird. In diesem sei sie modifizierbar, bevor sie erneut gefestigt, also „rekonsolidiert“ würde (Hardt et al. 2010; Schiller und Phelps 2011). Die Rekonsolidierungstheorie betrachtet das Abfragen einer Erinnerung also nicht als passives „Ablese“ einer Gedächtnisspur, sondern als Prozess, der die Gedächtnisspur vorübergehend in einen Zustand der Veränderbarkeit, der sog. Plastizität, versetzt (Hardt et al. 2010).

Diese Modifikationen können etwa in einer Beeinträchtigung (Amorapanth et al. 2000), einer Verbesserung (Lee 2008) oder einer inhaltlichen Verzerrung (Walker et al. 2003a; Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008) der originalen Gedächtnisspur bestehen (Hardt et al. 2010).

Da man bei der Konsolidierung von einem proteinbiosyntheseabhängigen Prozess ausgeht (Davis und Squire 1984; Goellet et al. 1986), vermutet man bei der Rekonsolidierung ähnliche zugrunde liegende Mechanismen, insbesondere nach einer vielbeachteten Arbeit von Nader und Kollegen im Jahre 2000 (Nader et al. 2000).

Hier wurden Ratten zunächst einer klassischen Angstkonditionierung mit Elektroschocks unterzogen. Wurde unmittelbar nach der Reaktivierung der Angsterinnerung der Proteinbiosyntheseinhibitor Anisomycin in die basalen und lateralen Nuclei der Amygdala injiziert (die eine wichtige Rolle im Angstgedächtnis zu spielen scheinen (Fanselow und LeDoux 1999)), konnten sie Amnesien hervorrufen. Diese Studie von Nader und Kollegen wurde als Indiz für das Vorhandensein von Rekonsolidierung im Angstgedächtnis von Tieren gewertet: Die Rekonsolidierung der Erinnerung sollte in diesem Fall durch den Proteinbiosyntheseinhibitor gestört worden sein.

Ein weiterer wichtiger Schluss, den man aus diesem Experiment zog, war die Detektion eines zeitlich begrenzten „Rekonsolidierungsfensters“, nach dessen Ablauf eine Erinnerung wieder in einen gegenüber Störungen resistenten Zustand gelangt. Dieses Fenster beginnt innerhalb von zehn Minuten nach der Reaktivierung und endet vor dem Ablauf von sechs Stunden.

Da sich Methoden dieses Formats, wie beispielsweise die Gabe gesundheitsschädigender Substanzen wie Anisomycin, nicht beim Menschen verwenden lassen, fiel hier die Studienlage zur Rekonsolidierung deutlich dünner aus. Dennoch fanden sich Hinweise im klinischen Rahmen, auf die im Unterpunkt 2.4.1 eingegangen wird.

Wie bei den Tierversuchen fanden sich auch im menschlichen Angstgedächtnis Indizien für das Auftreten gestörter Rekonsolidierung nach Reaktivierung, beispielsweise mithilfe klassischer Angstkonditionierung. Es zeigte sich etwa, dass eine Angstreaktion signifikant abnahm, wenn ein Extinktionstraining nach einer Reaktivierung der Angsterinnerung innerhalb des Rekonsolidierungsfensters erfolgte, nicht aber, wenn die Erinnerung nicht reaktiviert worden war (Schiller et al. 2010).

Auch in der Domäne des prozeduralen Gedächtnisses konnten Hinweise für gestörte Rekonsolidierung gefunden werden, beispielsweise anhand erlernter motorischer Abläufe wie Fingertippen (Walker et al. 2003a), einer Studie, deren Ergebnisse als erster direkter Hinweis für die Rekonsolidierung beim Menschen betrachtet wurden.

Die Frage, ob die Rekonsolidierung von Gedächtnisinhalten schließlich auch im deklarativen, insbesondere im episodischen, Gedächtnis stattfindet, wurde 2007 durch eine von Hupbach und Kollegen 2007 etablierte nicht-invasive Methode im Verhaltensexperiment untersucht.

Die Ergebnisse dieses Versuchs wurden als Beweis für die Rekonsolidierung im menschlichen episodischen Gedächtnis betrachtet, woraufhin der Versuchsaufbau vielfach adaptiert und wiederholt werden sollte (Wichert et al. 2011; Jones et al. 2012; Potts und Shanks 2012; Schwabe et al. 2012; Schwabe et al. 2013; Wichert et al. 2013; Jones et al. 2015).

2.4.1 Bedeutung für die klinische Anwendung

Die Untersuchung von Rekonsolidierung bzw. der Interferenz von Gedächtnisinhalten ist unabhängig von der beteiligten Gedächtnisdomäne besonders interessant unter dem Aspekt zukünftiger Therapieformen psychischer Erkrankungen.

Bereits in frühen Studien war es bei Patienten mit unterschiedlichen Störungen wie Halluzinationen und Zwangsstörungen beispielsweise möglich, die Symptome der Erkrankung deutlich abzuschwächen, wenn die Patienten die Inhalte der Erkrankung aktivierten und anschließend eine Elektrokrampftherapie erhielten (Rubin 1976).

Eine neuere Studie von Brunet et al. (2008) ergab Hinweise für die Therapie von Patienten mit posttraumatischer Belastungsstörung. Die traumatische Erinnerung wurde hier reaktiviert, indem die Patienten sie schriftlich wiedergeben mussten. Im Anschluss erhielten die Patienten entweder ein Placebo oder den Betablocker Propranolol innerhalb des Rekonsolidierungsfensters, um die Rekonsolidierung zu stören. Die Patienten, die Propranolol erhalten hatten, zeigten eine Woche später verminderte vegetative Angstreaktionen wie erniedrigte Werte der Hautleitfähigkeit oder Herzfrequenz, wenn sie erneut an das traumatische Ereignis erinnert wurden.

Die Ergebnisse der o.g. Studie von Schiller et al. (2010) beziehen sich zwar nicht auf das episodische, sondern auf das Angstgedächtnis, implizieren jedoch ebenfalls neue Anforderungen an Verhaltenstherapie bei Angststörungen: einem Extinktionstraining müsste ggf. eine Reaktivierung der Angstsinhalte vorangehen, um ein Wiederkehren der Angstreaktion zu verhindern.

Doch auch jenseits des medizinischen Kontextes sind die Auswirkungen von Reaktivierungen und Manipulationen auf Gedächtnisinhalte relevant - etwa in der Befragung von Augenzeugen. Shaw und Kollegen wiesen nach, dass in der Befragung von Augenzeugen wiederholtes Nachfragen nach bestimmten Aspekten etwa die Erinnerungen an diese Aspekte deutlich verbesserte, während nicht erfragte Aspekte vergessen wurden. Auf diese Weise wird die Erinnerung an das tatsächliche Geschehen

verzerrt und somit verfälscht, was auf vielen Ebenen weitreichende Folgen hat (Shaw et al. 1995).

2.5 Das Paradigma von A. Hupbach

Hupbachs Paradigma beruht auf folgendem Versuchsaufbau (eine ausführlichere Erläuterung erfolgt im Methodenteil): An Tag 1 (Montag) wird eine Liste 1 von 20 alltäglichen Gegenständen, die anschließend in einen blauen Eimer gelegt werden, von den Versuchsteilnehmern in einem Versuchsraum A im Verhaltenslabor gelernt. Um die vor allem nachts stattfindende Konsolidierung der Erinnerung zu gewährleisten, findet der Versuchstag 2 zwei Tage später statt (Mittwoch). Die Erinnerung an die Liste 1 wird in der *Reminder group* durch einen sog. *Reminder cue*, d.h. eine Abrufhilfe, reaktiviert. Diese besteht in der Originalarbeit darin, dass derselbe Versuchsleiter im selben Versuchsraum A die Probanden mithilfe einer sog. *Reminder question* nach der Prozedur von Tag 1 befragt und ihnen den an Tag 1 verwendeten blauen Eimer zeigt. Die *Reminder question* lautet dabei „Erinnern Sie sich an den blauen Eimer und was wir damit gemacht haben?“, wobei die Probanden allerdings vom expliziten Aufzählen einzelner Objekte abgehalten werden. Daraufhin lernen die Teilnehmer auf eine andere Weise weitere 20 Objekte. Die Kontrollgruppe (*No-Reminder group*) lernt Liste 2 in einem anderen Versuchsraum B mit einem anderen Versuchsleiter, der keine Fragen nach Tag 1 stellt (Hupbach et al. 2007).

Nach weiteren zwei Tagen (um die Rekonsolidierung der Liste 1-Erinnerung zu ermöglichen) findet Tag 3 für beide Versuchsgruppen im Versuchsraum A statt. Die Probanden werden in vier verschiedenen Durchgängen gebeten, aus dem Gedächtnis die erinnerten Gegenstände der Liste 1 frei zu erinnern und aufzuzählen.

Das zentrale Ergebnis von Hupbachs Studie war das Auftreten von Intrusionen in der *Reminder group*.

Bei den Intrusionen handelt es sich um Objekte aus der Liste 2, die die Teilnehmer fälschlicherweise aufzählten, wenn sie gebeten wurden, Liste 1-Objekte zu erinnern. Neben der Produktion dieser Intrusionen fiel auf, dass die Teilnehmer der *Reminder group* schlechter beim Erinnern der Objekte der Liste 1 im Vergleich zur Kontrollgruppe abschnitten.

Diese Ergebnisse, insbesondere das Auftreten der Intrusionen, wurden im Sinne der Rekonsolidierungstheorie interpretiert: Die Erinnerung an die Liste 1 sollte durch die

Reaktivierung an Tag 2 wieder labil und dadurch modifizierbar geworden sein, woraufhin ein sog. *Update* der Erinnerung durch das Erlernen der Liste 2 erfolgt sei. Ein weiteres zentrales Ergebnis war, dass das Auftreten von Intrusionen einem asymmetrischen Muster folgte, nämlich dahingehend, dass nur Liste 2-Intrusionen in Liste 1 auftraten, umgekehrt aber keine Liste 1-Objekte genannt wurden, wenn die Aufgabe war, Liste 2-Objekte aufzuzählen. Die Intrusionen traten also unidirektional auf.

Interessanterweise kamen es dann zu diesen Intrusionen, wenn die Liste 1 und 2 beide im selben Versuchsraum gelernt wurden. Fand Tag 2 in einem Raum B statt, produzierten die Teilnehmer kaum Intrusionen, auch wenn Versuchsleiter und *Reminder question* gleichblieben (*Experimenter/Question group*, Hupbach 2008). Man schloss, der räumliche Kontext sei der maßgebliche Faktor des *Reminders*, weshalb in der hier vorliegenden Studie insbesondere der Vergleich zur *Reminder group* (Hupbach et al. 2007) und zur *Experimenter/Question group* (Hupbach et al. 2008) gezogen wird. Im weiteren Verlauf der Arbeit wird die englische Nomenklatur der Gedächtnisforschung verwendet, insbesondere um den Vergleich der Ergebnisse mit denen der vorangegangenen Studien von Hupbach et al. zu vereinfachen.

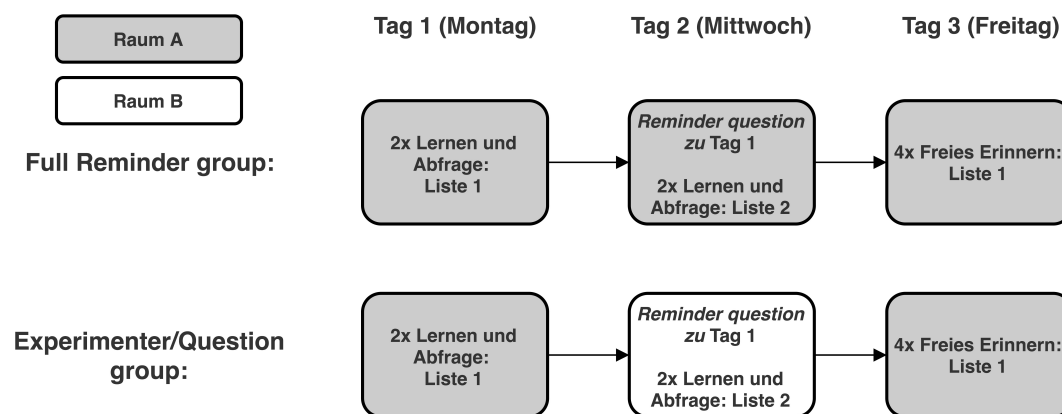


Abb. 1: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus der zentralen Versuchsgruppen von Hupbach et al. (2007, 2008) sowie der Experimente 1 und 3 dieser Studie. Alle Versuche wurden durch dieselbe Versuchsleiterin durchgeführt. Die Bedingungen der *Full Reminder group* sind an die *Reminder group* bei Hupbach et al. (2007) angelehnt: der zweite Versuchstag findet ebenfalls in Raum A statt und die Teilnehmer werden zunächst aufgefordert, die Prozedur von Tag 1 zu beschreiben, bevor sie die Liste 2 lernen. Analog zur *Experimenter/Question group* bei Hupbach et al. 2008 findet in der hiesigen *Experimenter/Question group* Versuchstag 2 in einem anderen Versuchsraum statt – *Experimenter* (Versuchsleiterin) und *Reminder* (*Reminder question* und Eimer) bleiben gleich, was den Namen dieser Versuchsgruppe erklärt.

2.6 Alternative Modelle

Die Ergebnisse der Studie von Hupbach und Kollegen entsprechen zwar durchaus den Anforderungen der Rekonsolidierungstheorie, allerdings bestehen alternative Erklärungsansätze für das Auftreten der Intrusionen.

Beim Abrufen von Erinnerungen im Zusammenhang mit Interferenzen sind insbesondere zwei Modelle beobachtet und beschrieben worden, auf die im Folgenden eingegangen werden soll.

Beide gehen davon aus, dass sowohl die Gedächtnisspur der Liste 1-Erinnerung in ihrer originalen Form bestehen bleibt, als auch die neue Gedächtnisspur von Tag 2. Während des Abrufens der Erinnerung überlagern sich die beiden Erinnerungen, was in der Kognitionspsychologie als „Interferenz“ bezeichnet wird. Einfach ausgedrückt „vermischt“ ein Versuchsteilnehmer die Gegenstände beider Versuchslisten, beziehungsweise vermag es nicht, die Erinnerungen an die einzelnen Listen getrennt abzurufen.

In diesem Punkt unterscheidet sich die Interferenztheorie fundamental von der Rekonsolidierungstheorie: diese geht von einer strukturellen Veränderung der Liste 1-Gedächtnisspur aus.

Die beiden alternativen Modelle für das Auftreten der Intrusionen werden im Folgenden unter dem Überbegriff der Interferenztheorie eingeordnet.

Im Genaueren legen wir das Augenmerk auf das *Temporal Context Model* (TCM) sowie die Theorie des zustandsabhängigen Lernens.

Beide alternativen Modelle werden zunächst dargelegt, bevor die von uns durchgeführten Versuche erläutert und in die aktuelle Diskussion eingebettet werden.

2.6.1 Temporal Context Model

Bereits in den 1950er Jahren wurden mathematische Modelle entwickelt, die die Wahrscheinlichkeit einer Erinnerung in Abhängigkeit eines Kontextes setzten, der eine Gesamtheit vieler einzelner Eigenschaften umfasst (Estes 1950; Estes 1955). Diese Modelle wurden anschließend vielfach weiterentwickelt.

Beim *Temporal Context Model* (TCM) handelt es sich um ein solches mathematisches Modell, was zur Erklärung von beobachteten Mustern beim freien Erinnern im episodischen Gedächtnis unter Einfluss des Kontextes entwickelt (Howard und Kahana 2002) und unter Berücksichtigung des *Leaky competing accumulator Models* (Usher

und McClelland 2001) zu einer Version TCM-A weiterentwickelt wurde (Sederberg et al. 2008).

Es fußt auf der Vorstellung eines zeitlichen Kontextes, in dessen Verlauf in einer Vielzahl von Dimensionen die sich stetig verändernden Eigenschaften driften (Sederberg et al. 2008), zu denen neben äußeren Merkmalen, wie beispielsweise der Umgebung, auch Merkmale des inneren Zustandes zählen, etwa Gefühle, Empfindungen oder Gedanken in der jeweiligen Situation.

In der Vorstellung des TCM wird beim Listenlernen ein Item (im vorliegenden Versuch einem zu merkenden Objekt entsprechend) mit seinem jeweiligen präexperimentellen Kontext assoziiert, also allen Informationen, die damit im Gedächtnis verknüpft sind. Diese werden Teil des aktuellen Kontextes. Beim Lernen des nächsten Items geschieht dies erneut mit dessen präexperimentellen Kontext und so weiter, wobei der Kontext jedes neu gelernten Items stets stärker repräsentiert wird als der vorhergegangene (Sederberg et al. 2008). Umgekehrt wird nun der aktuelle Kontext mit den jeweiligen Items assoziiert, was zur Folge hat, dass der Kontext als *Reminder cue* für die jeweiligen Items fungieren kann.

Bereits 2011 wurde das TCM auf Hupbachs Paradigma angewendet, wobei sich die Ergebnisse der Simulation tatsächlich mit denen von Hupbach und Kollegen deckten, insbesondere das kontextabhängige Auftreten von Intrusionen (Sederberg et al. 2011). Übertragen auf Hupbachs Paradigma bedeutet dies konkret, dass nach dem Tag 1 die Liste 1-Objekte mit dem Liste 1-Kontext, der durch die äußeren und inneren Merkmale der Lernsituation gekennzeichnet ist, assoziiert sind. Durch den *Reminder* an Tag 2, also das Betreten des Versuchsraumes, die Erinnerungsfrage und das Zeigen des Eimers, wird die Gesamtheit der an die Liste 1 gekoppelten kontextuellen Informationen reaktiviert.

Unter der Annahme, dass dieser Liste 1-Kontext zunächst präsent bleibt, werden die darauffolgend gelernten Liste 2-Objekte gelernt werden ebenfalls an diesen Liste 1-Kontext gekoppelt. Die Aufforderung an Tag 3, die Liste 1-Objekte wiederzugeben, erzeugt umgekehrt den Liste 1-Kontext wieder, welcher als *Reminder cue* einerseits für die Liste 1-Objekte, andererseits aber auch für die Liste 2-Objekte gilt. In der Folge zählen die Teilnehmer auch Liste 2-Objekte auf, produzieren also Intrusionen (Sederberg et al. 2011).

Im Rahmen des TCM würde die Liste 1-Erinnerung unabhängig von den Intrusionen quantitativ unverändert bleiben.

Insbesondere aufgrund der Deckungsgleichheit zwischen Hupbachs Ergebnissen und Sederbergs Simulation soll in der vorliegenden Reihe von Versuchen besonderes Augenmerk auf den Vergleich von der Rekonsolidierungstheorie und dem TCM als Erklärung für die Intrusionen gelegt werden.

2.6.2 Theorie des zustandsabhängigen Lernens

Die Theorie des zustandsabhängigen Lernens wurde zur Erklärung retroaktiver Amnesien entwickelt. Am Beispiel von Versuchen an Ratten, bei denen eine retroaktive Amnesie nach Angstkonditionierung durch leichte Elektroschocks wieder aufgehoben werden konnte (Miller und Springer 1972), stellten Riccio und Kollegen die Hypothese auf, die fehlende Erinnerung resultiere nicht aus der gestörten Speicherung der Lerninhalte im Gedächtnis, wie es etwa die Rekonsolidierungstheorie vorsieht, sondern lediglich in einer Schwierigkeit beim Abrufen (Riccio et al. 2006; Gisquet-Verrier und Riccio 2012).

Ähnliche Hinweise gab ein weiterer Versuch an Ratten, bei dem eine durch Hypothermie ausgelöste retroaktive Amnesie rückgängig gemacht werden konnte, wenn die Temperatur der Tiere vor dem Testen erneut gesenkt worden war (Hinderliter et al. 1975).

Riccio und Kollegen nahmen also an, dass der interne Kontext bei der Reaktivierung einer Erinnerung möglichst dem internen Kontext beim Testen entsprechen müsse, um das Zurückgreifen auf die Erinnerung zu erleichtern. Etwaige Einflussgrößen dieses inneren Kontextes wurden zunächst aber noch recht breit umfasst: neben der Körpertemperatur oder dem Zustand nach Elektroschocks kämen beispielsweise auch Hormonkonzentrationen in Betracht (Riccio et al. 2006).

Auch der gleichbleibende räumliche, d.h. externe Kontext beim Lernen und beim Abrufen einer Erinnerung hat eine bedeutende Rolle, wie das prominente Tauchexperiment von Godden und Baddeley zeigt. Sie ließen eine Gruppe von Tauchern jeweils an Land oder unter Wasser Listen lernen. Das freie Abrufen der Items fand entweder an Land oder an Wasser statt, wobei bei einigen Teilnehmern der jeweils andere Kontext verwendet wurde. Die Teilnehmer, die im gleichen räumlichen Kontext gelernt und geprüft wurden, schnitten deutlich besser ab – zu den Faktoren, die den Zugriff auf die Erinnerung ermöglichen, und daher beim Lernen und Abrufen

möglichst ähnlich sein müssen, sollte demzufolge also auch der räumliche Kontext gehören (Godden und Baddeley 1975).

In einer weiteren Studie mit Listenlernen von Unsworth et al. zeigte sich, dass ein Wechsel des internen Kontextes gleichermaßen wie ein Wechsel des externen Kontextes die Anzahl erinnerter Wörter reduzierte im Vergleich zu Versuchsgruppen mit gleichbleibendem Kontext bei Lernen und Abfrage (Unsworth et al. 2012). Der Wechsel des internen Kontextes wurde dabei durch die Aufforderung zu einem imaginären Rundgang durch das eigene Elternhaus hervorgerufen – eine bereits 2002 als für einen Wechsel des kognitiven Kontextes wirksam etablierte Methode (Sahakyan und Kelley 2002).

Es stellt sich daher die Frage, ob sich dieser Ansatz auch auf die beobachteten Phänomene bei Hupbachs Paradigma und damit auf das menschliche episodische Gedächtnis übertragen ließe.

So lassen sich auch die Intrusionen in Hupbachs *Reminder group* durch die Theorie des zustandsabhängigen Lernens erklären (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008).

Unter der Voraussetzung, dass der räumliche Kontext derartig den inneren Kontext mitbeeinflusst, wäre davon auszugehen, dass - wie auch im TCM - der Raum A als *Reminder cue* sowohl für die Liste 1 als auch für die Liste 2 fungierte, weshalb er beim erneuten Betreten an Tag 3 zur Assoziation mit Objekten sowohl der Liste 1, als auch der Liste 2 führte und damit zu den Intrusionen.

In der Kontrollgruppe hingegen treten keine Intrusionen auf, da der Versuchsraum lediglich als *Reminder cue* für die Liste 1 wirkt. Der interne Kontext, der durch den Versuchsraum erzeugt wird, ist in diesem Fall ein anderer. Folglich konkurrieren die Liste 2-Objekte nicht mit denen der Liste 1, wenn beim Abrufen der interne Kontext der Raumes A erzeugt wird, sodass es zu weniger Intrusionen und mehr erinnerten Liste 1-Objekten kommt.

3. Material und Methoden

220 freiwillige Probanden, die im Durchschnitt 25.6 ± 4.5 Jahre alt waren, wurden über eine Jobbörse der Universität Hamburg („Stellenwerk.de“) rekrutiert und mit 30€ für die Teilnahme an allen drei Versuchstagen entlohnt.

Es erfolgte eine zufällige Zuteilung zu den verschiedenen Versuchsgruppen mit jeweils 20 Teilnehmern. Der Studienablauf erfolgte unter Zustimmung der Ethikkommission der Deutschen Gesellschaft für Psychologie.

Sämtliche Versuche wurden durch die Autorin durchgeführt.

Versuchstage waren stets Montag, Mittwoch und Freitag derselben Woche, ausgenommen bei der Versuchsgruppe mit verlängertem Retentionsintervall (*Longer Retention group*), in welcher der Dienstag der Folgewoche den dritten Versuchstag darstellte.

Die Versuchsdurchführung von Hupbach und Kollegen wurde so genau wie möglich übernommen, teilweise in persönlicher Rücksprache mit A. Hupbach. So wurde ebenfalls ein bestimmter blauer Eimer als *Reminder cue* verwendet und die zwei Sets mit je 20 Objekten stimmten mit denen von Hupbachs Versuchsgruppe überein.

Früh zeigte sich, dass die Teilnehmer wesentlich mehr Objekte erinnerten als die Teilnehmer der Versuche von Hupbach und Kollegen (Experiment 1, *Full Reminder Replication group*). So waren einerseits bereits signifikant weniger Lerndurchgänge an Tag 1 und 2 notwendig, um den nötigen Anteil an der Gesamtobjektzahl zu erinnern, andererseits wurden wesentlich mehr Objekte der Liste 1 am Freitag richtig erinnert (siehe Ergebnisse Experiment 1). Daraufhin wurde das Versuchsdesign angepasst und für sämtliche weitere Versuche verwendet: Die Zahl der Objekte wurde auf 30 erweitert und die Versuchsdurchgänge auf zwei anstelle von vieren reduziert. Mögliche Ursachen für diese Unterschiede werden im Diskussionsteil von Experiment 1 diskutiert.

Allen Versuchsgruppen gemein waren die Lernmethoden der Gegenstände an beiden Versuchstagen.

Am ersten Tag lernten die Probanden 20 (*Full Reminder Replication group*), bzw. 30 (*Full Reminder group* und folgende) Gegenstände, die von der Versuchsleiterin nacheinander in zufälliger Reihenfolge aus einer Tasche gezogen, vom Probanden benannt und anschließend in einen blauen Mülleimer gelegt wurden.

Die Probanden wurden daraufhin gebeten, sämtliche erinnerten Objekte aufzuzählen und die Versuchsleiterin notierte diese.

Diese Prozedur wurde wiederholt, bis die Teilnehmer ≥ 17 , bzw. 25 Objekte erinnerte oder aber insgesamt vier (*Full Reminder Replication group*), bzw. zwei Durchgänge (*Full Reminder group* und folgende Gruppen) erreicht waren.

An Tag 2 (Mittwoch) lagen die Objekte in willkürlicher Anordnung auf einem Tisch. Die Versuchsteilnehmer benannten sie der Reihe nach und hatten dann 30 Sekunden Zeit, sie sich einzuprägen. Daraufhin wurden sie entfernt und die Probanden zählten die erinnerten Gegenstände auf. Auch hier wurde die Prozedur erneut wiederholt bis ≥ 17 , bzw. 25 Objekte erinnert wurden oder vier, bzw. zwei Durchgänge erreicht waren. Das freie Abrufen der Gegenstände (*Recall*) an Tag 3 erfolgt stets freitags, mit Ausnahme der Gruppe mit verlängertem Retentionsintervall.

Hier wurden die Probanden aufgefordert, so viele Gegenstände wie möglich von Tag 1 aufzuzählen. Dabei wurden ohne Rückmeldung durch die Versuchsleiterin, ob die genannten Objekte tatsächlich montags gezeigt worden waren, die erinnerten Gegenstände sowie etwaig auftretende Intrusionen notiert. Fielen den Probanden keine weiteren Objekte ein, folgte eine ca. 30-sekündige Unterhaltung zu einem unabhängigen Thema, bevor die nächste Runde des freien Erinnerns begann. Insgesamt gab es je vier Runden des freien Erinnerns der Gegenstände.

Die verschiedenen Variationen bezüglich des räumlichen Kontextes und der Art der Reaktivierung werden im Methodenteil des jeweiligen Experiments beschrieben.

Die statistische Auswertung erfolgte mittels Varianzanalysen (*mixed effects ANOVA*) mit dem Inter-Subjekt-Faktor *Group*, dem Intra-Subjekt-Faktor *Trial* (vier Erinnerungsversuche) und je nach Fragestellung und Experiment den abhängigen Variablen Liste 1-Erinnerung, Liste 2-Erinnerung und Liste 2-Intrusionen an den verschiedenen Versuchstagen.

Auch dabei wurde sich so genau wie möglich an die methodische Vorgehensweise in den vorhergegangenen Studien Hupbach und Kollegen gehalten (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008; Hupbach et al. 2011).

4. Experiment 1

Experiment 1 zunächst diente der Replizierung der Ergebnisse von Hupbach und Kollegen, insbesondere dem Nachweis von Intrusionen. Die Aufmerksamkeit galt hier v.a. ihrer *Reminder group*, bei der alle Versuchstage in einem Versuchsraum A stattgefunden hatten, da die Versuchsteilnehmer hier die höchste Zahl an Intrusionen produziert hatten (Hupbach et al. 2007).

4.1 Methoden Experiment 1

Das Versuchsdesign im Experiment 1 bei unserer *Full Reminder Replication group* entsprach insofern exakt dem oben Geschilderten der *Reminder group* in Experiment 1 bei Hupbach et al. 2007.

Die Reaktivierung der Liste 1-Erinnerung an Tag 2 erfolgte also, indem dieselbe Versuchsleiterin im selben Versuchsraum den Teilnehmern kurz den blauen Mülleimer zeigte und sie aufforderte, die Prozedur von Tag 1 kurz zu beschreiben, ohne jedoch spezifisch die Gegenstände aufzuzählen.

Daraufhin wurden mittels der anderen Methode, bei der die Gegenstände auf dem Tisch lagen, die Liste 2-Objekte erlernt.

Da die Versuchspersonen der *Full Reminder Replication group* bereits beim Erlernen der Gegenstände wesentlich mehr Gegenstände erinnerten (siehe Material und Methoden), wurden die Lerndurchgänge auf maximal 2 reduziert sowie die Zahl der Gegenstände auf 30 erhöht, wobei unsere Teilnehmer im Durchschnitt gleich viele Objekte am Ende von Tag 1 und 2 erinnerten.

Die Kontrollgruppe (*Experimenter/Question group*) lernte die Liste 2 in einem anderen Verhaltenslaborraum in einem Nachbargebäude, die Teilnehmer wurden jedoch durch dieselbe Versuchsleiterin und die *Reminder question* an Tag 1 erinnert, entsprechend der *Experimenter/Question group* bei Hupbach und Kollegen. So sollte die bei Hupbach nachgewiesene Kontextabhängigkeit untersucht werden: Nur wenn alle Versuchstage im gleichen Versuchsraum stattgefunden hatten, war es dort zur Produktion von Intrusionen gekommen (Hupbach et al. 2008).

4.2 Ergebnisse Experiment 1

Tag 1

Die insgesamt 36 Teilnehmer aller drei Versuchsgruppen von Experiment 1 bei Hupbach et al. (2007) benötigen im Schnitt 3.11 (*SD* 1.26) Lerndurchgänge, um das Kriterium von ≥ 17 gemerkten Gegenständen zu erreichen. Reichten bei einem Teilnehmer die vier Lerndurchgänge nicht aus, wurden ihm bei Hupbach fünf Durchgänge zugeschrieben.

In unserer *Full Reminder Replication group* betrug die Zahl der nötigen Durchgänge wie oben bereits erwähnt lediglich 2.45 (*SD* 0.51), und damit signifikant weniger (zweiseitiger t-Test, $t(54)=2.37$, $p<.05$).

Im letzten Lerndurchgang erinnerten unsere Teilnehmer im Schnitt 90.5% (*SD* 5.36) der Objekte.

Hupbach et al. (2007) gaben stets die Anzahl der benötigten Lerndurchgänge bis zum Erreichen der Zielzahl an Objekten an. Da in allen weiteren Gruppen dies in der vorliegenden Versuchsreihe nur zwischen 1 und 2 variieren konnte, wurde hier anstedessen der Prozentsatz der erinnerten Objekte verwendet.

Dieser betrug in unserer *Full Reminder group* 70.0% (*SD* 11.8) und in der *Experimenter/Question group* 69.7% (*SD* 9.7) der gelernten Gegenstände.

Damit zeigten sich keine signifikanten Unterschiede ($t(38)=0.09$, $p=0.92$), sodass davon auszugehen ist, dass die Gruppen in ihrer Merkfähigkeit und der Liste 1-Erinnerung überstimmten.

Tag 2

Hupbachs Teilnehmer von Experiment 1 benötigten im Schnitt 3.79 (*SD* 1.38) Lerndurchgänge, um an Tag 2 die benötigte Anzahl an gemerkten Objekten zu erreichen (Hupbach et al. 2007).

Unter denselben Lernbedingungen benötigte unsere *Full Reminder Replication group* 1.75 (*SD* 0.79) notwendige Durchgänge, und somit – wie an Tag 1 – signifikant weniger (zweiseitiger t-Test $t(54)=6.76$, $p<0.000001$).

Am Ende des zweiten Lerndurchgangs erinnerten die Teilnehmer unserer *Full Reminder Replication group* 89.41% (*SD* 4.76) Gegenstände.

In den beiden Gruppen, die 30 Gegenstände in 2 Durchgängen lernten, wurden im Schnitt 70.8% (*SD* 11.5) Objekte in der *Full Reminder* und 74.0% (*SD*=9.6) in der *Experimenter/Question group* erinnert.

So unterschieden sich auch hier beide Gruppen nicht signifikant voneinander ($t(38)=1.01, p=0.35$).

Tag 3

Liste 1-Erinnerung

Für den Vergleich unserer *Full Reminder Replication group* mit der *Reminder group* von Hupbach et al., die beide unter denselben Bedingungen getestet wurden, werden zunächst die richtig erinnerten Gegenstände von allen an Tag 1 gelernten Liste 1-Gegenständen betrachtet.

Hier zeigte sich eine Differenz beim prozentualen Anteil richtig erinnerter Objekte in beiden Studien: Unsere Versuchsteilnehmer erinnerten 60.6%, bei Hupbach (2007) waren es lediglich 36.3%. Da die Standardabweichung bei Hupbach et al. nicht beschrieben wurde, ist nur ein deskriptiver Vergleich möglich.

Wirft man nun einen Blick auf die unter erschwerten Bedingungen (max. 2 Durchgänge, 30 Objekte) untersuchte *Full Reminder group*, zeigten sich an Tag 3 im Durchschnitt 34.9% richtig erinnerte Objekte.

Auch hier war mangels Angabe der Standardabweichung bei Hupbach et al. kein statistischer Vergleich möglich. Unter diesen Bedingungen konnte aber bei den gegebenen Werten – 36.3% bei Hupbach, 34.9% hier – von einer Vergleichbarkeit zwischen diesen beiden Gruppen ausgegangen werden.

Mittels einer 3×4 *mixed ANOVA* wurde die Liste 1-Erinnerungen der drei Gruppen unseres ersten Experiments mit dem Inter-Subjekt-Faktor *Group* (*Full Reminder Replication* vs. *Full Reminder* vs. *Experimenter/Question*) und *Trial* (1-4) als Intra-Subjekt-Faktor verglichen.

Der Haupteffekt des *Trials* zeigte, dass sich die Erinnerung über die Abfragedurchgänge hinweg zunehmend verbesserte ($F(2.6, 144.1)=8.82, p<0.0001$), das heißt, pro Abfragerunde erinnerten die Teilnehmer mehr Objekte.

Der Haupteffekt der *Group* ($F(2, 56)=10.09, p<0.0005$) wies eine proportional bessere Liste 1-Erinnerung auf, wenn nur 20 Objekte gelernt worden waren.

Zwischen den beiden Versuchsgruppen mit 30 Objekten und 2 Durchgängen, also *Full Reminder*- und Kontrollgruppe zeigten sich keine signifikanten Unterschiede im richtigen Erinnern der Liste 1-Objekte, deskriptiv unterschieden sie sich allerdings mit 34.9% richtig erinnerten Liste 1-Objekten in der *Full Reminder group* bei 40.7% in der *Experimenter/Question group*.

Im Vergleich: Bei Hupbach hatte es zwischen der *Reminder Group* mit 36.3% und 51.9% für die *Experimenter/Question group* einen wesentlich größeren Unterschied gegeben.

Zusammengefasst erhöhte der Ortswechsel zum Lernen der Liste 2-Objekte die Zahl der erinnerten Liste 1-Objekte in unserer Auswahl weniger ausgeprägt als bei Hupbach et al. (2008).

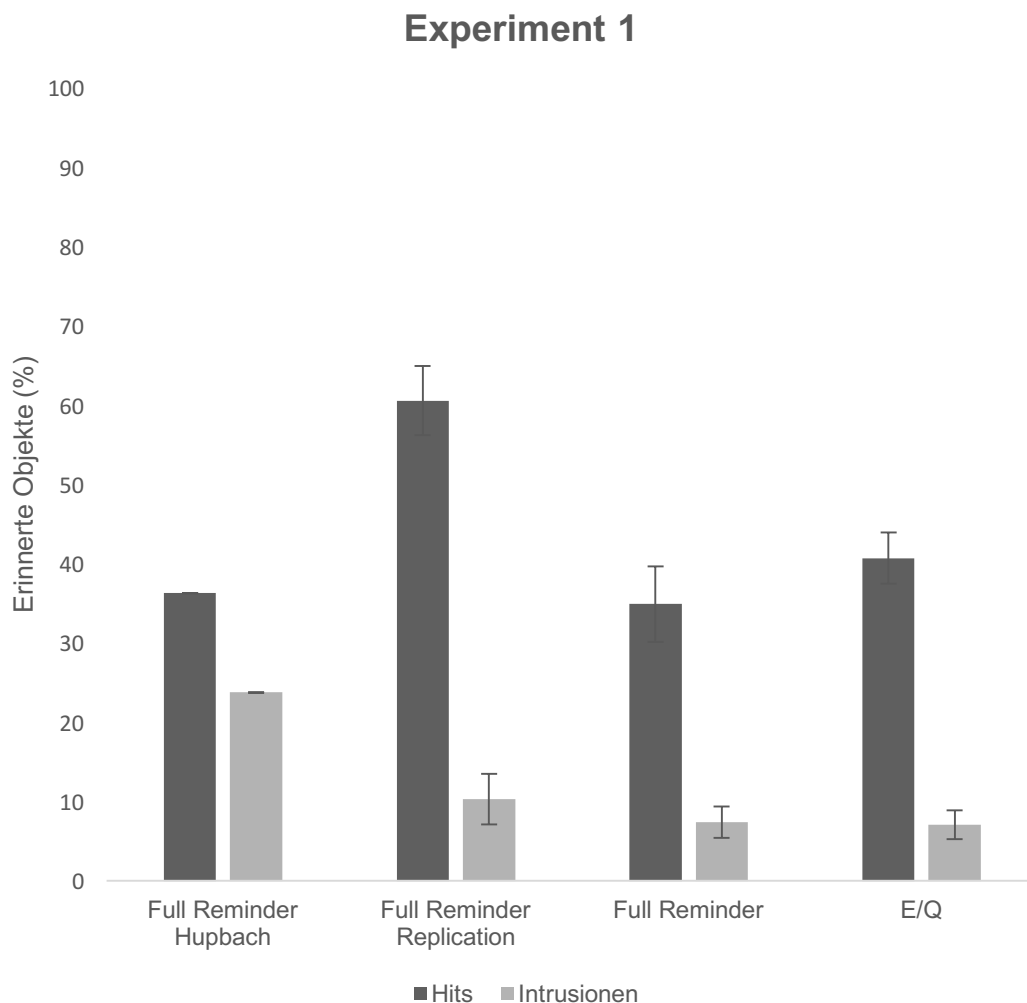


Abb. 2: Prozentualer Anteil erinnertes Objekte der Liste 1 (*Hits*) und der Liste 2 (*Intrusionen*) an Tag 3 in Experiment 1, gemittelt über alle vier Durchläufe beim freien Erinnern an Tag 3. Die Fehlerbalken stellen den Standardfehler dar. Die Ergebnisse der zu replizierenden *Reminder group* von Hupbach et al. 2007 sind zum Vergleich links dargestellt (*Full Reminder Hupbach*). Der Versuchsaufbau war folgendermaßen: *Full Reminder Replication*: Replikation von Hupbach et al. (2007); *Full Reminder*: selber Versuchsraum, selbe Versuchsleiterin und *Reminder question* an Tag 2, mehr Objekte und weniger Lerndurchgänge als bei Hupbach et al.; *E/Q* (= *Experimenter/Question*): Wechsel des Verhaltenslabors an Tag 2, aber dieselbe Versuchsleiterin und *Reminder question*, Recall an Tag 3 im selben Raum wie Tag 1.

Intrusionen von Liste 2

Da bei Hupbach et al. keine Standardabweichungen angegeben wurden, war auch hier ein statistischer Vergleich zwischen der *Reminder group* von Hupbach et al. und unserer *Full Replication group*, die beide mit 20 Objekten und 4 Lerndurchgängen getestet worden waren, nicht möglich. Deskriptiv zeigten sich in unserer *Full Reminder Replication group* mit 10.1% (Anteil aufgezählter Liste 2-Objekte an allen erlernten Liste 2-Objekten) deutlich weniger Liste 2-Intrusionen als bei Hupbach und Kollegen mit 23.8%.

Für den Fall, dass die Teilnehmer möglicherweise unterschiedlich stark ihre Antworten filtern und dadurch beispielsweise zwar mehr richtig erinnerte Liste 1-Objekte, gleichzeitig aber mehr Liste 2-Intrusionen nennen würden, wurde die sog. relative Intrusionsrate bestimmt, nämlich der Quotient aus Intrusionen und richtig erinnerten Liste 1-Objekten. Allerdings führte dies zu einem sogar noch drastischeren Unterschied zwischen beiden Gruppen, nämlich 65.6% bei Hupbachs *Reminder group* und 16.6% der hiesigen *Full Reminder Replication Group*.

Nun verglichen wir unsere *Full Reminder group* mit Hupbachs Gruppe, die bezüglich der erinnerten Liste 1-Objekte übereingestimmt hatten.

Hier zeigten sich 7.4% Intrusionen bei uns, bei Hupbach waren es im Vergleich 23.8% gewesen.

Da diese Gruppe bei den richtig erinnerten Objekten schlechter abschnitt, stieg in dieser Gruppe die relative Intrusionsrate auf 21.1%, unterschied sich jedoch nach wie vor deutlich von der relativen Intrusionsrate von 65.6% bei Hupbach et al. (2007).

Nach einer Analyse mittels *3 x 4 mixed ANOVA* mit dem Inter-Subjekt-Faktor *Group* und dem Intra-Subjekt-Faktor *Trial* unserer drei Versuchsgruppen zeigten sich keine statistisch signifikanten Unterschiede bezüglich der Zahl der Intrusionen, insbesondere nicht zwischen der *Experimenter/Question* und der *Full Reminder group*.

4.3 Diskussion Experiment 1

Das zentrale Ergebnis von Hupbach und Kollegen war die erhöhte Rate an Liste 2-Intrusionen während des Abrufens an Tag 3 in der *Reminder group*, in welcher sämtliche Versuchstage in einem Raum A stattfanden. Dies konnte in Experiment 1 nicht im selben Maße repliziert werden.

Zu den zwei wichtigsten Ergebnissen in Experiment 1 zählten zum einen das bessere Abschneiden der Teilnehmer der *Full Reminder Replication group* unter den gleichen

Versuchsbedingungen wie bei Hupbach et al., was sich in Form deutlich mehr erinnerter Liste 1-Objekte und weniger Intrusionen zeigte.

Zum anderen traten auch bei an die *Performance* der hiesigen Teilnehmer angepassten Bedingungen (*Full Reminder group*) deutlich weniger Liste 2-Intrusionen auf.

So unterschied sich die Anzahl der Intrusionen weder im Vergleich zwischen *Full Reminder Replication* und *Full Reminder group*, noch im Vergleich zwischen *Full Reminder* und *Experimenter/Question group* statistisch signifikant, wobei vor allem der Unterschied zwischen den beiden Letztgenannten bei der Vorgängerstudie von Hupbach und Kollegen 2007 als entscheidend für den Nachweis der gestörten Rekonsolidierung nach kontextabhängiger Reaktivierung gegolten hatte.

Es lässt sich also sagen, dass sich Hupbachs Experiment weder unter identischen, noch angepassten Versuchsbedingungen replizieren ließ, und insbesondere der Gebrauch des anderen Versuchsraums als veränderter Kontext keine Auswirkung auf die Produktion von Intrusionen hatte.

Dies deutet daraufhin, dass für den von Hupbach und Kollegen berichteten Effekt der kontextabhängigen Rekonsolidierung andere Rahmenbedingungen maßgeblich von Bedeutung sind, welche im Folgenden weiter untersucht werden sollen.

Differenz der Performance

Unabhängig von dem Auftreten von Intrusionen zeigte sich zunächst als maßgeblicher Unterschied zwischen Hupbachs *Reminder group* und unserer *Full Reminder Replication group*, dass allgemein, d.h. an allen drei Versuchstagen, mehr Gegenstände erinnert wurden.

Inwieweit also können sich Hupbachs Versuchsteilnehmer von unseren unterscheiden haben?

Hupbachs Stichprobe bestand zum einen aus *Undergraduate students* (d.h. Studierenden des ersten Studienabschnitts) der Universität von Arizona, die für die Teilnahme an der Studie *Credit points* (d.h. Leistungspunkte für Studienleistungen) erhielten. Unsere Probanden hingegen waren durchschnittlich 25.6 Jahre alt und damit geringfügig älter als die Versuchsteilnehmer bei A. Hupbach. Außerdem waren sie auf einer Jobbörse im Internet auf die Studie aufmerksam geworden – d.h. sie waren auf der Suche nach einer Tätigkeit, bewarben sich eigens für die Studienteilnahme und wurden für die Teilnahme am Experiment finanziell entlohnt.

Es ist möglich, dass unsere Teilnehmer aus den o.g. Gründen über eine höhere Motivation verfügten als Hupbachs Studienteilnehmer. Dass dies zu besseren Ergebnissen führt, ist mit einer unlängst veröffentlichten Studie vereinbar laut derer Studenten, die für eine Aufgabe mit *Credit points* belohnt wurden, im Verlaufe des Semesters zunehmend schlechter in Versuchen abschnitten als die Teilnehmer, die für die Teilnahme Geld bekamen (Nicholls et al. 2015).

Differenz der Zahl von Intrusionen

In unserer *Full Reminder group* produzierten die Teilnehmer weniger Intrusionen als in Hupbachs *Reminder group* – auch nach der Anpassung der Versuchsbedingungen. Gleichzeitig reduzierte es die Anzahl der Intrusionen nicht, wenn die Liste 2 in einem anderen Verhaltenslabor als die Liste 1 gelernt wurde. ´

Dies überrascht besonders, wenn man berücksichtigt, dass unsere Versuchsgruppen je 20 Teilnehmer umfassten, während es bei Hupbach et al. nur 12 gewesen waren.

Hier kommen zwei Möglichkeiten in Betracht:

Erstens könnte auch hier die Ursache in der möglicherweise höheren Motivation unserer Teilnehmer gelegen haben (s.o.) und einem damit einhergehenden Bemühen, sich die Gegenstände der Liste 1 zu merken – dies könnte die Erinnerung vor der Interferenz mit der Liste 2-Erinnerung geschützt haben.

Eine zweite Möglichkeit besteht darin, dass in unserem *Setting* der räumliche Kontext, der am Tag 2 als *Reminder* der Erinnerung von Tag 1 fungieren sollte, nicht effektiv gewesen sein könnte, d.h. hinsichtlich seiner Eigenschaften nicht spezifisch genug, um an Tag 2 den Kontext der Liste 1 wieder hervorzurufen.

Differenz der Liste 1-Erinnerung

Zwar machten Hupbach und ihre Kollegen das Auftreten von Rekonsolidierung an der Zunahme von Intrusionen fest, doch zeichnete sich bei ihren Experimenten deskriptiv eine Differenz zwischen der Liste 1-Erinnerung der *No Reminder group* (45.0%) und der *Reminder group* (36.3%) ab (Hupbach et al. 2007).

In der Folgestudie 2008 zeigte sich in Experiment 2 ein signifikanter Unterschied zwischen der *Experimenter/Question group* und den Gruppen, die den räumlichen Kontext nicht wechselten (Hupbach et al. 2008).

Im hiesigen Experiment 1 zeigte sich nur eine geringfügig verminderte Liste 1-Erinnerung in der *Full Reminder group* im Vergleich mit der *Experimenter/Question group*, was mit der geringen Zunahme an Intrusionen korrespondiert.

Die Modelle der Interferenztheorie gehen davon aus, dass das Erinnern kompetitiv erfolgt, was bedeutet, dass alle infrage kommenden Antworten miteinander konkurrieren (Howard und Kahana 2002).

Träten also Schwierigkeiten auf, die Listen voneinander zu unterscheiden, sollte dies zu Intrusionen führen, im Umkehrschluss aber auch gleichzeitig zu einer geringeren Anzahl richtig erinnerter Objekte.

Aus der Sicht des TCM wäre so in Experiment 1 in der *Full Reminder group* also mit weniger erinnerten Liste 1-Gegenständen im Vergleich zur *Experimenter/Question group* und dementsprechend mehr Intrusionen zu rechnen gewesen.

Auch im Sinne der Theorie des zustandsabhängigen Lernens wäre von einer größeren Differenz an richtig erinnerten Objekten auszugehen gewesen, da in der *Full Reminder group* derselbe Zustand durch den Kontext des Versuchsraums A beim Lernen der Liste 1 und beim Abfragen herrschte, nicht aber in der *Experimenter/Question group*.

Die Zunahme an richtig erinnerten Objekten aus der Liste 1 über die Durchgänge beim freien Erinnern hinweg geht Hand in Hand mit dem sog. *Testing Effect* (Roediger und Karpicke 2006). Dieser besagt, dass beim multiplen Listenlernen die originale Erinnerung durch wiederholtes Testen mehr gestärkt wird, als durch wiederholtes Lernen der Inhalte, selbst wenn in der Testsituation kein *Feedback* zur Richtigkeit der genannten Antwort gegeben wird.

Es lässt sich zusammenfassen, dass die Replikation der Ergebnisse von Hupbach und Kollegen (2007; 2008) nicht adäquat gelang. Der Einfluss des räumlichen Kontextes auf die Produktion von Intrusionen und das Liste 1-Gedächtnis fiel wesentlich geringer als bei ihnen. Dies deutet darauf hin, dass entweder die Motivation der Teilnehmer oder aber das Erscheinungsbild des räumlichen Kontextes die Rahmenbedingungen für die Entstehung von Intrusionen mitprägen.

5. Experiment 2

Nachdem es in Experiment 1 nicht möglich gewesen war, Hupbachs Ergebnisse zu replizieren, war das Ziel von Experiment 2, Bedingungen auszumachen, unter denen sich die Zahl der Intrusionen erhöhen würde.

Dazu wurden zwei verschiedene Manipulationen verwendet.

Die erste Manipulation erfolgte durch das Verlängern des Retentionsintervalls, d.h. des Abstands zwischen dem Lernen der Liste 2 an Tag 2 und dem Abrufen der Liste 1-Erinnerung an Tag 3.

Sollte es hierbei zu einer gleichbleibenden Zahl, bzw. einer Abnahme an Intrusionen kommen, sollte dies für die Rekonsolidierungstheorie sprechen. Bei der Konsolidierung ist vor allem der Schlaf der ersten Nacht nach dem Lernereignis von Bedeutung (Stickgold et al. 2000; Walker et al. 2003b). Da die Rekonsolidierung auf ähnlichen Mechanismen beruhen soll, wäre anzunehmen, dass sich die (nach Tag 2 rekonsolidierte) Gedächtnisspur durch eine Verlängerung des Retentionsintervalls nicht weiter inhaltlich verändern würde. Aufgrund allgemeinen Vergessens könnte es zwar insgesamt zu weniger genannten Objekten kommen, d.h. einer qualitativen Abnahme der Erinnerung. Dabei sollte die relative Intrusionsrate aber gleichbleiben.

Eine Erhöhung der relativen Intrusionsrate hingegen sollte für die Theorie des TCM sprechen: mit einer größeren zeitlichen Distanz werden im Verständnis des TCM die beiden Kontexte des ersten und zweiten Versuchstages einander immer ähnlicher und sind so immer schwerer zu unterscheiden. Diese Anforderung geht Hand in Hand mit den Anforderungen des folgenden Effekts:

Die Eigenschaft, die beschreibt, wie neu, bzw. bekannt dem Teilnehmer ein *Item* erscheint, wird auch als Rezenz bezeichnet. Der sog. *Recency Effect* bezeichnet den Effekt, dass am Ende einer Lerneinheit gelernte Inhalte in der Regel besser in Erinnerung blieben als solche, die beispielsweise in der Mitte einer Liste gelernt wurden. Bjork und Whitten stellten jedoch auch fest, dass die bevorzugte Wiedergabe der Items, die am Ende einer Liste gelernt würden, nur dann aufträte, wenn der jeweilige Abstand zwischen dem Lernen der Listen und dem Zeitpunkt der Abfrage in Relation sich nicht wesentlich unterscheidet. Lernte ein Proband eine Woche täglich eine Liste, würde am Ende der Woche die zuletzt gelernte Liste besser erinnert, wohingegen der *Recency Effect* nach einem Monat nicht mehr nachzuweisen sei, da die Fähigkeit zur zeitlichen Diskriminierung nicht mehr gegeben sei (Bjork und Whitten 1974). Gemäß diesem Effekt sollte im vorliegenden Versuch die Unterscheidbarkeit

der Liste 1 und 2 bei einem verlängerten Retentionsintervall abnehmen und die Intrusionsrate zunehmen.

Auch im Sinne der Theorie des zustandsabhängigen Lernens sollte die relative Intrusionsrate in der *Full Reminder*-Bedingung bei einem längeren Retentionsintervall zunehmen, denn auch sie fußt auf der Idee des kontextabhängigen Lernens, wobei sich hier die beiden durch den Kontext hervorgerufenen Zustände des ersten und zweiten Tages mit dem Vergehen der Zeit zunehmend annähern.

Als mögliche Ursache für die mangelnde Produktion von Intrusionen in Experiment 1 war in Betracht gezogen worden, die Liste 1-Erinnerung sei unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht ausreichend reaktiviert worden, als dass sie dadurch destabilisiert und so zugänglich für *Updates* geworden sei.

In der zweiten Manipulation sollte daher eine weniger subtile Reaktivierung der Liste 1-Erinnerung angestrebt werden, als es im Paradigma von Hupbach (Hupbach et al. 2007) und in der Replikation in Experiment 1 geschehen war - und zwar durch Aufzählen der Liste 1-Objekte vor dem Erlernen der neuen Gegenstände, also einer expliziteren Form des Abrufens. Diese Manipulation lag insbesondere nahe, da in den existierenden Studien, deren Ergebnisse sowohl bei Tieren, als auch im menschlichen Angst- und prozeduralen Gedächtnis auf das Vorhandensein von Rekonsolidierung gedeutet hatten, dafür stets eine recht explizite Reaktivierung vonnöten gewesen war. Bei Naders o.g. Studie war beispielsweise die Reaktivierung der Angsterinnerung der Ratten vor der Injektion des Proteinsynthesehemmers in die Amygdala durch das Darbieten des konditionierten Stimulus (CS) in Form des Klingeltons erfolgt (Nader et al. 2000). Auch bei den Versuchen im prozeduralen Gedächtnis war dies der Fall: die Individuen wiederholten die Fingertipp-Sequenz von Tag 1, bevor sie an Tag 2 die zweite Sequenz lernten (Walker et al. 2003a).

Bei der Studie zur Angstkonditionierung beim Menschen waren den Teilnehmern an Tag 2 die Quadrate präsentiert worden, die zuvor mit einem Elektroschock konditioniert worden waren, bevor die Löschung erfolgte (Schiller et al. 2010).

Ob eine derartige explizite Reaktivierung als Voraussetzung der Rekonsolidierung in anderen Gedächtnisdomänen auch für das episodische Gedächtnis beim Menschen gälte, sollte in der zweiten Manipulation in Experiment 2 untersucht werden.

Im Hinblick auf die o.g. Studien sollten mehr Intrusionen nach einer expliziten Reaktivierung der Erinnerung also mit den Anforderungen der Rekonsolidierungstheorie übereinstimmen.

Eine Erhöhung der Intrusionen durch explizite Reaktivierung der Liste 1 wäre allerdings auch zugunsten des TCM zu interpretieren. Wenn die explizite Reaktivierung den Liste 1-Kontext stärker reaktivierte als die *Reminder question* (Experiment 1 dieser Studie, Hupbach et al. 2007, 2008), würden die Liste 2-Objekte umso eher mit diesem daraufhin aktivierten Kontext verknüpft. Die Wahrscheinlichkeit, Intrusionen anstelle von Liste 1-Objekten zu nennen, sollte sich im Sinne dieses Modells ebenfalls vergrößern.

Einzig im Sinne des zustandsabhängigen Lernens wären eine Stärkung der originalen Erinnerung und analog weniger Intrusionen zu erwarten: so konnten Pastötter et al. etwa nachweisen, dass beim multiplen Listenlernen die Listen besser voneinander unterschieden werden können und dementsprechend weniger Interferenzen auftreten, wenn zwischen dem Lernen der einzelnen Listen eine erneute Abfrage stattfand. Dabei verbesserten sich wohl die Erinnerung an die vor der Abfrage gelernten Listen, als auch der darauffolgenden. Neben den Ergebnissen im Verhaltensexperiment fanden sich im EEG durch die elektrophysiologische Aktivität eindeutige Hinweise, dass das Abfragen der vorab gelernten Listen das Kodieren der neuen Listen vereinfache. Pastötter und Kollegen sahen die Ursache darin, dass das Abrufen der Erinnerung zwischen den verschiedenen Listen jeweils derartig den internen Kontext ändere, sodass jede Liste mit einem recht unterschiedlichen Kontext verknüpft sei. Abfragen der Liste bildete demzufolge gegenüber erneutem Lernen einen Schutz vor proaktiver Interferenz, schützt also die nachfolgend gelernten Inhalte und „isoliert“ die Listen voneinander, was hier im Folgenden als sog. *List Isolation Effect* wieder aufgegriffen wird (Pastötter et al. 2011). Demzufolge müssten nach der expliziten Reaktivierung die Erinnerung an die Liste vom Tag 2 gestärkt werden und somit besser von der Liste 1 abzugrenzen sein.

Einen ähnlichen Ansatz hat auch der o.g. *Testing Effect*, der die Vorteile des Testens gegenüber wiederholtem Lernen aufzeigt, allerdings in Bezug auf die vorab gelernte Liste. So zeigten beispielsweise bei Halamish und Bjork (2011) die Teilnehmer beim freien Abrufen der ersten Liste eine bessere Erinnerung an diese nach mehrmaligem Testen, als nach mehrmaligen Lernen. Das Testen schützte hier also vor retroaktiver Interferenz.

Getreu der Theorie des zustandsabhängigen Lernens war aufgrund der beschriebenen Effekte also bei expliziter Reaktivierung eher mit einer Abnahme an Intrusionen zu rechnen.

5.1 Methoden Experiment 2

Der Versuchsbau entsprach im Wesentlichen dem der *Full Reminder group* in Experiment 1 (30 Objekte, 2 Lerndurchgänge). Die Veränderungen bestanden einzig darin, dass in der *Longer Retention group* Tag 3 erst 6 Tage nach Erlernen der Liste 2 stattfand (d.h. am darauffolgenden Dienstag). In der *Explicit Reactivation group* sollten die Probanden an Tag 2 zuallerst frei die erinnerten Liste 1-Objekte ohne Feedback aufzählen, bevor sie die Liste 2-Objekte auf die herkömmliche Weise lernten.

5.2 Ergebnisse Experiment 2

Tag 1

Es zeigten sich zwischen den Gruppen keine Unterschiede bezüglich der Rate der erinnerten Objekte nach dem letzten Lerndurchgang: *Longer Retention group*: 72.5% (*SD* 7.6), *Explicit Reactivation group*: 74.3%, (*SD* 8.0). Der statistische Vergleich dieser Gruppen mit der *Full Reminder group* aus Experiment 1 ergab keine signifikanten Unterschiede ($F(2, 57)=1.09, p=0.34$).

Tag 2

In der *Explicit Reactivation group* erinnerten die Teilnehmer im Schnitt 56.0% (*SD*=2.7) der Objekte der Liste 1.

Die Aneignung der Liste 2 erfolgte mit 71.7% (*SD* 9.9) erinnerten Objekten in der *Longer Retention group* sowie mit 75.8% (*SD* 11.7) in der *Explicit Reactivation group*.

Tag 3

Liste 1-Erinnerung

Die Analyse der Daten erfolgte mittels einer 3×4 *mixed ANOVA* mit dem Inter-Subjekt-Faktor *Group* (*Full Reminder* vs. *Longer Retention* vs. *Explicit Reactivation*) und dem Intra-Subjekt-Faktor *Trial*.

Der Haupteffekt *Group* zeigte signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($F(2, 57)=8.92, p=0.0043$) dahingehend, dass in der *Explicit Reactivation group* signifikant mehr Liste 1-Objekte erinnert wurden (Tukey *HSD* $ps<0.01$; *Explicit Reactivation* vs. *Full Reminder*, *Longer Retention*). Die Interaktionen hatten keinen signifikanten Effekt.

Von den erinnerten Liste 1-Objekten in der *Explicit Reactivation group* waren 87.9% (*SD* 6.6) bereits am Tag 2 genannt worden. Wie auch in Experiment 1 war hier der

Haupteffekt des *Trials* signifikant im Sinne einer zunehmenden Liste 1-Erinnerung pro wiederholtem Abfragedurchgang ($F(2.6, 149.7)=15.9, p<0.0001$).

Experiment 2

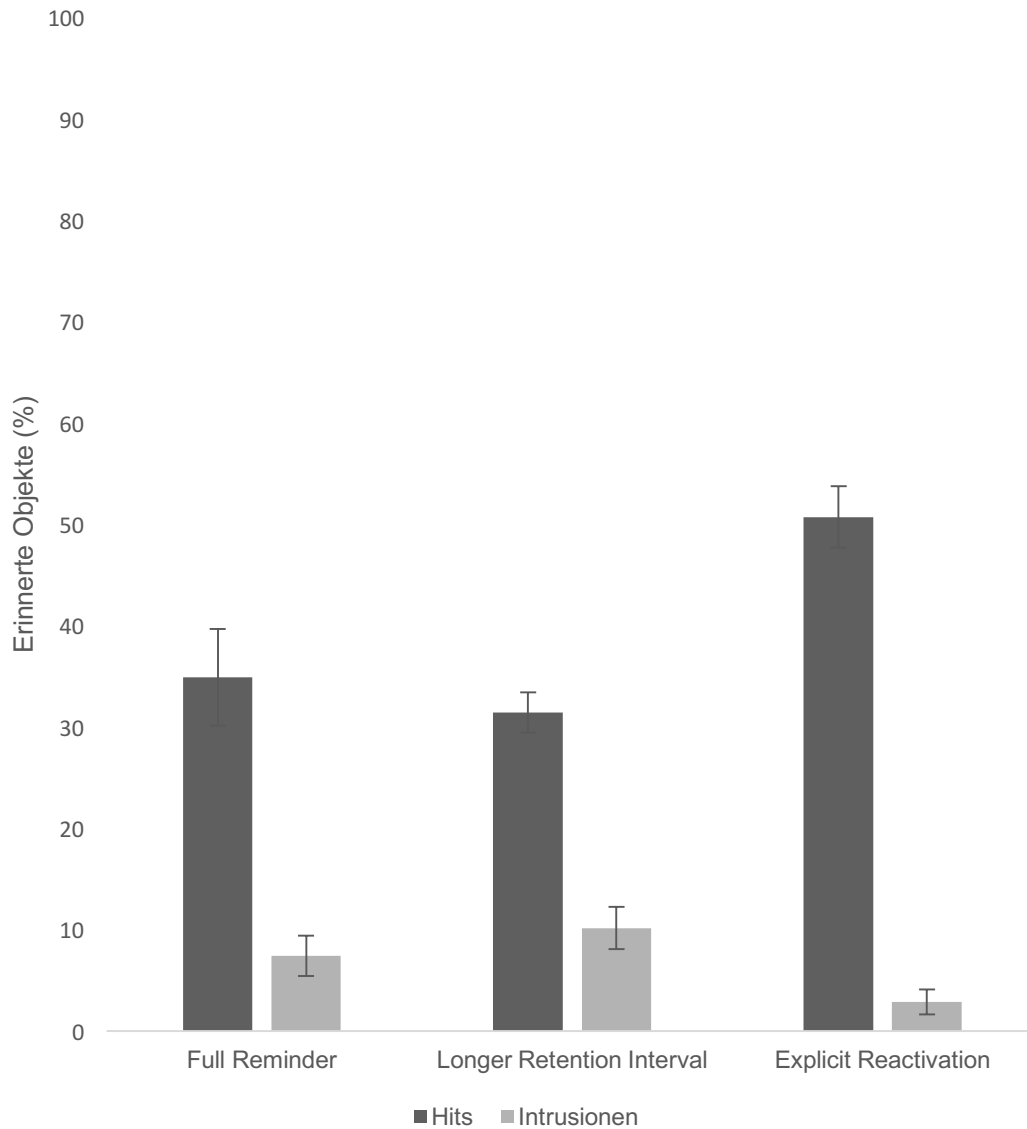


Abb. 3: Prozentualer Anteil erinnerter Objekte der Liste 1 (*Hits*) und der Liste 2 (*Intrusionen*) am Tag 3 in Experiment 2, gemittelt über alle vier Durchläufe des freien Erinnerns an Tag 3. Die Fehlerbalken stellen den Standardfehler dar. Die Ergebnisse der *Full Reminder group* aus Experiment 1 sind zum Vergleich links dargestellt. Der Versuchsaufbau war folgendermaßen: *Longer Retention Interval*: Versuchsaufbau wie in der *Full Reminder group* (selber Versuchsraum, selbe Versuchsleiterin, *Reminder question*), allerdings mit 6-tägigem Abstand zwischen Tag 2 und 3; *Explicit Reactivation*: selber Versuchsraum, selbe Versuchsleiterin, an Tag 2 jedoch ein lautes Aufzählen der erinnerten Objekte von Tag 1 anstelle einer *Reminder question*.

Intrusionen von Liste 2

Der Haupteffekt der *Group* war signifikant ($F(2,57)=3.71, p=0.031$), hervorgerufen durch weniger Intrusionen in der *Explicit Reactivation group* im Vergleich zur *Longer*

Retention group (Tukey HSD $p < 0.05$). Auch der Haupteffekt des *Trials* ergab signifikante Zunahmen über die Durchgänge hinweg ($F(1.6, 90.6) = 3.82, p < 0.05$).

Die relative Intrusionsrate stieg um fast die Hälfte (47.6%) an von 21.2% in der *Full Reminder group* auf 31.3% in der *Longer Retention group*.

Die Zahl der Teilnehmer, die überhaupt keine Intrusionen produzierten, betrug in der *Full Reminder group* 5, der *Longer Retention group* 2 und der *Explicit Reactivation group* 12. Mittels Chi-Quadrat-Test (χ^2 -Test) ergaben sich hierbei statistisch signifikante Unterschiede sowohl zwischen der *Longer Retention* und der *Full Reminder group* ($\chi^2(1) = 5.00, p < 0.05$), als auch zwischen der *Full Reminder* und der *Explicit Reactivation group* ($\chi^2(1) = 13.07, p < 0.001$).

Des Weiteren zeigte sich in der *Explicit Reactivation group* eine signifikante negative Korrelation zwischen den an Tag 2 erinnerten Liste 1-Objekten und der Anzahl an Intrusionen an Tag 3 ($r(19) = -.68, p < 0.004$). Je mehr Liste 1-Objekte an Tag 2 aufgezählt wurden, desto weniger Intrusionen wurden produziert.

5.3 Diskussion Experiment 2

Die wichtigsten Funde in der Gruppe mit verlängertem Retentionsintervall waren die signifikant erhöhte Zahl an Teilnehmern, die überhaupt Intrusionen produzierten, sowie eine Erhöhung der relativen Intrusionsrate um ca. 50% im Vergleich zum normalen Retentionsintervall. Das explizite Aufzählen an Tag 2 hingegen führte zu einem signifikanten Rückgang an Teilnehmern, die überhaupt am Tag 3 Intrusionen produzierten (nur 8 von 20) und zu statistisch signifikant mehr erinnerten Objekten von Tag 1.

Diskussion bzgl. der Rekonsolidierungstheorie

Die Ergebnisse der *Longer Retention group* stehen in Widerspruch zu den Annahmen der Rekonsolidierungstheorie bezüglich eines verlängerten Retentionsintervalls. Laut der Rekonsolidierungstheorie wird eine Gedächtnisspur nach der Modifizierung durch *Updates* re-„konsolidiert“, also wieder stabilisiert. Das bedeutet, dass die Gedächtnisspur lediglich innerhalb des Rekonsolidierungsfensters anfällig für Modifikationen ist. Dieses beginnt innerhalb von zehn Minuten nach der Reaktivierung und dauert bis zu sechs Stunden (Nader et al. 2000). Es war zwar davon auszugehen, dass bei einer Verlängerung des Zeitintervalls zwischen dem Lernen der Liste 2 und

dem Abrufen nach 6 Tagen insgesamt weniger Objekte genannt würden als bei dem zweitägigen Intervall wie im ursprünglichen Versuchsaufbau, weil die Teilnehmer insgesamt einige Objekte vergessen. Hierbei sollte jedoch die relative Intrusionsrate gleichbleiben, da die Gedächtnisspur nach Abschluss des Rekonsolidierungsfensters wieder in einen modifikationsresistenten Zustand gelangt sein sollte.

In der *Longer Retention group* stieg zum einen die relative Intrusionsrate deskriptiv um rund 50% an, zum anderen reduzierte sich die Zahl der Teilnehmer, die gar keine Intrusionen produzierten, signifikant.

Da in der Rekonsolidierungstheorie die Intrusionen als *Updates* der originalen Gedächtnisspur betrachtet werden, müssten konsequenterweise auch die zusätzlich bei der *Longer Retention group* aufgetretenen Intrusionen als *Updates* interpretiert werden. Da aber die einzige Veränderung gegenüber der *Full Reminder group* in der Verlängerung des Retentionsintervalls bestand, ohne also eine weitere Reaktivierung, bzw. das Einbringen neuen Lernmaterials, müssten getreu der Rekonsolidierungstheorie die zusätzlichen Intrusionen, also *Updates*, durch das bloße Verstreichen der Zeit entstanden sein.

In diesem Fall wäre die Gedächtnisspur also im manipulationsfreien verlängerten Intervall also keinesfalls stabil geblieben, was der Konsolidierungs- und Rekonsolidierungstheorie widerspricht.

Betrachten wir nun die Ergebnisse der *Explicit Reactivation group* hinsichtlich der Rekonsolidierungstheorie: Eine Verbesserung der originalen Erinnerung durch explizites Reaktivieren vor dem Einbringen des neuen Materials zeigte sich neben dieser und einer Folgestudie von Hupbach (2015) auch in einer dritten Studie, bei welcher die Versuchsteilnehmer Vokabelpaare verschiedener Sprachen lernten, und die Liste 1 vor dem Lernen der zweiten Liste am Tag 2 explizit reaktiviert wurde. Auch hier zeigte sich eine verbesserte Erinnerung der Liste 1 (Potts und Shanks 2012).

In anderen Gedächtnisdomänen führte eine explizite Reaktivierung mit nachfolgendem Einbringen neuen Materials hingegen stets zu einer Minderung der originalen Erinnerung, so beispielsweise zur Abnahme der Angstreaktion bei Menschen (Schiller et al. 2010).

Dies zeigte sich auch in Walkers Studie zur Rekonsolidierung im prozeduralen Gedächtnis: Nachdem die Individuen auf eine an Tag 1 gelernte Fingertippsequenz getestet wurden, diese also explizit reaktiviert wurde, lernten sie im Anschluss eine andere Sequenz. Beim Testen an Tag 3 bot sich eine signifikante Verbesserung in

Geschwindigkeit und Genauigkeit der zweiten Sequenz, während die an Tag 1 gelernte sich hinsichtlich der Geschwindigkeit deskriptiv und hinsichtlich der Anzahl richtig getippter Sequenzen sogar signifikant verschlechtert hatte (Walker et al. 2003a).

Es scheint daher wahrscheinlich, dass sich die Auswirkungen der expliziten Reaktivierung einer Erinnerung im episodischen Gedächtnis deutlich von denen in anderen Gedächtnisdomänen unterscheiden, was im allgemeinen Diskussionsteil ausführlicher diskutiert wird.

Ebenso wie die verbesserte Liste 1-Erinnerung bei expliziter Reaktivierung der Liste 1 vor Lernen der Liste 2 deutet auch die gesunkene Zahl an Intrusionen daraufhin, dass im episodischen Gedächtnis die explizitere Reaktivierung nicht zwangsläufig zu einer ausgeprägteren Destabilisierung der originalen Gedächtnisspur führte - im Sinne der Rekonsolidierungstheorie hätte es ansonsten zu einer Zunahme an Intrusionen kommen sollen.

Diskussion bzgl. der Interferenztheorie

Im Gegensatz zur Rekonsolidierungstheorie betrachten die Modelle der Interferenztheorie Intrusionen nicht als Modifikation der originalen Gedächtnisspur. Laut der Interferenztheorie entstehen Intrusionen beim Abrufen der Erinnerung durch die Überlagerung ähnlicher Inhalte. Im vorliegenden Experiment war bei der Versuchsgruppe mit dem verlängerten Retentionsintervall demzufolge zu erwarten, dass es mit fortschreitendem Abstand zwischen Tag 2 und 3 zunehmend schwieriger würde, die beiden Lernkontexte voneinander zu unterscheiden und dass in der Folge mehr Intrusionen produziert würden (siehe Einleitung Experiment 2).

Mögliche Erklärungen für die gestärkte originale Erinnerung bei der Versuchsgruppe mit der expliziten Reaktivierung bieten verschiedene Effekte. So besagt etwa der *Testing Effect*, dass Abfragen die originale Erinnerung stärkt, sowohl innerhalb einer einzigen Sitzung mit mehreren Durchgängen (Halamish und Bjork 2011), als auch beim multiplem Listenlernen über einen längeren Zeitraum (Roediger und Butler 2011). Dies ist nicht nur der Fall, wenn danach ein positives *Feedback* erfolgt, sondern auch ohne jegliches *Feedback* (Roediger und Butler 2011). Die Ursache für den *Testing Effect* sieht Carpenter beispielsweise in der verstärkten Verknüpfung zu sog. elaborierten Informationen, die mit der eigentlichen Erinnerung verknüpft sind. Bei jedem Abfragen einer Liste werden diese Informationen ebenfalls reaktiviert und dadurch die Verknüpfungen gestärkt, indem der Proband versucht, sich zu erinnern.

Eine Wiederholung des Lernens hingegen stärkt die Verknüpfung deutlich weniger. Im Verlauf kann über das Reaktivieren jeder dieser elaborierten Informationen die eigentliche Erinnerung reaktiviert werden – anders ausgedrückt wird nach dem Lernen eines Wortpaares bereits die Erinnerung an eines der Wörter die Wahrscheinlichkeit erhöhen, sich an das zweite Wort zu erinnern (Carpenter 2009).

Zaromb und Roediger zufolge beruht der *Testing Effect* darauf, dass erneutes Abfragen v.a. in Bezug auf die Organisation gelernter Inhalte dem erneuten Lernen deutlich überlegen ist. Beim wiederholten Testen werden Schemata entworfen, die das spätere Abrufen erleichtern. In ihrer Studie lernten die Teilnehmer in randomisierter Reihenfolge Wörter unterschiedlicher Kategorien. Es zeigte sich, dass beim wiederholten Testen die Anzahl genannter Objekte beim finalen Test sowie die Organisation der Wörter besser war, als bei mehreren Lerndurchgängen. Die Wörter wurden zu Kategorien *geclustert*, wodurch mehr Kategorien, und mehr Wörter pro Kategorie genannt werden konnte (Zaromb und Roediger 2010).

Die verbesserte Erinnerung an die Liste 1 und die verminderten Intrusionen bei expliziter Reaktivierung lassen sich neben dem beschriebenen *Testing Effect* auch durch die Theorie des zustandsabhängigen Lernens erklären. Der o.g. sog. *List Isolation Effect* von Pastötter et al. kann hier auch als Erklärung für die geringere Anzahl an Intrusionen bei einer expliziten Reaktivierung der Liste 1 herangezogen werden. Nach Pastötter et al. führt das explizite Abrufen einer Liste zwischen dem Lernen zweier Listen zu einem Wechsel des inneren Kontextes. Durch diese kontextuelle Trennung der beiden Listen kommt es zu erleichterten Unterscheidbarkeit und somit zu weniger Intrusionen (Pastötter et al. 2011).

Zusammenfassend führt Experiment 2 zu folgenden Schlüssen: Die erhöhte Intrusionsrate bei Verlängerung des Retentionsintervalls lässt sich durch die Interferenz-basierten Modelle erklären und widerspricht den Erwartungen der Rekonsolidierungstheorie.

Die Manipulation mit der expliziten Reaktivierung weist auf, dass sich die Anforderungen an die Reaktivierung je nach Gedächtnisdomäne unterscheiden könnte. Die Interferenztheorie kann aufgrund von *Testing Effect* und *List Isolation Effect* sowohl die verbesserte Liste 1-Erinnerung als auch die geminderten Intrusionen zu erklären und beschränkt sich nicht auf bestimmte Gedächtnisdomänen.

6. Experiment 3

Als Ursache dafür, dass die Teilnehmer der Versuchsgruppen in Experiment 1 deutlich weniger Intrusionen produziert hatten als bei Hupbach und Kollegen (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008), wurden die ggf. zu wenig markanten Eigenschaften des Versuchsraums in Betracht gezogen (siehe Diskussion Experiment 1). Dieser wäre somit kein effektiver *Reminder cue* für die Erinnerung an die Liste 1 und könnte diese nicht für *Updates* und deren Rekonsolidierung zugänglich machen. Die Tatsache, dass es keinen Unterschied gemacht hatte, ob die Liste 2 in Raum A oder Raum B gelernt wurde (*Full Reminder* vs. *Experimenter/Question group*), unterstützt diese Überlegung. Sowohl Raum A als auch Raum B waren eher unauffällige Verhaltenslaborräume mit ungewöhnlichen Merkmalen, obwohl sie sich in unterschiedlichen Gebäuden des Instituts befanden.

Da die Versuchsteilnehmer über die Stellenbörse im Internet auf die Studie gestoßen waren, besteht die Möglichkeit, dass einige bereits bei ähnlichen Studien in ähnlichen Versuchsräumen teilgenommen hatten. Zum anderen könnten sie z.B. durch mündliche Prüfungen vertrauter mit Räumen dieser Art gewesen sein als die *Undergraduate students* bei A. Hupbach (siehe Diskussion Experiment 1), da sie im Durchschnitt älter waren.

Dass die Vertrautheit des räumlichen Kontextes eine maßgebliche Rolle bei der Reaktivierung der Erinnerung spielt, zeigte sich bereits, als Hupbach et al. eine Weiterentwicklung ihres Experiments an Kindern durchführten. Die fünfjährigen Teilnehmer produzierten deutlich weniger Intrusionen, wenn die Testung zuhause durchgeführt wurde, als in einem weniger vertrauten Kontext, nämlich einem von den Kindern selten benutzten Raum in der Vorschule (Hupbach et al. 2011).

Hupbach und Kollegen schlussfolgerten, beim Betreten eines unbekanntes Kontextes würden lediglich die Lerninhalte, bzw. Erinnerungen reaktiviert, die mit diesem räumlichen Kontext verknüpft worden waren. Ein bekannter räumlicher Kontext hingegen reaktiviere eine Vielzahl von Erinnerungen, die damit verknüpft worden seien (Hupbach et al. 2011). Mit den häuslichen Räumlichkeiten würden so etwa beispielsweise unzählige Erinnerungen an gemeinsame Mahlzeiten, Spiele, Feste usw. assoziiert.

Um die Möglichkeit eines zu gewöhnlichen Kontextes auszuschließen, war daher das Ziel von Experiment 3, die Produktion von Intrusionen hervorzurufen, indem die

Versuche aus Experiment 1 (*Full Reminder* und *Experimenter/Question*) in einem wesentlich weniger geläufigen räumlichen Kontext durchgeführt wurden.

Experiment 3 zielte also insbesondere darauf ab, die Ungewöhnlichkeit des räumlichen Kontextes als Voraussetzung für die von Hupbach und Kollegen gefundenen Intrusionen auch bei erwachsenen Teilnehmern zu zeigen.

6.1 Methoden Experiment 3

Der Versuchsaufbau der beiden Gruppen in Experiment 3 entsprach dem der *Full Reminder group* und der *Experimenter/Question group* in Experiment 1.

Die einzige Veränderung gegenüber Experiment 1 bestand darin, dass beide Gruppen in einem besonderen Raum getestet wurden. Hierbei handelte es sich um einen kleinen Lagerraum im Keller des Instituts, der über einen langen, schlecht beleuchteten Flur erreichbar war, von dem weitere Lagerräume und Heizräume abgingen. Der Raum selber war sehr klein und seit geraumer Zeit nicht renoviert worden, sowie aufgrund eines einzigen kleinen Fensters recht dunkel.

Da viele Probanden bereits beim Betreten des Raumes ihr Erstaunen kundtaten, schien er – wie erwünscht – deutlich ungewöhnlicher als die Versuchsräume in Experiment 1 und 2.

In der *Full Reminder Basement group* fanden alle drei Versuchstage in diesem Kellerraum statt, während die Vergleichsgruppe *Experimenter/Question Basement* die Liste 2 im zuvor genutzten Versuchsraum (Raum B, Experiment 1) lernte.

6.2 Ergebnisse Experiment 3

Tag 1

Die vier Gruppen aus Experiment 1 und 3 wurden mittels 2×2 *mixed ANOVA* verglichen mit den Inter-Subjekt-Faktoren *Room* (Verhaltenslabor vs. Kellerraum) und *Reminder* (*Full Reminder* vs. *Experimenter/Question*).

Der Haupteffekt des Versuchsraums *Room* war nicht signifikant, die Teilnehmer, die im Keller gelernt hatten, erinnerten jedoch deskriptiv mehr Objekte unmittelbar nach dem Lernen ($F(1, 76)=2.37, p=0.13$).

Die Haupteffekte des *Reminders* und die Interaktion ergaben ebenfalls keine signifikanten Unterschiede. Im Durchschnitt erinnerten die Teilnehmer am Ende des letzten Durchganges in den beiden Gruppen im Verhaltenslabor 69.8% ($SD 10.7$) der

Objekte (*Full Reminder group* und *Experimenter/Question group*, Experiment 1). In den beiden Gruppen, die im Keller lernten, waren es insgesamt 73.5% (*SD* 10.4). 73.8% (*SD* 12.8) wurden in der *Basement Full Reminder group* erinnert und 74.2% (*SD* 7.5) in der *Basement Experimenter/Question group*.

Tag 2

An Tag 2 zeigten sich zwischen den vier oben genannten Gruppen keine statistisch signifikanten Unterschiede.

Teilnehmer der *Basement Full Reminder group* erinnerten nach dem letzten Durchgang 74.3% (*SD* 10.0) der Objekte. In der *Basement Experimenter/Question group* waren es 72.5% (*SD* 9.2).

Tag 3

Liste 1-Erinnerung

Die an Tag 3 frei erinnerten Liste 1-Gegenstände wurden mit einer $2 \times 2 \times 4$ *mixed ANOVA* ausgewertet mit den Inter-Subjekt-Faktoren *Room* (Verhaltenslabor vs. Kellerraum) und *Reminder* (*Full Reminder* vs. *Experimenter/Question*) sowie dem Intra-Subjekt-Faktor *Trial*.

Wie in den beiden vorherigen Experimenten zeigte sich auch hier eine signifikante Steigerung der erinnerten Liste 1-Objekte über die Durchgänge hinweg, der Haupteffekt *Trial* war signifikant ($F(2.2, 165.9)=17.50, p<0.0001$).

Der Haupteffekt des *Reminders* war nicht signifikant, deskriptiv wurden aber in den beiden *Experimenter/Question*-Gruppen, d.h. wenn unterschiedliche Versuchsräume für das Lernen der beiden Listen verwendet wurden, mehr Liste 1-Objekte erinnert ($F(1,76)=2.4, p=0.13$).

Die anderen Haupteffekte und Interaktionen waren nicht signifikant.

Experiment 3

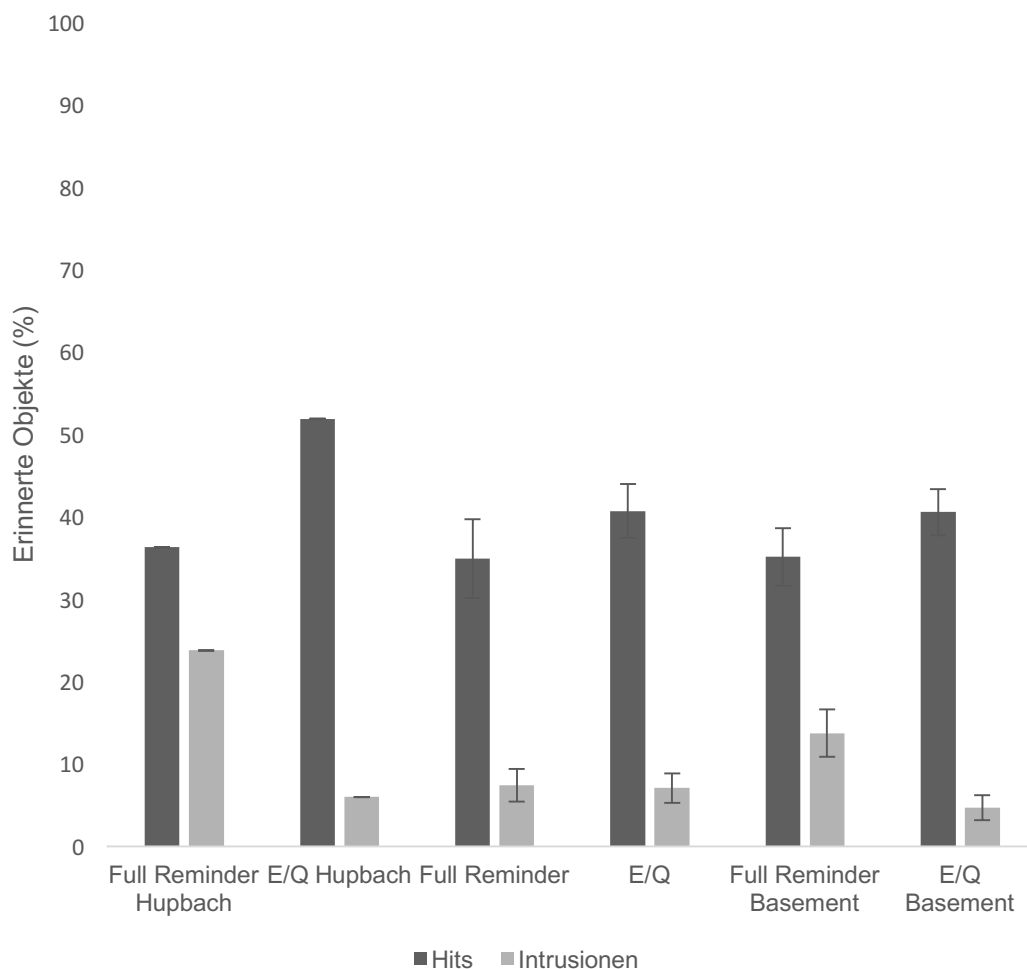


Abb. 4: Prozentualer Anteil erinnerter Objekte der Liste 1 (*Hits*) und der Liste 2 (*Intrusionen*) an Tag 3 in Experiment 3, gemittelt über alle vier Durchläufe des freien Erinnerns an Tag 3. Die Fehlerbalken stellen den Standardfehler dar. Die Ergebnisse der replizierten *Reminder group* von Hupbach et al. 2007 sind zum Vergleich links dargestellt (*Full Reminder Hupbach*), sowie die der *Experimenter Question group* von Hupbach et al. (2008). Die Ergebnisse der *Full Reminder group* sowie der *Experimenter/Question group* der hiesigen Versuchsreihe aus Experiment 1 sind rechts davon aufgetragen. Der Versuchsaufbau der anderen Gruppen war folgendermaßen: *Full Reminder Basement*: Versuchsaufbau wie in der *Full Reminder group* (selber Versuchsraum, selbe Versuchsleiterin, *Reminder question*), allerdings in bizarrem Kellerraum; *E/Q (= Experimenter/Question) Basement*: Tag 1 und Recall an Tag 3 im Kellerraum, Tag 2 im Verhaltenslabor, selbe Versuchsleiterin, *Reminder question* vor Lernen der Liste 2.

Intrusionen von Liste 2

Die vier Gruppen wurden hinsichtlich der produzierten Intrusionen miteinander verglichen mittels der $2 \times 2 \times 4$ *mixed ANOVA* (Versuchsraum vs. Keller, *Full Reminder* vs. *Experimenter/Question*, vier Durchgänge).

Hierbei hatte der Hauptfaktor *Reminder* einen signifikanten Effekt. In beiden *Experimenter/Question*-Gruppen zeigten sich signifikant weniger Intrusionen ($F(1,$

76)=4.9, $p<0.05$), als dann, wenn alle Versuchstage im selben Versuchsraum stattgefunden hatten. Die Interaktion *Reminder* x *Context* war ebenfalls signifikant ($F(1, 76)=4.2$, $p<0.05$). Sie ergab im Vergleich zwischen den beiden im Keller getesteten Gruppen signifikant mehr Intrusionen in der *Basement Full Reminder* als in der *Basement Experimenter/Question group* (Tukey *HSD* $p<0.05$). Alle anderen Haupteffekte und Interaktionen waren nicht signifikant.

6.3 Diskussion Experiment 3

In Experiment 3 gelang es schließlich, die Ergebnisse des von Hupbach und Kollegen (2007; 2008) entwickelten Paradigmas zu replizieren, nämlich Intrusionen zu finden, wenn Liste 1 und 2 im selben räumlichen Kontext gelernt wurden. Der ungewöhnliche Kontext schien hierbei eine relevante Voraussetzung zu sein, was die wichtigste Erkenntnis von Experiment 3 darstellt.

Im Sinne der Rekonsolidierungstheorie hatte der gewöhnliche Versuchsraum in Experiment 1 die Liste 1-Erinerung nicht hinreichend reaktivieren können, um *Updates* und anschließende Rekonsolidierung der nun modifizierten Spur zu ermöglichen.

Auch aus Sicht der Interferenztheorie hatte der gewöhnliche Versuchsraum in Experiment 1 keinen derart dominanten Kontext darstellen können, um die Liste 2-Objekte mit dem räumlichen Kontext der Liste 1 zu verknüpfen (was an Tag 3 zu den Intrusionen geführt hätte).

Insgesamt erinnerten die Teilnehmer unserer *Basement Full Reminder group* 35.1% der Liste 1-Objekte, in der *Reminder group* im Verhaltenslabor bei Hupbach et al. (2007) waren es 36.3%. Obwohl sich die Zahl der erinnerten Liste 1-Objekte unserer Teilnehmer mit der von Hupbach weitestgehend deckte, unterschieden sich beide Stichproben jedoch bezüglich der relativen Rate an Intrusionen deskriptiv noch immer deutlich mit 13.8% bei unseren Teilnehmern und 23.8% bei Hupbach et al (2007).

Da in Experiment 3 der räumliche Kontext bereits extrem ungewöhnlich war, ist es unwahrscheinlich, dass die immer noch bestehende Differenz zwischen den Intrusionsraten aus dem räumlichen Kontext resultierte. Möglicherweise war die Ursache auch hier die unterschiedliche Motivation der Teilnehmer (siehe Diskussion Experiment 1).

7. Experiment 4

In Experiment 3 zeigte sich, dass erst ein sehr ungewöhnlicher Kontext in der Lage war, die Liste 1-Erinnerung, bzw. den damit assoziierten Kontext adäquat zu reaktivieren.

In Experiment 4 sollte nun der Einfluss dieser Reaktivierung durch den jeweiligen räumlichen Kontext genauer charakterisiert werden. Untersucht wurde im Speziellen der Einfluss der Reaktivierung durch den räumlichen Kontext auf die originale Gedächtnisspur, d.h. die Liste 1-Erinnerung.

Verglichen wurden die Erinnerung an die Objekte des ersten Versuchstags von Teilnehmern, die den Raum an Tag 2 erneut betraten, und solchen, die an Tag 2 gar nicht zum Experiment antraten.

Um auch hier die Notwendigkeit eines ungewöhnlichen Kontextes zu überprüfen, wurden beide Bedingungen jeweils im gewöhnlichen und im ungewöhnlichen Versuchsraum getestet.

Im Folgenden soll erläutert werden, welche Ergebnisse den Anforderungen der Rekonsolidierungs- und Interferenztheorie zufolge zu erwarten wären.

Das Paradigma von Hupbach und Kollegen (2007; 2008) basiert auf der Rekonsolidierungstheorie und geht davon aus, dass zwei Voraussetzungen für die Produktion von Intrusionen notwendig sind: Erstens die Reaktivierung und die darauffolgende Destabilisierung der Erinnerung, die vor allem durch das Betreten des räumlichen Kontextes zustande kommen soll; zweitens das Einbringen neuen interferierenden Lernmaterials in Form der Liste 2.

In diesem Sinne sollte also das erneute Betreten des Versuchsraumes an Tag 2 zu einer Reaktivierung der Liste 1-Erinnerung führen. Ohne das Einbringen neuen Lernmaterials könnte die anschließende Rekonsolidierung ungehindert ablaufen und sich die Liste 1-Erinnerung erneut festigen.

Dadurch verkürzt sich der zeitliche Abstand zwischen der Abfrage und der letzten vorab stattgefundenen Stabilisierung (der Re-Konsolidierung, bzw. Konsolidierung) der Liste 1 von vier Tagen in der *Full Reminder* group (Experiment 1) auf 2 Tage (Experiment 4).

Damit einhergehend sollte sich die Wahrscheinlichkeit des „normalen“, zeitabhängigen Vergessens der Objekte verringern. So wäre also eine verbesserte Liste 1-Erinnerung

zu erwarten im Vergleich zu einer Kontrollgruppe, die das Institut an Tag 2 gar nicht besuchte.

Dass erst der ungewöhnliche Kontext des Kellerraums eine höhere Anzahl an Intrusionen hervorrief (Experiment 3), führte zu dem Schluss, dass ein ungewöhnlicher Kontext die Liste 1-Erinnerung stärker reaktiviert, als ein gewöhnlicherer. Aus diesem Grund sollte auch das alleinige Wiederbetreten des ungewöhnlichen Kellerraums an Tag 2 ohne eine neue Liste 2 zu einer stärkeren Reaktivierung führen als der gewöhnliche Versuchsraum - und damit zu einer verbesserten Liste 1-Erinnerung.

Während also entsprechend der Rekonsolidierungstheorie mit einer Zunahme erinnerter Liste 1-Objekte zu rechnen war, war dies für die Interferenztheorie nicht der Fall: Der Versuchsraum von Tag 1 würde bei einem zweiten Betreten nicht mehr einzig mit dem Lernen der Gegenstände, sondern auch mit dem Ausführen einer anderen Aufgabe assoziiert sein; die Verknüpfung zwischen Kontext und Items sollte abnehmen. Wenn der Kontext weniger spezifisch an die Objekte der Liste 1 gekoppelt war, sollte die Zahl erinnerter Liste 1-Objekte entweder gleichbleiben oder sogar abfallen.

7.1 Methoden Experiment 4

In Experiment 4 wurden insgesamt vier Gruppen getestet, davon zwei im Kellerraum und zwei im gewöhnlichen Verhaltenslabor.

Die Teilnehmer der *Full Reminder- No List 2*-Gruppen betraten an Tag 2 den jeweiligen Raum A, entweder den Kellerraum oder das Verhaltenslabor.

Sie erhielten den *Reminder* wieder in Form des blauen Eimers, der Aufforderung, die Prozedur des ersten Versuchstags zu beschreiben, und die Anwesenheit derselben Versuchsleiterin.

Anstatt eine Liste 2 zu lernen, hatten sie jedoch die Aufgabe, innerhalb von acht Minuten den LPS 4, einem Teils des Leistungsprüfsystems nach Horn und in Deutschland gängigen Intelligenztest, so weit wie möglich zu bearbeiten (Horn 1983). Die Teilnehmer der beiden *No Reminder- No List 2*-Gruppen besuchten das Institut an Tag 2 überhaupt nicht. Das freie Erinnern am Tag 3 erfolgte wie in allen anderen Versuchsgruppen.

7.2 Ergebnisse Experiment 4

Tag 1

Die gelernten Liste 1-Objekte wurden mit einer 2×2 *mixed ANOVA* analysiert mit den Inter-Subjekt-Faktoren *Room* (Verhaltenslabor vs. Kellerraum) und *Reminder* (*Full Reminder* vs. *No Day 2*).

Sämtliche Faktoren und Interaktionen unterschieden sich nicht signifikant.

Im Kellerraum erinnerten die Teilnehmer nach dem letzten Lerndurchgang (max. 2) 71.5% (*SD* 11.8) in der *Full Reminder-IQ-Test group* und 72.0% (*SD* 10.5) in der *No Day 2 group*.

Im Verhaltenslabor erzielten die Teilnehmer 73.7% (*SD* 9.6) in der *Full Reminder-IQ-Test group* und 72.8% (*SD* 12.8) in der *No Day 2 group*.

Tag 3

Die Liste 1-Erinnerung wurde mit einer $2 \times 2 \times 4$ *mixed ANOVA* ausgewertet mit den Inter-Subjekt-Faktoren *Room* und *Reminder* sowie dem Intra-Subjekt-Faktor *Trial*.

Wieder zeigte sich eine Zunahme genannter Liste 1-Objekte über die Abfragedurchgänge hinweg ($F(2.5, 190.4)=34.54, p < 0.000001$).

Der Effekt des Raumes war ebenfalls signifikant ($F(1, 76)=4.63, p < 0.05$): Entgegen der Erwartungen zeigten sich signifikant mehr erinnerte Liste 1-Objekte in den beiden Versuchsgruppen, die im Verhaltenslabor getestet wurden.

Der Faktor *Reminder* ($F(1, 76)=0.11, p=0.74$) und die Interaktionen von *Reminder* und *Room* ($F(1, 76)=0.11, p=0.74$), die sich zufälligerweise entsprachen, zeigten keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den Versuchsgruppen.

Experiment 4

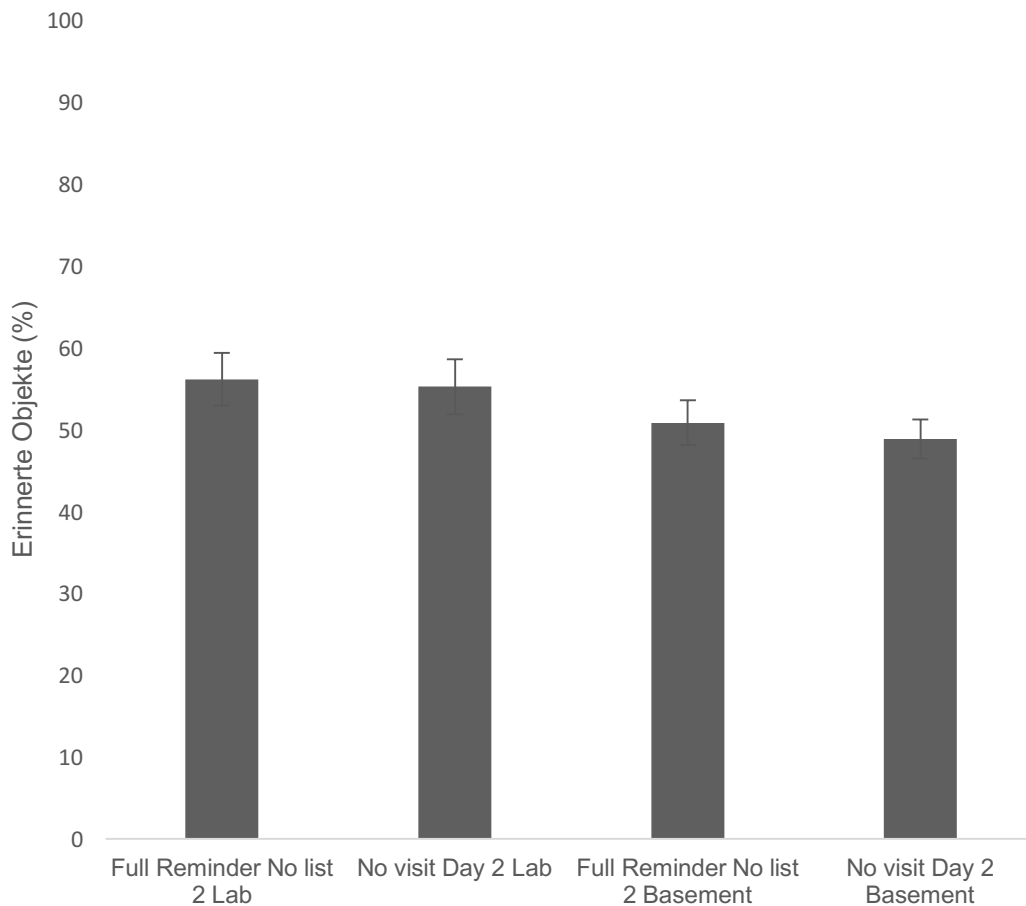


Abb. 5: Prozentualer Anteil erinnerter Objekte der Liste 1 (*Hits*) am Tag 3 in Experiment 4, gemittelt über alle vier Durchläufe des freien Erinnerns an Tag 3. Die Fehlerbalken stellen den Standardfehler dar. Der Versuchsaufbau war folgendermaßen: *Full Reminder No list 2 Lab*: Versuchsaufbau wie in der *Full Reminder group* (selber Versuchsraum, selbe Versuchsleiterin, *Reminder question*), jedoch Bearbeitung eines Intelligenztests nach der *Reminder question*; *No visit Day 2 Lab*: Lernen der Liste 1 und Recall an Tag 3 im selben Versuchsraum mit derselben Versuchsleiterin, der Versuchstag 2 wurde hingegen ausgelassen; *Full Reminder No list 2 Basement* und *No visit Day 2 Basement* fanden entsprechend im ungewöhnlichen Kellerraum statt.

7.3 Diskussion Experiment 4

Das Wiederbetreten des Versuchsraumes an Tag 2, ohne dass eine Liste 2 gelernt wurde, hatte *keinen* Effekt auf die Erinnerung der Liste 1-Objekte an Tag 3, d.h. die Erinnerung an den Tag 1 verbesserte sich entgegen der Erwartung nicht.

Selbst im ungewöhnlichen räumlichen Kontext des Kellers machte es keinen Unterschied, ob der Raum an Tag 2 wiederbetreten wurde oder der Teilnehmer den Tag 2 des Verhaltensexperiments ausließ.

Durch das alleinige Wiederbetreten des Versuchsraumes kam es also mittels Reaktivierung und anschließender ungestörter Rekonsolidierung nicht zu einer verbesserten Liste 1-Erinnerung.

Diese Ergebnisse von Experiment 4 könne im Sinne der Rekonsolidierungstheorie nur interpretiert werden unter der Annahme, dass das Betreten des Versuchsraums nicht ausreichte, um die Erinnerung zu reaktivieren. Andernfalls hätte es im Sinne der Rekonsolidierungstheorie zu einer besseren Liste 1-Erinnerung bei den Teilnehmern kommen müssen, die den Raum an Tag 2 betraten und den Intelligenztest bearbeiteten im Vergleich zu jenen, deren Erinnerung nicht rekonsolidiert wurde, da sie den Tag 2 ausließen.

Da die Komponente des räumlichen Kontextes sowohl bei den Experimenten von Hupbach et al. (2007; 2008), als auch in dieser Studie in den Versuchsgruppen im Kellerraum (Experiment 3) eine maßgebliche Rolle beim Auftreten von Intrusionen spielte, ist unwahrscheinlich, dass das Betreten des Raumes bei diesem Experiment nicht die Erinnerung reaktivierte, weshalb Experiment 4 mit den Anforderungen der Rekonsolidierungstheorie schwer vereinbar ist.

Die Ergebnisse von Experiment 4 in Bezug auf das Modell der Interferenz wird im folgenden Abschnitt in der Zusammenschau mit den anderen Ergebnissen der Studie beleuchtet.

7.3.1 Einfluss einer vorhandenen Liste 2 auf die Liste 1-Erinnerung

In Studien über Rekonsolidierung im Angst- und prozeduralen Gedächtnis wurde die Rekonsolidierung durch eine Reduzierung der originalen Gedächtnisspur indiziert: So nahm bei Schiller et al. (2010) etwa die Angstreaktion auf einen Reiz hin ab, bzw. reduzierten sich die Treffsicherheit und die Geschwindigkeit der zuerst gelernten Fingertippssequenz (Walker et al. 2003a).

Bei den Versuchen von Hupbach und Kollegen (2007) hingegen, die sich auf das episodische Gedächtnis beziehen, wurden lediglich die als *Updates* dieser originalen Gedächtnisspur aufgefassten Intrusionen als Indiz für das Auftreten von Rekonsolidierung verwendet.

Allerdings zeigte sich sowohl bei Hupbach und Kollegen eine Reduktion der originalen Erinnerung (siehe Diskussion Experiment 1), als auch unter einigen Bedingungen

nachfolgender Studien, die einen ähnlichen Aufbau besaßen (Wichert et al. 2011; Potts und Shanks 2012; Schwabe et al. 2012).

Mittels $4 \times 2 \times 4$ mixed ANOVA wurden daher die Anzahlen erinnerter Liste 1-Objekte der Gruppen der Experimente 1, 3 und 4 verglichen. Mithilfe von post-hoc-Tests zeigte sich, dass signifikant mehr Liste 1-Objekte erinnert worden waren in den Gruppen, die keine Liste 2 gelernt hatten, also diese, deren Teilnehmer an Tag 2 entweder den Intelligenztest im Versuchsraum bearbeitet hatten, bzw. das Institut an Tag 2 gar nicht besucht hatten.

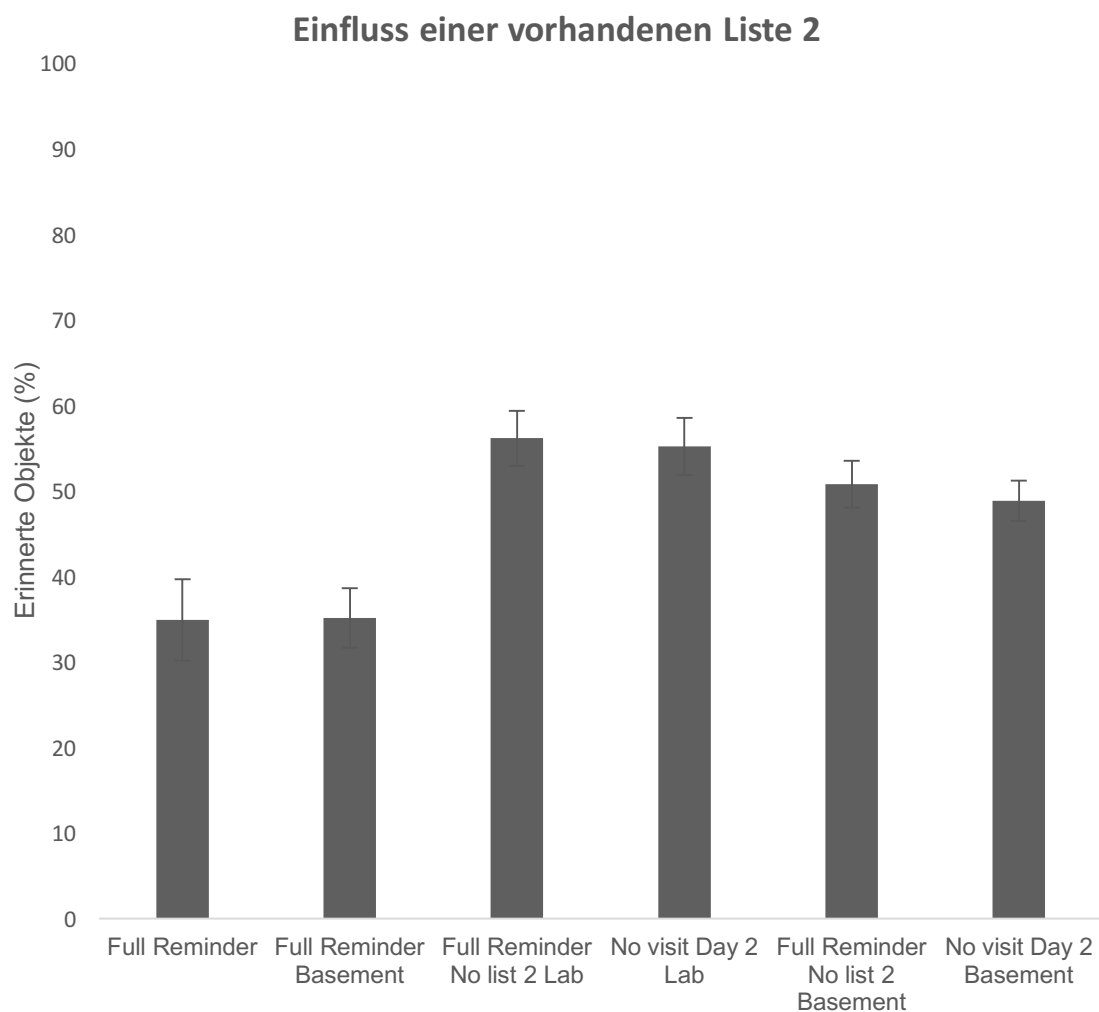


Abb. 6: Prozentualer Anteil erinnerter Objekte (gemittelt über alle vier Durchläufe des freien Erinnerns an Tag 3 der Liste 1 (*Hits*) im Vergleich verschiedener Versuchsgruppen. In den beiden linken Gruppen (*Full Reminder* und *Full Reminder Basement*) wurde jeweils eine Liste 2 gelernt, in den vier Gruppen auf der rechten Seite nicht. In diesen wurden signifikant mehr Objekte der Liste 1 erinnert.

Der Effekt, dass das Lernen einer Liste 2 die Liste 1-Erinnerung reduzierte, verstärkte sich, wenn beide Listen im gleichen Versuchsraum gelernt worden waren.

Es mache dabei keinen Unterschied, ob dies im vertrauteren Kontext des Verhaltenslabors oder im ungewöhnlichen Kellerraum geschehen war.

Auch in der Folgestudie von Hupbach (2015) zeigte sich, dass die Teilnehmer beim Erinnern der Liste 1 an Tag 3 deutlich schlechter abschnitten, wenn sie nach Zeigen des Korbs und der Erinnerungsfrage eine Liste 2 gelernt hatten, als wenn sie eine Sudoku-Aufgabe erledigten.

Eine mögliche Ursache für die Verschlechterung der Liste 1-Erinnerung durch das Lernen einer Liste 2 könnte sein, dass die Objekte der Liste 1 und 2 beim Abrufen an Tag 3 miteinander konkurrieren. Ein Teilnehmer, dem plötzlich auch Gegenstände aus der Liste 2 einfielen, könnte so etwa alle ihm einfallenden Gegenstände wesentlich kritischer selektieren und so auch versehentlich Liste 1-Objekte aussortieren.

Die Reduktion der Liste 1-Erinnerung durch das Lernen einer Liste 2 erklärt sich durch die Interferenztheorie. Der an Tag 2 reaktivierte Liste 1-Kontext bleibt beim Lernen der Liste 2 erhalten, sodass die Liste 2-Objekte mit dem Liste 1-Kontext verknüpft werden, und dadurch die Liste 1-Objekte mit dem Liste 2-Kontext. In der Folge mindert sich die Zahl der Objekte, die ein Versuchsteilnehmer einzig dem Liste 1-Kontext zuordnen würde.

8. Allgemeine Diskussion

Die vorliegende Reihe von Versuchen baut auf dem Paradigma von Hupbach und Kollegen (2007; 2008) auf. Dessen Ergebnisse, insbesondere das Auftreten von Intrusionen, wurden als Indiz für das Vorkommen von Rekonsolidierung im menschlichen episodischen Gedächtnis aufgefasst, genauer gesagt die Intrusionen als Produkt der gestörten Rekonsolidierung der Liste 1-Erinnerung.

In den vorliegenden Versuchen zeigte sich ebenfalls der Effekt, dass die Gruppen, die Liste 1 und 2 in verschiedenen Räumen lernten, besser zwischen den Listen unterscheiden konnten. Es kam in den Gruppen, die Liste 1 und 2 in verschiedenen Räumen lernten, sowohl zu weniger Liste 2-Intrusionen als auch einer besseren Liste 1-Erinnerung (deskriptiv in Experiment 1, signifikant in Experiment 3). Diese Kontextabhängigkeit war auch bei Hupbach et al. (2007; 2008) aufgetreten. Anders als bei Hupbachs Versuchen wurde dieser Effekt jedoch nur unter Verwendung eines ungewöhnlichen räumlichen Kontextes gefunden, nämlich eines abgelegenen Kellerraums. Die Reaktivierung der Liste 1-Erinnerung durch einen unauffälligen räumlichen Kontext indes erzielte keine vermehrten Intrusionen.

Wurde die Liste 1-Erinnerung offensichtlich und explizit reaktiviert, indem die Teilnehmer die Liste 1-Objekte vor dem Lernen der Liste 2 aufzählten, isolierte dies die Liste 1-Erinnerung einerseits vor Intrusionen und führte gleichzeitig zu einer erhöhten Liste 1-Erinnerung (Experiment 2).

In den Gruppen, in denen eine interferierende Liste 2 gelernt wurde, sondern die im Versuchsraum von Tag 1 eine andere Aufgabe erledigten, rief weder der gewöhnliche, noch der ungewöhnliche Kontext eine verbesserte Liste 1-Erinnerung hervor. Offenbar reichte das erneute Betreten des Versuchsraumes nicht dazu aus, die Liste 1-Erinnerung zu reaktivieren (Experiment 4).

Durch das Lernen einer interferierenden Liste 2 wurden weniger Liste 1-Gegenstände richtig erinnert. Dies zeigte sich vor allem dann, wenn beide Listen im selben räumlichen Kontext gelernt wurden.

Ein verlängertes Retentionsintervall führte deskriptiv zu einer höheren Rate an Intrusionen sowie einer signifikanten Erhöhung der Zahl an Teilnehmern, die mindestens eine Intrusion produzierten (Experiment 2).

Die Studienlage, auf deren Boden das Phänomen der Rekonsolidierung untersucht und mutmaßlich nachgewiesen wurde, bezog sich bislang aufgrund der methodischen Möglichkeiten in großen Teilen auf das Gedächtnis von Tieren (Misanin et al. 1968;

Przybyslawski und Sara 1997; Rouillet und Sara 1998; Nader et al. 2000; Torras-Garcia et al. 2005).

Indizien für das Auftreten beim Menschen fanden sich zuvor vor allem im Angst- (Schiller et al. 2010) und prozeduralen Gedächtnis (Walker et al. 2003a).

Die in Hupbachs Paradigma angewandte Methode (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008) führte mittels behavioraler Manipulation zum Auftreten von Intrusionen. Diese wurden als *Update* der originalen Gedächtnisspur interpretiert, unter der Voraussetzung, dass diese zuvor durch Reaktivierung destabilisiert worden war. Da dies erstens erst dann geschah, wenn zwischen den Versuchstagen je zwei Nächte lagen, was die nachts stattfindende Rekonsolidierung ermöglichen sollte, sowie zweitens nur unidirektional erfolgte (Liste 2-Intrusionen beim Abrufen von Liste 1, nicht umgekehrt), schloss man von dem Auftreten dieser Intrusionen auf das Vorhandensein der sog. Rekonsolidierung im menschlichen episodischen Gedächtnis (Hupbach et al. 2007).

Insbesondere dem räumlichen Kontext wurde dabei eine ausschlaggebende Rolle in der Funktion des *Reminders*, also in der Fähigkeit zur Reaktivierung der Erinnerung, zugeschrieben (Hupbach et al. 2008).

Dass Rekonsolidierung nicht die einzige plausible Erklärung, und schon gar nicht die plausibelste, für diese Resultate sein muss, zeigt sich allerdings bereits dadurch, dass mithilfe des TCM bereits deckungsgleiche Ergebnisse simuliert werden konnten.

Hiermit konnte ein Modell die Ergebnisse erklären, welches auf die Annahme zusätzlicher und bislang wenig erforschter Prozesse auf zellulärer Ebene verzichten kann (Sederberg et al. 2011).

Die vorliegende Studie hatte unter anderem das Ziel, zwischen der Interferenztheorie, zu der das TCM und die Theorie des zustandsabhängigen Lernens zählen, und der Rekonsolidierungstheorie, als zugrundeliegenden Mechanismen für das Auftreten von Intrusionen zu differenzieren.

Hierzu werden zunächst die oben genannten Funde in Bezug auf die Anforderungen der Rekonsolidierungstheorie diskutiert.

8.1 Ergebnisse der Arbeit in Bezug auf die Rekonsolidierungstheorie

Die verschiedenen Manipulationen, die bei den Experimenten angewendet wurden, sollten einerseits Voraussetzungen für das Auftreten von Intrusionen ausmachen, und

andererseits die Rekonsolidierungstheorie in Anbetracht der vorliegenden Ergebnisse auf ihre Stichhaltigkeit überprüfen.

Dabei zeigte sich, dass sich die Ergebnisse von Hupbach und Kollegen (2007; 2008) nur eingeschränkt replizieren ließen (Experiment 1). Um eine gewisse Anzahl an Intrusionen überhaupt nachweisen zu können, mussten die Versuchsbedingungen in mehrerlei Hinsicht verändert werden. Dazu zählten die erschwerten Lernbedingungen mit mehr Gegenständen und weniger Lerndurchgängen (Experiment 1), sowie die Übertragung des Versuchsdesigns in einen ungewöhnlichen räumlichen Kontext (Experiment 3).

Allein die erschwerte Replizierbarkeit stellt infrage, ob die Erkenntnisse von Hupbach und Kollegen (2007) als Beweis für die Rekonsolidierung im menschlichen episodischen Gedächtnis gewertet werden können, wie es bisher geschah, zumal sich strikt (auch in persönlicher Rücksprache mit A. Hupbach) an ihre Methodik gehalten wurde.

Zwar ließen sich in Experiment 3 signifikant mehr Intrusionen nachweisen, wenn alle Versuche in einem Versuchsraum stattfanden, als bei einem Ortswechsel zwischen Tag 1 und Tag 2, jedoch nach wie vor in einer geringeren Ausprägung als bei Hupbach und Kollegen (Experiment 3).

Die erniedrigte Zahl an Intrusionen und die verbesserte Liste 1-Erinnerung nach explizierter Reaktivierung vor dem Lernen der zweiten Liste (Experiment 2) entsprachen ebenfalls nicht den üblichen Erwartungen der Rekonsolidierungstheorie. Sie sind nur mit ihr vereinbar unter der Annahme, dass der *Testing Effect* und der von Pastötter postulierte *List Isolation Effect* einer ansonsten erwarteten schlechteren Liste 1-Erinnerung und einer erhöhten Zahl an Intrusionen entgegengewirkt hätten, bzw. Intrusionen durch eine gestörte Rekonsolidierung im episodischen Gedächtnis unter anderen Voraussetzungen stattfindet.

In Experiment 4 zeigte sich, dass weder im vertrauten, noch im ungewöhnlichen Kontext das alleinige Betreten des Raumes ohne eine interferierende Liste 2 ausreichte, um die Erinnerung an Liste 1 zu reaktivieren. Nach der Rekonsolidierungstheorie hätte es ohne das Einfügen störenden Lernmaterials ansonsten zu einer verbesserten Liste 1-Erinnerung kommen müssen, da sich der Abstand zwischen freiem Erinnern und dem Zeitpunkt des letzten Lernens von vier auf zwei Tage halbiert hatte.

Das entscheidende Argument gegen die Rekonsolidierungstheorie jedoch fand sich in der Gruppe mit dem verlängerten Retentionsintervall. Wie in der Diskussion von

Experiment 2 beschrieben, stand hier die erhöhte Intrusionsrate in Widerspruch zu den Annahmen der Rekonsolidierungstheorie. Diese versteht eine Intrusion stets als *Update*, d.h. als Resultat einer Reaktivierung mit anschließendem Lernen neuer Objekte. Allein durch das Vergehen einer längeren Zeitspanne sollte sich die originale Erinnerungsspur qualitativ nicht weiter verändert haben.

Man kann also feststellen, dass sich die genannten Ergebnisse dieser Studie nicht problemlos mit den Anforderungen der Rekonsolidierungstheorie decken.

Wie also lassen sich die Hinweise zum Existieren von Rekonsolidierung aus den anderen Gedächtnisdomänen auf das episodische Gedächtnis übertragen?

Ein Blick auf die Unterschiede der verschiedenen Gedächtnisdomänen in Bezug auf das Abrufen von Erinnerungen zeigt, dass sich diese beträchtlich voneinander unterscheiden.

Bei der Angstkonditionierung etwa, bei der sich vielfach stichhaltige Hinweise für das Auftreten von Rekonsolidierung gefunden hatten (Nader et al. 2000; Schiller et al. 2010), sind der konditionierte Stimulus und der unkonditionierte Stimulus beispielsweise über gut erforschte neuronale Verschaltungen in der Amygdala miteinander verknüpft (LeDoux 2000), die zu einer schnellen und unbewussten Angstreaktion führen.

Auch im prozeduralen Gedächtnis gespeicherte motorische Handlungen beruhen auf verknüpften motorischen Befehlen und können unbewusst ausgeübt werden, und nehmen mit zunehmender Zahl an Wiederholungen an Geschwindigkeit und Präzision zu.

Das freie Abrufen von Erinnerungen im episodischen Gedächtnis hingegen verläuft wesentlich komplexer: Die Items (beispielsweise hier die Objekte der Liste 1) werden nicht in der gelernten Serie abgerufen, sondern über Assoziationen zwischen den Items selber, aber auch zwischen Items und dem jeweiligen räumlich-zeitlichen Kontext der Lernepisode. Erinnerte Objekte sind dann wiederum eine Abrufhilfe für andere gelernte Items. Beobachtete Effekte dabei sind der o.g. *Recency Effect*, d.h. das bessere Merken am Ende einer Liste positionierter Items, sowie der *Primacy Effect*, die bessere Erinnerung an die anfangs gelernten Items (Murdock Jr. 1962).

Die auf Rekonsolidierung untersuchten Gedächtnisdomänen unterscheiden sich also einerseits in den Mechanismen des Abrufens der Gedächtnisinhalte, sodass es plausibel scheint, dass sich hier das Konzept der Rekonsolidierung nicht übertragen lässt. Doch auch an die Art der Reaktivierung scheint es unterschiedliche Anforderungen in den

verschiedenen Gedächtnisformen zu geben: In den Experimenten zur Rekonsolidierung im menschlichen Angst- und prozeduralem Gedächtnis wurden so die Erinnerungen stets offensichtlich und explizit reaktiviert (z.B. Darbietung des konditionierten Reizes, Wiederholung der gelernten Fingertipp-Sequenz), bevor die interferierende Maßnahme folgte. Die originale Erinnerung wurde in der Folge eher gemindert, als durch *Updates* erweitert (Walker et al. 2003a; Schiller et al. 2010).

Es stellt sich die Frage, ob in den anderen Gedächtnisdomänen eine explizite Reaktivierung eine gestörte Rekonsolidierung nach sich zieht, während sie im episodischen Gedächtnis vielmehr vor *Updates* der Gedächtnisspur schützt, bzw. ob nur dann Intrusionen auftreten, wenn die Reaktivierung inzidentell war (siehe Diskussion zu Experiment 2).

Zwei weitere Studien über Rekonsolidierung im menschlichen episodischen Gedächtnis legen dies nahe. So konnten beispielsweise Strange et al. (2010) retroaktive Amnesien hervorrufen, indem sie die Rekonsolidierung zuvor gelernter Wortlisten durch das Zeigen emotional aversiver Fotos von Gesichtern störten. Die Wörter wurden hierbei durch das Anbieten von Silben, die die Teilnehmer vervollständigen sollten, reaktiviert, und zwar inzidentell.

Mit einer invasiveren Methode schafften Kroes et al. (2014) es, bei Patienten mit Depressionen die Erinnerungen an Geschichten, die mittels emotional aversiven Bildern gezeigt worden waren, in ihrer Rekonsolidierung zu mindern. Die Patienten erhielten hier unter einer Anästhesie eine Elektrokrampftherapie, nachdem die originale Erinnerung durch das Zeigen einer des teilweise verdeckten ersten Bildes reaktiviert wurde.

Diesen beiden Studien und den Versuchen der vorliegenden Studie (mit Ausnahme der *Explicit Reactivation group*) gemein ist die partielle Reaktivierung der originalen Erinnerung: Das Vervollständigen von Wörtern (Strange et al. 2010) oder die Erinnerung an ein Bild einer ganzen Serie (Kroes et al. 2014) aktivierten die ursprüngliche Gedächtnisspur nur teilweise und sind in dieser Hinsicht mit dem *Reminder* im hier angewendeten Paradigma (Erinnerungsfrage, blauer Korb, selber Versuchsraum, selbe Versuchsleiterin) vergleichbar.

Man könnte daraus ableiten, dass im episodischen Gedächtnis andere Rahmenbedingungen für die Rekonsolidierung gelten.

Während eine partiell reaktivierte Gedächtnisspur anfällig für Störungen und gemindert wird, wird eine explizit reaktivierte Gedächtnisspur vor Modifizierungen

isoliert und sogar gestärkt. Die Hypothese, dass dies auf den komplexeren Mechanismen beim freien Abrufen episodischer Erinnerungen beruhe, scheint wahrscheinlich, da selbst das Abrufen einer Gedächtnisspur ohne positives *Feedback* mit jedem Testen durch die Organisierung der Inhalte und die Festigung bestehender Routen erleichtert wird (Carpenter 2009; Zaromb und Roediger 2010).

Eine andere zentrale Erkenntnis der Studie war, dass die Erinnerung an die Liste 1 gemindert wurde, wenn eine Liste 2 gelernt worden war.

Dies geht einher mit den Ergebnissen anderer Studien, die abgewandelte Formen des *3-day-list-interference-paradigm* durchgeführt hatten. Dazu zählt beispielsweise ein Experiment von Potts und Shanks (2012), bei welchem an den ersten beiden Versuchstagen Wortpaare zweier unterschiedlicher Sprachen gelernt wurden. Es zeigte sich, dass die Gruppe, die am zweiten Versuchstag zwar keinen *Reminder* erhalten hatte, aber die Wortpaare mit der anderen Sprache lernten, bei der finalen Abfrage an Tag 3 nur halb so viele Vokabeln vom Tag 1 erinnerten, wie diese, die keine Liste 2 gelernt hatten.

Auch passt der Nachweis des störenden Einflusses interferierender Materials zu den Studien, in dem Erinnerungen im Angst- und prozeduralen Gedächtnis gemindert wurden (Walker et al. 2003a; Schiller et al. 2010).

In Anbetracht dieser Ergebnisse stellt sich die Frage, wie die negative Beeinflussung der originalen Gedächtnisspur durch die interferierenden Inhalte auf biologischer Ebene vonstattengeht, wenn nicht die Interferenz, sondern eine Störung der Rekonsolidierung ursächlich ist. Rein hypothetisch müssten in dem Fall die Synapsen, die die Assoziation zwischen den Liste 1-Objekten und dem Liste 1-Kontext darstellen, durch die Bildung neuer Synapsen, die die Liste 2-Objekte ebenfalls mit dem Liste 1-Kontext verknüpfen, betroffen werden.

Zum jetzigen Zeitpunkt gibt es für diese Annahme jedoch keinerlei wissenschaftliche Evidenz. Auch die Zunahme der Intrusionen bei einem verlängerten Retentionsintervall scheint auf biologischer Ebene bislang schwer nachzuvollziehen (siehe Diskussion Experiment 2).

8.2 Ergebnisse der Arbeit in Bezug auf Interferenztheorie

Im Folgenden werden die Funde der vorliegenden Versuche in ihrem Zusammenhang mit der Interferenztheorie diskutiert.

Das wichtigste Ergebnis von Hupbach und Kollegen (2007; 2008), nämlich der Nachweis von Intrusionen, wenn alle drei Versuchstage im selben räumlichen Kontext stattfanden, im Vergleich zum Lernen der Liste 2 in einem anderen Kontext, ließ sich nur replizieren, wenn hierfür ein ungewöhnlicher Versuchsraum verwendet wurde (Experiment 3).

Diese Tatsache passte zwar zu den Anforderungen der Rekonsolidierungstheorie, da der Nachweis von Rekonsolidierung eine Reaktivierung der Erinnerung voraussetzt (Misanin et al. 1968), ist aber auch im Sinne der Interferenztheorie erklärbar.

Gemäß dem TCM wird der Liste 1-Kontext beim Wiederbetreten des Raumes am Tag 2 reaktiviert. Werden unmittelbar danach die Liste 2-Objekte gelernt, werden auch diese mit dem Liste 1-Kontext assoziiert, sodass diese beim Abrufen an Tag 3 (wenn der Liste 1-/Liste 2-Kontext reaktiviert wird) ebenfalls genannt werden.

Dass sich im gewöhnlichen Versuchsraum so wenig Intrusionen zeigten, ließe sich dadurch erklären, dass der räumliche Kontext nicht prägnant genug war, um so eng mit den Liste 1- und Liste 2-Items verknüpft zu sein, dass es zu einer Interferenz der beiden Erinnerungen hätte kommen können. Anders ausgedrückt ließe sich ein gewöhnlicher räumlicher Kontext mit geringerer Wahrscheinlichkeit beim erneuten Betreten dem Probanden automatisch wieder rekonstruieren, sodass die Lernepisoden und ihre Inhalte (die Gegenstände) nicht interferieren würden.

Das explizite Erinnern (Experiment 2) hatte zum Ziel, den Liste 1-Kontext verstärkt zu reaktivieren.

Im Sinne der Interferenztheorie war anzunehmen, dass dies zu vermehrten Intrusionen führen würde, die nun umso stärker mit dem (reaktivierten) Liste 1-Kontext verknüpft würden. Es zeigten sich jedoch sowohl weniger Intrusionen, als auch eine bessere Liste 1-Erinnerung. Dies lässt sich durch die kompensierenden Effekte *Testing* und *List Isolation Effect* erklären (Experiment 2). Beide Effekte könnten auch die im Sinne der Rekonsolidierungstheorie erwartete Zunahme an Intrusionen ausgeglichen haben, sodass diese Manipulation zwischen TCM und Rekonsolidierungstheorie keine eindeutige Entscheidung ermöglicht.

Allerdings bietet hier die Theorie des zustandsabhängigen Lernens, die im erweiterten Sinne zur Interferenztheorie gehört, die plausibelste Erklärung: In anderen Studien mit multiplem Listenlernen bewirkte das Wiederholen der zuvor gelernten Liste, dass die Kontexte der Listen sich deutlicher voneinander unterschieden (Pastötter et al. 2011), wodurch die Erinnerung an beide Listen gestärkt werden sollte.

Die Ergebnisse der Versuchsgruppe mit dem verlängerten Retentionsintervall sind klar zu interpretieren. Sie sprechen gegen die Erwartungen der Rekonsolidierungstheorie (siehe oben) und entsprechen denen des TCM. Durch den vermehrten zeitlichen Abstand wurden sich die beiden neuen Kontexte ähnlicher und dadurch weniger unterscheidbar. Dies resultiert in einer erhöhten Intrusionsrate.

Auch die Ergebnisse von Experiment 4 entsprechen genau den Erwartungen der Interferenztheorie. Im Sinne der Rekonsolidierungstheorie hätte es zu einer verbesserten Liste 1-Erinnerung hätte kommen müssen. Nach dem TCM müsste der reaktivierte Kontext weniger spezifisch an die Liste 1-Objekte geknüpft werden, wenn keine neuen Objekte gelernt werden. Dies sollte eine Festigung der Erinnerung verhindern und zu einer gleich bleibenden oder geminderten Liste 1-Erinnerung führen. Die Ergebnisse des Experiments 4 sprachen zugunsten der Interferenztheorie.

Dass die Liste 1-Erinnerung gemindert wurde, wenn eine Liste 2 gelernt wurde, ist die einfache Schlussfolgerung der Interferenztheorie: Das Einbringen ähnlichen Materials (der Liste 2) führt zur Interferenz, also der Überlagerung der Inhalte. Der *Pool* an möglichen zu nennenden Objekten vergrößert sich, wodurch diese als mögliche Antworten miteinander konkurrieren. Dadurch minimieren sich die Chancen eines Liste 1-Objektes, genannt zu werden.

9. Zusammenfassung

Die vorliegende Reihe von Experimenten diente einerseits der Replizierung eines behavioralen Gedächtnisexperiments, dessen Ergebnisse als Beweis für Rekonsolidierung im episodischen Gedächtnis beim Menschen gewertet wurden, und andererseits der weiteren Spezifizierung der Voraussetzungen für das Auftreten von Intrusionen (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008).

Unter den in den Originalarbeiten angewandten Bedingungen gelang es nicht, Intrusionen beim multiplem Listenlernen nachzuweisen. Erst unter erschwerten Versuchsbedingungen, d.h. bei einer Reduktion der Lerndurchgänge und mehr Objekten, ließen sich Intrusionen nachweisen. Auch traten Intrusionen nur dann auf, wenn der Versuch in einem abgelegenen Kellerraum stattfand, sodass das Vorhandensein eines ungewöhnlichen Kontextes als kritische Bedingung für das Auftreten von Intrusionen festgehalten werden kann (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008).

Explizites Aufzählen der Liste 1-Objekte vor dem Lernen der zweiten Liste minderte hingegen die Zahl an Intrusionen und verbesserte die originale Erinnerung.

Im weiteren Verlauf wurden mit verschiedenen Manipulationen zwei Modelle der Interferenztheorie als alternative Ursachen für das Auftreten von Intrusionen beleuchtet: Die Erhöhung der Intrusionsrate und der Zahl der Teilnehmer, die Intrusionen produzierten, in der Gruppe mit dem verlängerten Retentionsintervall sprechen gegen die Rekonsolidierungs- und für die Interferenztheorie. Auch die Ergebnisse von Experiment 4, in welchem eine bloße Reaktivierung der Liste 1 ohne das Einbringen einer Liste 2 die Liste 1-Erinnerung nicht verbesserte, sprechen gegen die Rekonsolidierungstheorie.

Die Minderung der originalen Erinnerung durch das Einbringen einer neuen Liste wurde im Paradigma von Hupbach et al. (2007) nicht als Indiz für die Rekonsolidierung gewertet, imponierte hier jedoch in sämtlichen experimentellen Manipulationen. Auch dies ist durch die Interferenzmodelle gut erklärbar.

Es kann festgehalten werden, dass die Ergebnisse von Hupbach et al. (2007) nicht eindeutig als Hinweise für die Rekonsolidierung betrachtet werden können. Alternative Erklärungen, die auf die Notwendigkeit der in der Rekonsolidierungstheorie angenommenen biologischen Prozesse verzichten können und gleichermaßen plausibel sind, finden sich im TCM und der Theorie des zustandsabhängigen Lernens. Im

weiteren Verlauf sollten die unterschiedlichen zugrundeliegenden Mechanismen, also die Rekonsolidierung der modifizierten originalen Gedächtnisspur, oder aber die Interferenz, die sich auf das Abrufen der Inhalte bezieht, weiter voneinander abgegrenzt werden. Es ist nach wie vor kritisch zu überdenken, ob das Konzept der Rekonsolidierung auf das episodische Gedächtnis beim Menschen übertragen werden kann.

10. Summary

This study was meant to replicate results of a behavioral experiment that have been interpreted as prove for reconsolidation in episodic memory in humans. Also, preconditions for the production of intrusions should be pointed out (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008).

Using the conditions from the original articles the finding of intrusions could not be reproduced. Intrusions occurred when participants had less learning trials to study more objects in total. Also, intrusions were only found if the experiment took place in a very unusual room in the basement of the institute, proving that an unfamiliar context is a precondition for the production of intrusions (Hupbach et al. 2007; Hupbach et al. 2008).

Explicit recall of list 1-objects prior to learning of the new list 2 decreased the number of intrusions and strengthened list 1-memory.

Further manipulations were used to examine if interference theory can also account for the production of intrusions: an increase of the intrusion rate and the number of people who produced intrusions in general in the *Longer Retention group* argue for interference theory more than reconsolidation theory. In experiment 4 the simple reactivation of the list 1-memory without learning a list 2 did not lead to a better list 1-memory, which also speaks in favour of the interference theory.

A decrease in remembered list-1 objects if a list 2 was learned in general had not been interpreted as prove for reconsolidation in Hupbach's article, but was seen in all experimental manipulations in this study. This can be explained also by interference theory (Hupbach et al. 2007).

To sum it up, the results of Hupbach et al. (2007) can not completely be regarded as prove for reconsolidation. Alternative theories can also explain the occurrence of intrusions and do not rely on additional biological processes like reconsolidation theory does. Especially the temporal context model and state dependent learning theory can explain the production of intrusions. These two models should be investigated more in the near future. Transferring the concept of reconsolidation onto human episodic memory should be carefully reconsidered.

11. Literaturverzeichnis

Amorapanth P, LeDoux JE, Nader K (2000): Different lateral amygdala outputs mediate reactions and actions elicited by a fear-arousing stimulus. *Nat Neurosci* 3, 74–79.

Bjork RA, Whitten WB (1974): Recency-sensitive retrieval processes in long-term free recall. *Cognit Psychol* 6, 173–189.

Brunet A, Orr SP, Tremblay J, Robertson K, Nader K, Pitman RK (2008): Effect of post-retrieval propranolol on psychophysiologic responding during subsequent script-driven traumatic imagery in post-traumatic stress disorder. *J Psychiatr Res* 42, 503–506.

Carpenter SK (2009): Cue strength as a moderator of the testing Effect: the benefits of elaborative retrieval. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 35, 1563–1569.

Davis HP, Squire LR (1984): Protein synthesis and memory: a review. *Psychol Bull* 96, 518–559.

Estes WK (1950): Toward a statistical theory of learning. *Psychol Rev* 57, 94–107.

Estes WK (1955): Statistical theory of distributional phenomena in learning. *Psychol Rev* 62, 369.

Fanselow MS, LeDoux JE (1999): Why we think plasticity underlying Pavlovian fear conditioning occurs in the basolateral amygdala. *Neuron* 23, 229–232.

Gisquet-Verrier P, Riccio DC (2012): Memory reactivation effects independent of reconsolidation. *Learn Mem Cold Spring Harb N* 19, 401–409.

Godden DR, Baddeley AD (1975): Context-dependent memory in two natural environments: On land and underwater. *Br J Psychol* 66, 325–331.

Goelet P, Castellucci VF, Schacher S, Kandel ER (1986): The long and the short of long-term memory--a molecular framework. *Nature* 322, 419–422.

Halamish V, Bjork RA (2011): When does testing enhance retention? A distribution-based interpretation of retrieval as a memory modifier. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 37, 801–812.

Hardt O, Einarsson EO, Nader K (2010): A bridge over troubled water: reconsolidation as a link between cognitive and neuroscientific memory research traditions. *Annu Rev Psychol* 61, 141–167.

Hinderliter CF, Webster T, Riccio DC (1975): Amnesia induced by hypothermia as a function of treatment-test interval and recooling in rats. *Anim Learn Behav* 3, 257–

263.

Horn W: Leistungsprüfsystem: L-P-S. Verl. für Psychologie, Hogrefe, Göttingen [u.a. 1983.

Howard MW, Kahana MJ (2002): A Distributed Representation of Temporal Context. *J Math Psychol* 46, 269–299.

Hubbach A (2015): Retrieval practice does not safeguard memories from interference-based forgetting. *Learn Motiv* 49, 23–30.

Hubbach A, Gomez R, Hardt O, Nadel L (2007): Reconsolidation of episodic memories: a subtle reminder triggers integration of new information. *Learn Mem Cold Spring Harb N* 14, 47–53.

Hubbach A, Hardt O, Gomez R, Nadel L (2008): The dynamics of memory: context-dependent updating. *Learn Mem Cold Spring Harb N* 15, 574–579.

Hubbach A, Gomez R, Nadel L (2011): Episodic memory updating: the role of context familiarity. *Psychon Bull Rev* 18, 787–797.

Jones B, Bukoski E, Nadel L, Fellous J-M (2012): Remaking memories: reconsolidation updates positively motivated spatial memory in rats. *Learn Mem Cold Spring Harb N* 19, 91–98.

Jones BJ, Pest SM, Vargas IM, Glisky EL, Fellous J-M (2015): Contextual reminders fail to trigger memory reconsolidation in aged rats and aged humans. *Neurobiol Learn Mem* 120, 7–15.

Kroes MCW, Tendolkar I, van Wingen GA, van Waarde JA, Strange BA, Fernández G (2014): An electroconvulsive therapy procedure impairs reconsolidation of episodic memories in humans. *Nat Neurosci* 17, 204–206.

LeDoux JE (2000): Emotion circuits in the brain. *Annu Rev Neurosci* 23, 155–184.

Lee JLC (2008): Memory reconsolidation mediates the strengthening of memories by additional learning. *Nat Neurosci* 11, 1264–1266.

McKenzie S, Eichenbaum H (2011): Consolidation and reconsolidation: two lives of memories? *Neuron* 71, 224–233.

Miller RR, Springer AD (1972): Induced recovery of memory in rats following electroconvulsive shock. *Physiol Behav* 8, 645–651.

Misanin JR, Miller RR, Lewis DJ (1968): Retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock after reactivation of a consolidated memory trace. *Science* 160, 554–555.

Müller GE, Pilzecker A: Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis - Bände 1-2 von Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane: Ergänzungsband. Barth 1900.

Murdock Jr. BB (1962): The serial position effect of free recall. *J Exp Psychol* 64, 482–488.

Nader K, Schafe GE, Le Doux JE (2000): Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval. *Nature* 406, 722–726.

Nicholls MER, Loveless KM, Thomas NA, Loetscher T, Churches O (2015): Some participants may be better than others: sustained attention and motivation are higher early in semester. *Q J Exp Psychol* 2006 68, 10–18.

Pastötter B, Schicker S, Niedernhuber J, Bäuml K-HT (2011): Retrieval during learning facilitates subsequent memory encoding. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 37, 287–297.

Potts R, Shanks DR (2012): Can testing immunize memories against interference? *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 38, 1780–1785.

Przybylski J, Sara SJ (1997): Reconsolidation of memory after its reactivation. *Behav Brain Res* 84, 241–246.

Riccio DC, Millin PM, Bogart AR (2006): Reconsolidation: a brief history, a retrieval view, and some recent issues. *Learn Mem Cold Spring Harb N* 13, 536–544.

Roediger HL, Karpicke JD (2006): The Power of Testing Memory: Basic Research and Implications for Educational Practice. *Perspect Psychol Sci J Assoc Psychol Sci* 1, 181–210.

Roediger HL, Butler AC (2011): The critical role of retrieval practice in long-term retention. *Trends Cogn Sci* 15, 20–27.

Rosenberg T, Gal-Ben-Ari S, Dieterich DC, Kreutz MR, Ziv NE, Gundelfinger ED, Rosenblum K (2014): The roles of protein expression in synaptic plasticity and memory consolidation. *Front Mol Neurosci* 7.

Roulet P, Sara S (1998): Consolidation of memory after its reactivation: involvement of beta noradrenergic receptors in the late phase. *Neural Plast* 6, 63–68.

Rubin RD (1976): Clinical use of retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock. A conditioning hypothesis. *Can Psychiatr Assoc J* 21, 87–90.

Sahakyan L, Kelley CM (2002): A contextual change account of the directed forgetting effect. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 28, 1064–1072.

Schiller D, Phelps EA (2011): Does reconsolidation occur in humans? *Front Behav*

Neurosci 5, 24.

Schiller D, Monfils M-H, Raio CM, Johnson DC, Ledoux JE, Phelps EA (2010): Preventing the return of fear in humans using reconsolidation update mechanisms. *Nature* 463, 49–53.

Schwabe L, Nader K, Wolf OT, Beaudry T, Pruessner JC (2012): Neural signature of reconsolidation impairments by propranolol in humans. *Biol Psychiatry* 71, 380–386.

Schwabe L, Nader K, Pruessner JC (2013): β -Adrenergic blockade during reactivation reduces the subjective feeling of remembering associated with emotional episodic memories. *Biol Psychol* 92, 227–232.

Scoville WB, Milner B (1957): Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 20, 11–21.

Sederberg PB, Howard MW, Kahana MJ (2008): A context-based theory of recency and contiguity in free recall. *Psychol Rev* 115, 893–912.

Sederberg PB, Gershman SJ, Polyn SM, Norman KA (2011): Human memory reconsolidation can be explained using the temporal context model. *Psychon Bull Rev* 18, 455–468.

Shaw JS, Bjork RA, Handal A (1995): Retrieval-induced forgetting in an eyewitness-memory paradigm. *Psychon Bull Rev* 2, 249–253.

Squire LR (2004): Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiol Learn Mem* 82, 171–177.

Squire LR, Alvarez P (1995): Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Curr Opin Neurobiol* 5, 169–177.

Stickgold R, James L, Hobson JA (2000): Visual discrimination learning requires sleep after training. *Nat Neurosci* 3, 1237–1238.

Strange BA, Kroes MCW, Fan JE, Dolan RJ (2010): Emotion Causes Targeted Forgetting of Established Memories. *Front Behav Neurosci* 4.

Torras-Garcia M, Lelong J, Tronel S, Sara SJ (2005): Reconsolidation after remembering an odor-reward association requires NMDA receptors. *Learn Mem Cold Spring Harb N* 12, 18–22.

Tulving E, Donaldson W: *Organization of Memory*. Academic Press Inc, New York und London 1972.

Tulving E, Markowitsch HJ (1998): Episodic and declarative memory: role of the hippocampus. *Hippocampus* 8, 198–204.

Unsworth N, Spillers GJ, Brewer GA (2012): Dynamics of context-dependent recall: An examination of internal and external context change. *J Mem Lang* 66, 1–16.

Usher M, McClelland JL (2001): The time course of perceptual choice: the leaky, competing accumulator model. *Psychol Rev* 108, 550–592.

Walker MP, Brakefield T, Hobson JA, Stickgold R (2003a): Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature* 425, 616–620.

Walker MP, Brakefield T, Seidman J, Morgan A, Hobson JA, Stickgold R (2003b): Sleep and the Time Course of Motor Skill Learning. *Learn Mem* 10, 275–284.

Wichert S, Wolf OT, Schwabe L (2011): Reactivation, interference, and reconsolidation: are recent and remote memories likewise susceptible? *Behav Neurosci* 125, 699–704.

Wichert S, Wolf OT, Schwabe L (2013): Changing memories after reactivation: a one-time opportunity? *Neurobiol Learn Mem* 99, 38–49.

Zaromb FM, Roediger HL (2010): The testing effect in free recall is associated with enhanced organizational processes. *Mem Cognit* 38, 995–1008.

12. Anhang

Tabelle 1

Verwendete Objekte	
Tag 1	Tag 2
Auto	Apfel
Badeente	Batterie
Ballon	Buch
Blume	Büroklammer
Bügel	CD
Buntstift	Eierbecher
Feder	Elephant
Globus	Fieberthermometer
Glühbirne	Garn
Kabel	Geldschein
Katze	Geodreieck
Kleber	Gürtel
Löffel	Handcreme
Lupe	Handy
Memorykarte	Kamm
Pfeife	Kette
Schlüssel	Kerze
Schwamm	Nussknacker
Socke	Playmobilmännchen
Sonnenbrille	Puzzleteil
Stern	Reißverschluss
Taschenlampe	Schaufel
Taschenrechner	Schwimmflügel
Tasse	Stein
Teebeutel	Strohalm
Tennisball	Taschentuch
Wäscheklammer	Topf
Würfel	Uhr
Zahnbürste	Umschlag
Zollstock	Wärmflasche

13. Danksagung

Mein großer Dank geht an meine Doktormutter Frau Prof. Dr. U. Bingel für die Möglichkeit, diese Arbeit am Institut für Systemische Neurowissenschaften aufnehmen zu dürfen.

Herrn Dr. rer. nat. Tobias Sommer-Blöchl möchte ich sehr herzlich für die Überlassung des Themas sowie die konstruktive und stets sehr freundliche Betreuung bei der Durchführung dieser Arbeit danken.

Den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Instituts für Systemische Neurowissenschaften danke ich für die ebenfalls sehr freundliche und kollegiale Aufnahme und für ihre Hilfsbereitschaft während der Durchführung der Versuche.

Meiner Familie und meinen Freunden danke ich von ganzem Herzen für die stetige Unterstützung bei der Erstellung dieser Arbeit.

15. Veröffentlichungen

Aus dieser Dissertation hervorgegangen:

Klingmüller A, Caplan JB, Sommer T (2017): Intrusions in episodic memory: reconsolidation or interference? *Learn Mem* 24, 216–224.

16. Eidesstattliche Erklärung

Ich versichere ausdrücklich, dass ich die Arbeit selbständig und ohne fremde Hilfe verfasst, andere als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel nicht benutzt und die aus den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen einzeln nach Ausgabe (Auflage und Jahr des Erscheinens), Band und Seite des benutzten Werkes kenntlich gemacht habe.

Ferner versichere ich, dass ich die Dissertation bisher nicht einem Fachvertreter an einer anderen Hochschule zur Überprüfung vorgelegt oder mich anderweitig um Zulassung zur Promotion beworben habe.

Ich erkläre mich einverstanden, dass meine Dissertation vom Dekanat der Medizinischen Fakultät mit einer gängigen Software zur Erkennung von Plagiaten überprüft werden kann.

Unterschrift: