

Aus der Klinik für Neurologie
der Universität zu Lübeck
Direktor: Prof. Dr. D. Kömpf

Darstellung der kortikalen Konsolidierung
von Gedächtnisinhalten durch langsame
EEG-Potenziale

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Universität zu Lübeck

– **Aus der Medizinischen Fakultät** –

vorgelegt von
Janna Ludwig
aus Bielefeld

Lübeck 2010

1. Berichterstatter: Prof. Dr. rer. soc. Rolf Verleger

2. Berichterstatter: Prof. Dr. rer. soc. Jan Born

Tag der mündlichen Prüfung: 31.03.2011

Zum Druck genehmigt. Lübeck, den 31.03.2011

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	iv
Tabellenverzeichnis	v
Abkürzungsverzeichnis	vi
1 Einleitung	1
1.1 Gedächtnisbildung	1
1.1.1 Das Gedächtnis	1
1.1.2 Lernen	3
1.1.3 Synaptische Plastizität - das Korrelat zum Lernen auf neuronaler Ebene	5
1.1.4 Gedächtnisbildung im Schlaf	8
1.2 Visualisierung von Gedächtnisinhalten	11
1.2.1 EEG und langsame Potenziale	11
1.2.2 Topographie langsamer Potenziale als Indikator der durch einen Reiz ausgelösten Assoziationen	13
1.3 Arbeitshypothese	15
2 Material und Methoden	16
2.1 Versuchspersonen und Versuchsmaterial	16
2.2 Versuchsablauf	17
2.3 Aufzeichnung und Auswertung der LPs	23
2.4 Datenanalyse	24
3 Ergebnisse	26
3.1 Verhaltensdaten	26
3.1.1 Ergebnisse der Verhaltensdaten in der sofortigen Abfrage	26
3.1.2 Ergebnisse der Verhaltensdaten in der versetzten Abfrage	28
3.2 Ereigniskorrelierte langsame Potenziale	31
3.2.1 Ergebnisse der LPs in der sofortigen Abfrage	31
3.2.2 Ergebnisse der LPs in der versetzten Abfrage	33
3.3 Subjektives Befinden	34

Inhaltsverzeichnis

4	Diskussion	37
4.1	Über die Rolle äußerer Einflüsse auf den Konsolidierungsprozess	37
4.1.1	Abhängigkeit des Schlaf-Effektes von der Höhe der Lernleistung . . .	37
4.1.2	Beeinflussung der Behaltensleistung durch das Aufgabensetting . .	39
4.1.3	Wann und wie viel Schlaf braucht Konsolidierung?	42
4.1.4	Versuchsmaterial und -personen	44
4.2	LPs als Indikatoren von Konsolidierung	44
4.2.1	Hippokampale Konsolidierungsprozesse	45
4.2.2	Einflüsse impliziten Lernens	46
4.3	Schlussfolgerung	47
5	Zusammenfassung	49
6	Literaturverzeichnis	50
7	Anhang	59
7.1	Bildmaterial	59
7.2	Fragebögen	61
8	Danksagung	63
9	Lebenslauf	64
10	Publikation	65

Abbildungsverzeichnis

1	Gedächtnissysteme	2
2	Lernen	3
3	Hypnogramm	8
4	Langsame Potenziale	13
5	FAN-Paradigma	14
6	Versuchsablauf	17
7	Assoziationspaare in der Lernphase	18
8	Assoziationspaar in der Übungsphase	19
9	Assoziationspaare in der Abfragephase	20
10	Ablauf eines Abfrage-Einzeldurchganges	21
11	Elektrodenpositionen der EEG-Ableitungen	23
12	Ergebnisse der sofortigen Abfrage	27
13	Ergebnisse der versetzten Abfrage bekannter Paare	29
14	Ergebnisse der versetzten Abfrage unbekannter Paare	30
15	Ergebnisse der Verhaltensdaten beider Abfragen	31
16	LPs räumlich versus verbal	32
17	LPs Schlaf versus Wach	35
18	Foto-Material 1	59
19	Foto-Material 2	60
20	Befindlichkeitsfragebogen	61
21	Abschlussfragebogen	62

Tabellenverzeichnis

1	Bedingungen der 1. Abfrage	21
2	Bedingungen der 2. Abfrage	22
3	Ergebnisse der Varianzanalyse der Verhaltensdaten	28
4	Ergebnisse der Varianzanalyse der Elektrodenpositionen	34

Abkürzungsverzeichnis

μV	Mikrovolt
5-HT	Serotonin
Abb.	Abbildung
Ag-AgCl	Silber-Silberchlorid
AMPA-Rezeptor .	α -Amino-3-Hydroxy-5-Methyl-4-Isoxazol-Propionsäure-Rezeptor
ANOVA	analysis of variance
BDNF	brain derived neurotropic factor
BOLD	blood oxygen level dependency
CA	Cornu ammonis, Ammonshorn
Ca^{2+}	Calcium
cAMP	cyclisches Adenosinmonophosphat
CCK	Cholezystokinin
cm	Zentimeter
CREB	cAMP-Reaktions-Element-Bindungsprotein
CSD	current source density
ebda	ebenda
EEG	Elektroenzephalographie
EMG	Elektromyogramm
engl.	englisch
EOG	Elektrookulogramm
EPSP	erregendes postsynaptisches Potenzial
ERP	event-related-potential
fMRI	functional magnetic resonance imaging
G-Protein	Guaninnucleotid-bindendes Protein
Hz	Hertz
$\text{k}\Omega$	Kilo-Ohm
KZG	Kurzzeitgedächtnis
LP	langsames Potenzial

Abkürzungsverzeichnis

LTD	long-term-depression, Langzeitdepression
LTP	long-term-potential, Langzeitpotenzierung
LZG	Langzeitgedächtnis
mPFC	medialer präfrontaler Cortex
ms	Millisekunde
Na ⁺	Natrium
NGF	nerve growth factor
NMDA-Rezeptor	N-Methyl-D-Aspartat-Rezeptor
NO	Stickstoffmonoxid
NREM	non-rapid eye movement sleep
o. g.	oben genannt
p	Signifikanz
PKC	Protein-Kinase-C
REM	rapid eye movement sleep
s	Sekunde (in Abb./Tab.)
S.	Seite
s.	siehe
s. a.	siehe auch
Sek.	Sekunde
SOC	store-operated Ca ²⁺ -Entry
SPSS	Statistik- und Analysesoftware
STP	short-term-potential, Kurzzeitpotenzierung
SWS	slow-wave-sleep
Tab.	Tabelle
u. a.	unter anderem
v. Chr.	vor Christus
Vp	Versuchsperson
Vpn	Versuchspersonen
vs.	versus
z. B.	zum Beispiel
ZNS	Zentralnervensystem

1 Einleitung

Die Leistungen des Gedächtnisses werden oft als selbstverständlich hingenommen, ohne sie wirklich wahrzunehmen, und doch ermöglicht erst das Gedächtnis es dem Menschen zu kommunizieren und „in der Welt selbstständig zu bestehen“ (Markowitsch, 2002, S. 19). Durch mehrere Forschungsgruppen weltweit, wie auch im Sonderforschungsbereich „plasticity and sleep“ der Universität Lübeck, wurden in vielfältigen Studien Gedächtniskonsolidierungsprozesse untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass im Schlaf die Rahmenbedingungen zur Verarbeitung neuer Informationen im Gedächtnis besonders günstig sind und so Konsolidierungsprozesse unterstützt werden (Review: Diekelmann und Born, 2010), so dass nach Schlaf bessere Abruffleistungen erwartet werden können. Langsame ereigniskorrelierte EEG-Potenziale wiederum stellen eine Möglichkeit dar, Gedächtnisabrufprozesse im Gehirn auf kortikaler Ebene sichtbar zu machen (Rösler et al., 1993).

In dieser Studie soll untersucht werden, wie sich Konsolidierung von Gedächtnisinhalten im Schlaf in langsamen Potenzialen widerspiegelt. Zunächst sollen im Folgenden die bei der Gedächtnisbildung beteiligten Mechanismen und die derzeitige Forschungslage zu dem Einfluss des Schlafes auf die Konsolidierung erläutert werden. Anschließend wird mit den langsamen EEG-Potenzialen eine der Methoden zur Visualisierung von Gedächtnisinhalten näher beschrieben. Im letzten Abschnitt der Einleitung werden daraufhin die Fragestellung und Arbeitshypothese gebildet.

1.1 Gedächtnisbildung

1.1.1 Das Gedächtnis

Platon war 400 v. Chr. einer der Ersten (Janssen, 2001), der sich mit dem Gedächtnis beschäftigte und der es mit einer Wachstafel verglich, in die Informationen eingraviert werden. Diese Vorstellung schlägt sich bis heute in gebräuchlichen Ausdrücken wie „sich etwas einprägen“ oder der „Gedächtnisspur“ nieder, denn das menschliche Gedächtnis ist dazu da Informationen, die aufgenommen werden, zu ordnen, zu behalten und abzurufen. Um die Funktionen des Gedächtnisses zu verstehen, muss sein Aufbau, der aus verschiedenen Untereinheiten besteht, betrachtet werden. Es existieren verschiedene Klassifikationen von Gedächtnistypen, meist wird jedoch wie in Abbildung 1 zwischen dem deklarativen und dem nicht-deklarativen

1 Einleitung

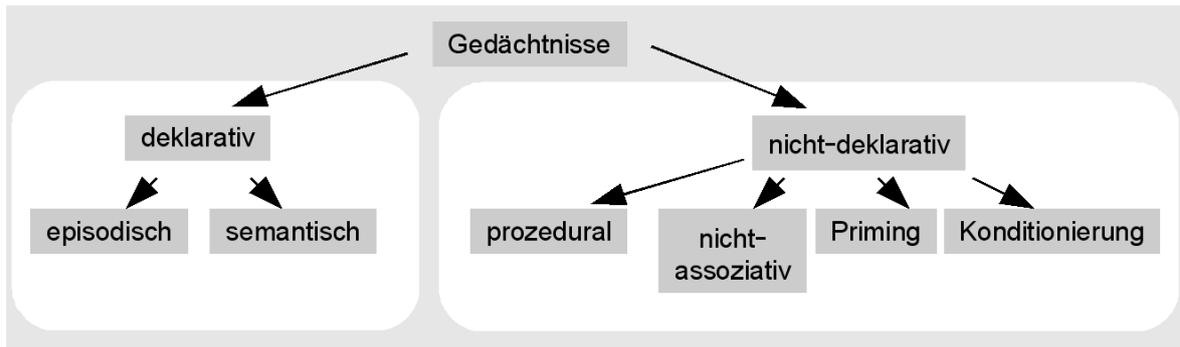


Abbildung 1: Einteilung der Gedächtnissysteme (modifiziert nach Walker und Stickgold, 2004).

Gedächtnis unterschieden (Cohen und Squire, 1980; Squire und Zola, 1996).

Das deklarative Gedächtnis, auch als Wissensgedächtnis bezeichnet, aus dem Fakten und Erinnerungen bewusst abgerufen werden können, befindet sich in verschiedenen Arealen des Neocortex und kann wiederum in das semantische und das episodische Gedächtnis unterteilt werden. Im Letzteren werden Ereignisse aus dem eigenen Leben abgespeichert. Im semantischen Gedächtnis werden generelles Wissen, Daten und Fakten unabhängig von zeitlichen Ereignissen abgelegt. Die Speicherung findet in Engrammen, unterschiedlich großen und verzweigten neuronalen Netzwerken, statt, auf die sequentiell und parallel zugegriffen werden kann. Engramme sind inhaltspezifische kortikale Zellansammlungen, die sich je nach dem gespeicherten Kontext leicht in ihrem Aufbau unterscheiden. Überschneidungen der Netzwerke untereinander und mit dem sensorischen Cortex kommen vor (Khader et al., 2007a). Für die Überführung von Informationen in das deklarative Gedächtnis spielen Strukturen des medialen Temporallappens, besonders des Hippokampus, eine entscheidende Rolle, denen eine Aufgabe bei der Aufrechterhaltung neuer Informationen vor der endgültigen stabilen Speicherung zugesprochen wird (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 633). Im nicht-deklarativen Gedächtnis sind prozedurale Fähigkeiten (z. B. Fahrradfahren), Priming (Bahnung: durch wiederholte Erregung wird der Wirkungsgrad der Reize erhöht) und Konditionierung gespeichert. Die Strukturen des medialen Temporallappens spielen dabei eine untergeordnete Rolle.

Deklaratives und nicht-deklaratives Gedächtnis beeinflussen sich gegenseitig und stehen in einer dynamischen Beziehung zueinander (Brown und Robertson, 2004). Oft sind beide Systeme gleichzeitig in Gedächtnisprozesse involviert, so dass diese nicht trennbar miteinander verbunden sind.

1.1.2 Lernen

Lernen bedeutet aufnehmen, verarbeiten und zum Abruf verfügbar machen von Gedächtnisinhalten sowohl deklarativer als auch nicht deklarativer Art. Nach einer weiteren Klassifikation ist das Gedächtnis dazu in mehreren Stufen aufgebaut, die sich in der zeitlichen Dauer der Speicherung und den stattfindenden Verarbeitungsvorgängen, wie in Abbildung 2 dargestellt, unterscheiden (Walker und Stickgold, 2004).

Die erste Stufe ist das sensorische Gedächtnis, auch Immediatgedächtnis genannt, welches eine immense Speicherkapazität aufweist und durch welches alle Informationen geleitet werden. Es ist wahrscheinlich, dass es "für jede Sinnesmodalität ein eigenes sensorisches Gedächtnis" (Schermer, 2006, S. 118) gibt. Dieses hält Informationen unterschiedlich kurzzeitig präsent. Das visuelle sensorische Gedächtnis beispielsweise wird ikonisches Gedächtnis genannt und hält die visuellen Informationen weniger als eine Sekunde lang bereit (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 602). In den sensorischen Gedächtnissen wird der Reiz enkodiert, was zur Bildung von Repräsentationen der einlaufenden Information führt. Es finden Prozesse der Musterextraktionen, der Erkennung, des Vergleiches mit Bekanntem und der Bewertung nach Relevanz statt. In diesem Schritt wird die Aufmerksamkeit durch schnelle in Millisekunden ablaufende Verarbeitungsprozesse durch den Nucleus reticularis des Thalamus gelenkt. Aber auch Teile des medialen und orbitalen präfrontalen Kortex, sowie des Gyrus cinguli und der Formatio reticularis sind durch vielfältige neuronale Verbindungen beteiligt (ebda, S. 516). So gelangen nur einige Inhalte zur nächsthöheren Stufe, dem Kurzzeitgedächtnis. Dieser Mechanismus der Akquisition schützt das Gehirn vor einer Überflutung mit externen Reizen (limitiertes Kapazitätskontrollsystem). Das sensorische Gedächtnis ist in den jeweiligen primären Sinnessystemen lokalisiert und ist ein integraler Bestandteil dieser Systeme.

Das Kurzzeitgedächtnis (KZG), auch Arbeitsgedächtnis genannt, umfasst eine Speicherkapazität von 4 Einheiten (Cowan, 2001), den sogenannten „chunks“. Durch Verknüpfung und Speicherung im Kontext kann die Speicherkapazität stark erhöht werden. Allerdings bleiben

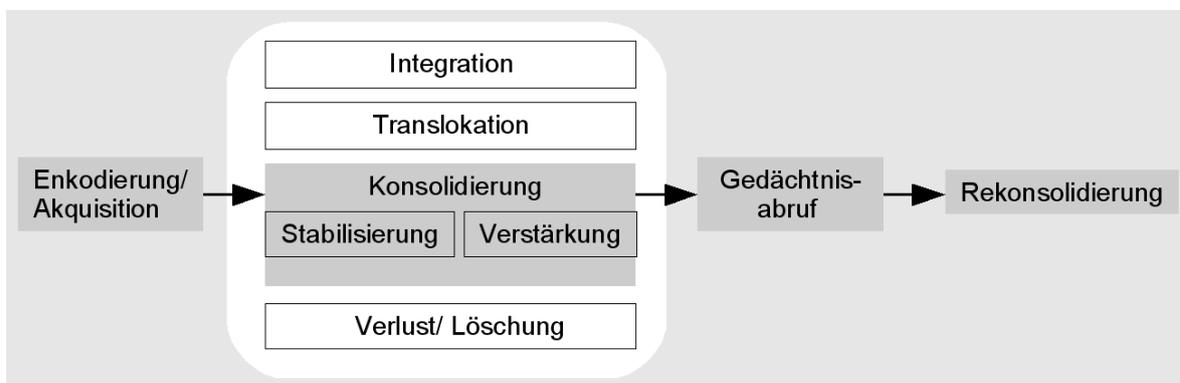


Abbildung 2: Entwicklung einer Gedächtnisrepräsentation (modifiziert nach Walker und Stickgold, 2004).

1 Einleitung

die Informationen nur für einige Sekunden präsent. Diese Zeit kann durch Wiederholung (z. B. Aufsagen) und Elaborieren verlängert werden. In dieser Phase finden Integration, auch zu bereits bestehenden Gedächtnisinhalten, Translokation, Konsolidierung und Löschung statt. Die anatomisch beteiligten Strukturen sind in der medialen Temporallappenregion gelegen. Im Einzelnen sind es der parahippokampale Kortex, der entorhinale Kortex, der perirhinale Kortex und der Hippokampus, die sowohl durch efferente als auch durch afferente Fasern mit dem Neokortex verbunden sind (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 634). Dadurch können die neu eingetroffenen Gedächtnisinhalte mit den bereits bestehenden verglichen (im posterioren Parietalkortex) und dann bewertet werden. Dieser Prozess läuft meist unbewusst ab. Chunks, die besonders intensiv konsolidiert werden, ein Prozess der aus Stabilisierung und Verstärkung besteht, gelangen in das Langzeitgedächtnis (LZG). Durch Organisation der Informationen spielt der dorsolaterale präfrontale Kortex eine besondere Rolle in der Bildung des LZGs (Blumenfeld und Ranganath, 2006). Während dieser Phase sind die Gedächtnisinhalte sehr stör anfällig und labil, jedoch trägt all dies zur Elaboration und Überführung von neuen Informationen in die nächsthöhere und damit stabilere Gedächtnisform, das Langzeitgedächtnis, bei.

Im Langzeitgedächtnis (LZG), dessen Speicherkapazität unbegrenzt scheint, werden Informationen dauerhaft und relativ stör unanfällig gespeichert. Es ist auf anatomischer Ebene den verschiedenen Assoziationsfeldern im gesamten Neocortex zugeordnet. Der Cortex besteht hauptsächlich aus Pyramidenzellen, die 80 % der circa 10^{10} Neuronen im Neocortex ausmachen und etwa der doppelten Anzahl an Gliazellen (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 87). Im LZG finden weiterhin konsolidierende Vorgänge statt, so dass gespeicherte Informationen immer resistenter gegen Interferenzen werden. Hierbei spielen Mechanismen wie das einfache Vergehen von Zeit oder Modulierungen einer ganzen Reihe von Neurotransmittern, von denen neben dem cholinergen System (Acetylcholin) vor allem Cholezystokinin (CCK) und Serotonin (5-HT) das Lernen erleichtern (Gülpinar und Yegen, 2004), eine Rolle. Die genaueren Prinzipien der sogenannten synaptischen Plastizität werden weiter unten beschrieben. Vermehrten Einfluss sehen neuere Studien in während des Schlafes ablaufenden Konsolidierungsvorgängen, die zu messbar besseren Behaltensleistungen führen (siehe S. 8). Zur Erfüllung des Ziels einer stabilen Konsolidierung tragen somit, wie oben beschrieben, vielschichtige Prozesse bei, die weiterer Forschungsarbeit bedürfen, um im einzelnen verstanden zu werden.

Beim Abruf von deklarativem Wissen werden alle inhaltspezifischen Untereinheiten der Engramme aktiviert, was umso länger dauert, je größer die Anzahl an Assoziationen ist (Heil et al., 1994; Khader et al., 2007a). Der Abrufprozess an sich ist für die Inhalte des deklarativen Gedächtnisses (zum Beispiel verbale, räumliche, bildliche Informationen) gleich (Heil et al., 1994). Je ähnlicher sich die Lern- und Abrufsituationen sowohl in Bezug auf die räumliche Situation als auch in Bezug auf den emotionalen Zustand der Person sind, umso leichter gelingt der Abruf (zustandsabhängiges Lernen, Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 603). Jeder Abruf

1 Einleitung

triggert eine Reaktivierung und initiiert damit eine Rekonsolidierung der Information (Sara und Hars, 2006), während der die Gedächtnisinhalte eine weitere instabile Phase durchlaufen und durch erneute Konsolidierung (Rekonsolidierung) gefestigt werden müssen. Diese beruht auf den gleichen molekularen Mechanismen, kann jedoch an topographisch unterschiedlichen Regionen stattfinden (Alberini, 2005).

An dieser Stelle sollen einige Begriffe erläutert werden: Der Abruf von deklarativem Wissen (engl.: recall) soll zu Erkennen (engl.: recognition) von Gelerntem führen. Dieses Erkennen besteht aus zwei verschiedenen Prozessen, nämlich dem Erinnern (engl.: to remember) und dem Kennen (engl.: to know). „Erinnern“ umfasst eine klare Vorstellung von der Lernsituation und der Tatsache, dass der Inhalt gelernt wurde, sowie dem Lerninhalt selbst und ist damit ein bewusster Vorgang. Eine Erinnerung (engl.: recollection) führt zur expliziten, bewussten Lösung der Abrufaufgabe. Dagegen wird die Gedächtnisaufgabe beim „Kennen“ nur durch Vertrautheit (engl.: familiarity) des Lerninhaltes gelöst, also implizit (unbewusst). Inwiefern implizites und explizites Lernen sich beeinflussen, ist bisher zum Teil ungeklärt. In Aufgaben, die mit versteckten Regelmäßigkeiten gestellt werden, ändern sich die Verhaltensdaten positiv (erkenntlich an schnelleren Reaktionszeiten) unabhängig davon, ob diese Regelmäßigkeit bewusst erkannt wird oder unentdeckt bleibt (Lang et al., 2006).

Die Funktion des deklarativen Gedächtnisses wird in Studien beispielsweise mittels Aufgaben erfasst, bei denen Probanden Wortlisten, Texte oder Bildmaterial (Faktenwissen) lernen müssen, die zu einem späteren Zeitpunkt abgefragt werden. In dieser Arbeit verwendetes Bildmaterial in Assoziation zu Wörtern und Positionen entspricht solchen Fakten, überprüft also die Leistung des deklarativen Gedächtnisses.

1.1.3 Synaptische Plastizität - das Korrelat zum Lernen auf neuronaler Ebene

Das Korrelat zum Lernen ist auf neuronaler Ebene die synaptische Plastizität und im Besonderen die Langzeitpotenzierung (long-term-potential = LTP) (Cooke und Bliss, 2006; Bliss und Collingridge, 1993). Die synaptische Plastizität ist die Änderung der Verbindungsstärke von Synapsen in Abhängigkeit von ihrer Aktivität. Diese Änderung kann von kurzer Dauer sein (Sekunden bis Minuten) oder lange anhalten (über Stunden bis lebenslang). Die Übertragung an Synapsen kann verstärkt (Potenzierung) oder geschwächt werden (Depression), je nachdem, welche Aktivierung diese erfahren. Erstmals wird 1949 in der Hebb'schen Regel ein derartiger Vorgang erwähnt (Schandry, 2003, S. 519):

„Wenn ein Axon der Zelle A die Zelle B erregt und wiederholt und dauerhaft zu Erzeugung von Aktionspotentialen in Zelle B beiträgt, so resultiert dies in Wachstumsprozessen oder metabolischen Veränderungen in einer oder in beiden Zellen, die bewirken, dass die Effizienz von Zelle A in Bezug auf die Erzeugung eines Aktionspotentials in B größer wird.“

1 Einleitung

An den Synapsen des Hippokampus, und dort speziell an den Schaffer-Kollateralen, die aus der CA3- in die CA1-Schicht (Ammonshorn) ziehen, spielen Glutamatrezeptoren die entscheidende Rolle für die Konsolidierung von Gelerntem (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 624).

Der Glutamatrezeptor ist in großer Zahl im menschlichen Zentralnervensystem (ZNS) enthalten und etwa 50 % der ZNS-Neurone (Klinke und Silbernagel, 2001, S. 74) werden über den Transmitter Glutamat, eine Aminosäure, gesteuert. Bei dem Glutamatrezeptor handelt es sich um einen transmembranären Ionenkanal (vor allem für Na^+ - und Ca^{2+} -Ionen), der in verschiedenen Subtypen vorliegt. Der für Lernvorgänge wichtigste Typ ist der N-Methyl-D-Aspartat (NMDA)-Rezeptor. „Langzeitpotenzierung benötigt simultane kooperative Aktivierung mehrerer Axone, die an der postsynaptischen Zelle konvergieren“ (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 624). Der durch die NMDA-Rezeptoren ausgelöste Ca^{2+} -Einstrom bewirkt die Aktivierung intrazellulärer Enzymkaskaden, die zu wichtigen Prozessen in der Konsolidierung von Gedächtnis führen. Die daran beteiligten Enzyme sind u. a. die Ca^{2+} -Kalmodulin-Kinase, die Protein-Kinase-C (PKC) und die Tyrosinkinase. Diese phosphorylieren Glutamat-Rezeptor-Subtypen und erhöhen deren Affinität zu Glutamat, wodurch die gleiche Menge an Transmitter einen stärkeren Effekt auslöst. Die Kinasen aktivieren die NO-Synthase (NO=Stickstoffmonoxid), so dass NO gebildet wird, welches durch den synaptischen Spalt zur präsynaptischen Membran zurückdiffundiert und dort die Transmitterausschüttung erhöht. NO ist also ein retrograder Messenger, der Rückmeldung an das präsynaptische Neuron über den Aktivierungszustand der postsynaptischen Zelle gibt. Gleichzeitig wird Transkription und Translation durch die von der Ca^{2+} -Kalmodulin-Kinase und der PKC vermittelten Phosphorylierung des am Beginn der Gensequenz sitzenden cAMP-Reaktions-Element-Bindungsproteins (CREB) eingeleitet. Produkt dieser Proteinbiosynthese sind Glutamatrezeptoren, zum Einbau in die postsynaptische Membran, verschiedene Neurotransmitter und Wachstumsfaktoren (BDNF= brain derived neurotrophic factor; NGF= nerve growth factor), was wiederum die synaptische Übertragung erleichtert.

Elektronenmikroskopisch lässt sich der zelluläre Umbau im Rahmen der LTP an einer Verdichtung der Synapsen, Veränderung des synaptischen Endknöpfchens und der Dendriten des postsynaptischen Neurons erkennen (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 626). „Hemmung der Proteinbiosynthese in der Konsolidierungsphase verhindert die dauerhafte Einprägung und Wiedergabe von Information“ (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 627). Dies konnte in mehreren Versuchen an Mäusen mit verschiedenen Antibiotika (Puromycin, Cyclohexamid, Anisomycin), die die Translation hemmen, bewiesen werden.

Langzeitdepression (long-term-depression = LTD) ist die Abschwächung der synaptischen Übertragung und bei Lernvorgängen wie der Habituation involviert. An Purkinje-Zellen des Kleinhirns wurden die dabei ablaufenden Vorgänge untersucht. Der Prozess verläuft ähnlich dem der LTP, nur dass durch den Ca^{2+} -Einstrom, der nur mittlere Konzentrationen erreicht (Kimura und Matsuki, 2008), Phosphatasen aktiviert und Enzyme dephosphoryliert werden.

1 Einleitung

Die Genexpression wird dadurch gehemmt, die Sensitivität von AMPA-Rezeptoren nimmt ab und synaptische Verbindungen gehen zu Grunde. An der LTD sind neben den ionotropen Glutamatrezeptoren zudem metabotrope Glutamatrezeptoren beteiligt, die G-Protein vermittelt Ca^{2+} freisetzen (Schmidt et al., 2000, S. 63). Im Vergleich von LTP und LTD lässt sich erkennen, dass Calcium in beiden Prozessen involviert ist, aber eine differenzielle Wirkung hat (Klinke und Silbernel, 2001, S. 753). Zudem scheint der NR2B-NMDA-Rezeptor-Subtyp, der extrasynaptisch lokalisiert ist, für die LTD verantwortlich zu sein, während der NR2A-NMDA-Rezeptor-Subtyp synaptisch gelegen ist und LTP erzeugt (Kimura und Matsu-ki, 2008).

Um die bei der Depolarisation entleerten intrazellulären Ca^{2+} -Speicher schnell wieder aufzufüllen, verfügen Neurone über einen bestimmten Mechanismus: den store-operated Ca^{2+} -Entry=SOC. Wird dieser blockiert, kommt es zu verminderter synaptischer Plastizität an Schaffer-Kollateralen im CA1 des Hippokampus (Baba et al., 2003). Genau dort, an CA1 Neuronen, wirkt auch das Hormon Leptin, welches vor allem von Adipocyten synthetisiert wird und die Gewichtsregulation beeinflusst. Leptin verstärkt den Ca^{2+} -Einstrom und fördert exzitatorische postsynaptische Potenziale. Es induziert LTP und kann sogar Kurzzeitpotenzierung (short-term-potential=STP) in LTP umwandeln (Harvey et al., 2006).

Einen weiteren Mechanismus der synaptischen Plastizität vermuten Forscher um Fields (2005) in der aktivitätsabhängigen Myelinisierung von Neuronen, die sie bei Klavierspielern ebenso wie bei kognitiver Stimulation der Ratte entdeckten. Je stärker myelinisiert ein Neuron ist, desto besser sind seine Leitfähigkeit und die zeitliche Summation der einlaufenden Aktionspotenziale am postsynaptischen Neuron (Fields, 2005). Und auch Gliazellen können auf verschiedene Arten, zum Beispiel durch Freisetzung von Chemokinen, die synaptische Plastizität der Neuronen beeinflussen (Achour und Pascual, 2010). Einen besonderen Einfluss auf die Plastizität hat Schlaf (siehe unten) und die während dieser Zeit ablaufende Reaktivierung glutamaterger Synapsen (Gais, 2008).

Bei diesen Ausführungen zu den molekularen Mechanismen der synaptischen Plastizität darf nicht vergessen werden, dass Gedächtnisinhalte ihre Entsprechungen „in neuronalen Netzwerken oder Assemblies“ (Schmidt et al., 2000, S. 165) haben und Plastizität deren Verbindungsstärke ändert. Jackson (2008) weist nach einer Lernaufgabe (Imprinting) in Hühnergehirnen stattfindende Modellierungen („enter, leave and then rejoin“, Stickgold, 2008) einzelner Neurone, den kleinsten Einheiten solcher Netzwerke, nach. Stickgold (ebda) interpretiert dies als mögliches Korrelat zur Gedächtnisspur des eingprägten Reizes.

1.1.4 Gedächtnisbildung im Schlaf

Bevor auf den fördernden Einfluss von Schlaf auf die Gedächtnisbildung eingegangen werden kann, soll im Überblick erläutert werden, was sich in diesem Zustand im menschlichen Gehirn abspielt, um zu verdeutlichen, dass Schlaf nicht als homogene Einheit gesehen werden kann. Menschen und Tiere brauchen Schlaf zum einen zur Energieerhaltung, zum anderen für Stoffwechselprozesse (u. a. zur Entgiftung), zur Thermoregulation, zur Gewebeerneuerung, und des Weiteren auch zur Gedächtniskonsolidierung und Plastizitätsänderung (Maquet, 2001; Dang-Vu et al., 2006). Schlafentzug hat schnell negative Auswirkungen auf das Immunsystem, die Merk- und Konzentrationsfähigkeit und führt bereits nach wenigen Tagen zu gehäuften Auftreten neuropsychiatrischer Störungen (Olson et al., 2009; Banks und Dinges, 2007).

Der Schlaf des Menschen kann grob in zwei Kategorien gegliedert werden: rapid eye movement sleep (REM) und non-rapid eye movement sleep (NREM), wobei NREM je nach zunehmender Schlaftiefe in weitere vier Stadien (S1-S4) eingeteilt wird (Rechtschaffen und Kales, 1986). Die beiden Schlafstadien wechseln sich über die Nacht in einem etwa 90-minütigen Schlafzyklus ab, der circa fünf Mal durchlaufen wird (siehe Abbildung 3). Dabei ändert sich der Anteil an NREM und REM innerhalb der Zyklen im Verlauf der Nacht. Während in der frühen Nachthälfte die Stadien S3 und S4 des NREM überwiegen, herrscht in der späteren Nachthälfte der REM-Schlaf vor. In der Polysomnografie, bestehend aus Elektrookulogramm(=EOG), Elektromyogramm (=EMG) und Elektroenzephalogramm (=EEG), zeigen sich für die jeweiligen Schlafstadien charakteristische Befunde. So nimmt mit zunehmender Schlaftiefe, während NREM, die Frequenz elektrischer kortikaler Aktivierung ab. Es zeigen sich zunächst K-Komplexe (biphasische scharfe Wellen im EEG) und Schlafspindeln (symmetrische Wellen, episodisch auftretend, 12-14 Hz) in S2 (Mayer, 2006). Dann treten in den Stadien S3 und S4, die zusammen auch als slow-wave-sleep (SWS) bezeichnet

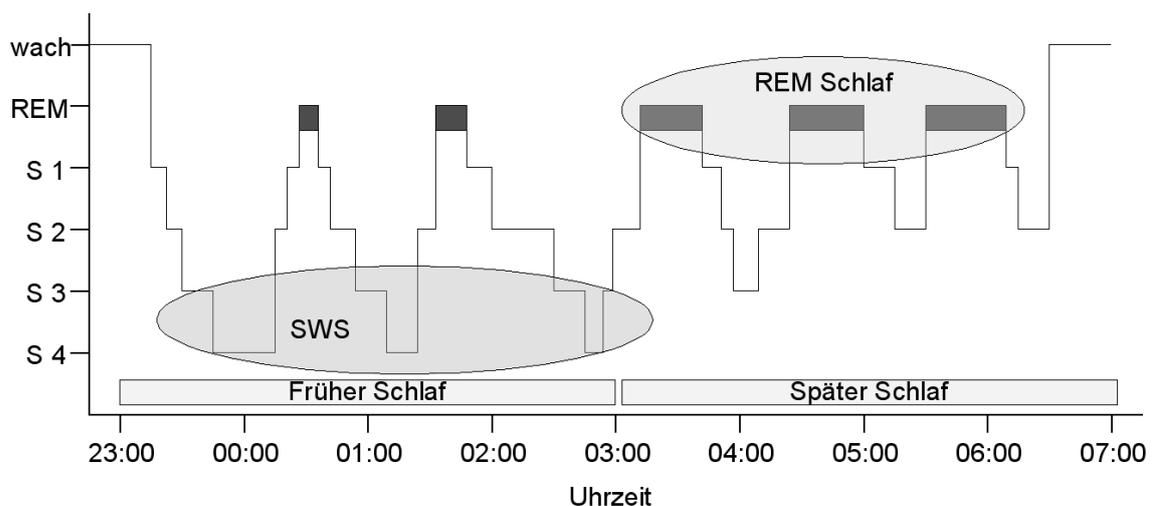


Abbildung 3: Schlafstadien im Verlauf einer Nacht (modifiziert nach Diekelmann und Born, 2010).

1 Einleitung

werden, langsame Oszillationen auf (0,5-4 Hz, δ -Wellen) als Zeichen kortikaler Synchronisation. Dagegen stellt sich das EEG des REM-Stadiums mit Desynchronisation und hohen Frequenzen, ähnlich den Ableitungen des Wachzustandes, dar. Diese Phase wird begleitet von einer maximalen Reduktion des Muskeltonus und schnellen Augenbewegungen, die diesem Stadium den Namen gegeben haben. Wegen dieser Merkmale wird REM auch als paradoxer Schlaf bezeichnet. Die beiden Schlafstadien REM und NREM unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich der neuronalen Aktivität, der Weckschwelle und dem Muskeltonus, sondern auch durch eine stark veränderte Aktivität der Neurotransmittersysteme. Im NREM-Schlaf ist die Aktivität cholinergischer Neurone im Hirnstamm heruntergefahren und die Tätigkeit serotonergischer (in den Raphekernen) und noradrenergischer Systeme (im Locus coeruleus) nimmt mit zunehmender Schlaftiefe ab (Kalia, 2006; Rasch et al., 2007b). Das cholinerge System wird im REM-Schlaf stark aktiviert und erreicht dem Wachzustand ähnliche Muster, während die beiden aminergen Systeme inaktiviert bleiben. Die Steuerung des Schlafes obliegt der Pons, dem basalen Vorderhirn, und weiteren subcorticalen Strukturen.

Bereits 1924 beschrieben Jenkins und Dallenbach einen fördernden Einfluss von Schlaf auf die Konsolidierung von Lernaufgaben. Heutzutage weiß man, dass Schlaf die Speicherung von Gedächtnisinhalten in Abhängigkeit von der Schlafphase und der Qualität der zu speichernden Inhalte erhöht. Schon sehr kurze Episoden (sechs Minuten) von Schlaf nach Lernen können dabei die Gedächtnisprozessierung verstärken und Konsolidierungsvorgänge initiieren (Lahl et al., 2008). So führt Schlaf zu lang anhaltenden Veränderungen von Gedächtnisrepräsentationen in neuronalen neokortikalen Netzwerken (Gais et al., 2007). Es wurden positive Auswirkungen beispielsweise auf die Konsolidierung des episodischen Gedächtnisses (Drosopoulos et al., 2007b), auf die Einsichtsgewinnung (Wagner et al., 2004), das Erlernen prozeduraler Fähigkeiten („finger tapping“, Diekelmann und Born, 2007) und deklarativer Gedächtnisinhalte (Paller und Voss, 2004; Gais et al., 2006a; Backhaus et al., 2007) mehrfach beschrieben. Es gibt deutliche Belege, dass der frühe SWS-reiche Schlaf einen fördernden Einfluss auf die Konsolidierung von deklarativen, Hippokampus-abhängigen Gedächtnisinhalten und der REM-reiche, späte Schlaf einen fördernden Einfluss auf die Speicherung prozeduraler, Hippokampus-unabhängiger Lerninhalte nimmt (Plihal und Born, 1997). Während des SWS werden dieselben neuronalen Strukturen reaktiviert, die bereits beim Lernen aktiv waren, so dass vermutlich eine Übertragung des Gelernten aus dem Hippokampus in den Neocortex stattfindet (Gais und Born, 2004a; Peigneux et al., 2004). Durch die sich mehrmals wiederholende Aktivierung der Neuronen und dem damit einhergehenden Ca^{2+} -Einstrom kommt es zur neuronalen Plastizitätsänderung und Langzeitspeicherung. Diese Übertragung wird durch die entsprechend der circadianen Rhythmik niedrigen Acetylcholin- und Cortisolspiegel (Born und Plihal, 2000; Wagner und Born, 2008) begünstigt. Im SWS Stadium des Schlafes werden exogene Reize nicht zur bewussten Verarbeitung weitergeleitet, so dass der Cortex von der Außenwelt abgekoppelt ist. Dieser Zustand bietet besonders günstige Bedingungen für die so genannte „off-line“-Konsolidierung deklarativer Gedächtnisinhalte während des

1 Einleitung

Schlafens, weil ein ungestörter hippocampo-neocorticaler Datentransfer und damit Stärkung synaptischer Verbindungen stattfinden kann (Rasch und Born, 2007). Sichtbar werden diese Konsolidierungsprozesse im Oberflächen-EEG an einem zunehmenden Auftreten von Spindelaktivität (Thalamusaktivierung), scharfen Wellen (Hippocampusaktivierung) und langsamen Oszillationen (Cortexaktivierung) (Gais und Born, 2004a; Marshall et al., 2006). Je ausgeprägter die Spindelaktivität im S2 Stadium des Schlafes in der Nacht nach dem Lernen deklarativer Informationen (Wörter) war, desto besser war die Abruffleistung. Die Aktivität der Schlafspindeln spiegelt die Intensität der Konsolidierungsvorgänge im Schlaf (Schabus et al., 2004). Im funktionellen Magnetresonanztomographen zeigte sich eine hippocampale Aktivierung während des SWS, wenn ein Geruch, der bereits beim Lernen dargeboten wurde, erneut auftrat. Nach dieser Reexposition auf den Geruch im SWS erbrachten Probanden eine signifikant bessere Lernleistung (Rasch et al., 2007a). Selbst auf die Art des Abrufs, explizit oder implizit, nimmt Schlaf einen differenziellen Einfluss. Besonders SWS erleichtert den Prozess des Erinnerns, also den expliziten Gedächtnisabruf (Daurat et al., 2007; Fischer et al., 2006). Schlaf wirkt jedoch auch auf implizites Lernen förderlich und bewirkt eine Restrukturierung und Verknüpfung der Gedächtnisinhalte (Wagner et al., 2004).

Aber nicht nur Schlaf fördert Lernen, sondern anders herum beeinflusst auch Lernen die Schlafzusammensetzung. In Schlafphasen nach Lernen verändert sich die Schlafarchitektur. So nimmt die Aktivität langsamer Oszillationen im Schlaf nach Erlernen einer motorischen Aufgabe über dem entsprechenden kortikalen Areal zu. Und diese Zunahme korreliert wiederum positiv mit der Verbesserung der gelernten Aufgabe (Huber et al., 2004). Außerdem zeigt sich ein gehäuftes Auftreten von Schlafspindeln als generelles Zeichen von Verarbeitung sowohl deklarativer als auch prozeduraler Aufgaben im SWS nach Lernen (Gais et al., 2002; Mölle et al., 2009).

Obwohl in vielen Studien ein differenzieller Effekt einzelner Schlafphasen auf bestimmte Gedächtnisqualitäten erwiesen wurde, dürfte unumstritten bleiben, dass der Schlaf einer gesamten Nacht, der einem normalen Schlafprofil entspricht, durch die sich ergänzenden Effekte von NREM und REM den besten Einfluss auf die Gedächtniskonsolidierung mit sich bringt (Gais et al., 2000; Ficca und Salzarudo, 2004), besonders weil die aufeinanderfolgenden Schlafstadien verschiedene Konsolidierungsprozesse unterstützen (Stickgold, 2009). Deshalb wurde in dem dieser Arbeit zu Grunde liegenden Experiment auf einen spezifischen Schlafentzug verzichtet und der Einfluss von Schlaf, beziehungsweise Schlafentzug einer gesamten Nacht, auf die Gedächtnisleistung untersucht. Um die Konsolidierung evaluierbar zu machen, wurden neben der Auswertung der Verhaltensdaten ereigniskorrelierte Potenziale im EEG, wie im folgenden Abschnitt beschrieben, ermittelt.

1.2 Visualisierung von Gedächtnisinhalten

1.2.1 EEG und langsame Potenziale

Um die Aktivität des Gehirns zu erfassen, wird mit der Ableitung des Elektroenzephalogramms (EEG) eine Methode benutzt, die es erlaubt, ohne Gesundheitsrisiken für den Probanden, in hoher zeitlicher und angemessener räumlicher Auflösung, die Gehirnaktivität darzustellen. Im EEG wird die Aktivität von Nervenzellen anhand von Spannungsveränderungen gemessen, die durch erregende postsynaptische Potenziale (EPSPs) generiert werden. Durch Neurotransmitter vermittelte Aktivierungen der Ionenkanäle der postsynaptischen Membran führen zu einem Einstrom von Ca^{2+} - und Na^{+} -Ionen entlang dem Diffusionsgradienten in die postsynaptische Nervenzelle, so dass deren Membranpotenzial intrazellulär positiv und extrazellulär negativ wird. Bei gleichzeitigem Eintreffen vieler erregender Aktionspotenziale wird dieser Einstrom größer, also das Feldpotenzial über der Membran deutlich negativer, was in der Elektrode über dem Hirnabschnitt als negative Potenzialverschiebung messbar ist. Erst die Aktivierung ganzer Neuronenverbände, deren Potenzialschwankungen sich aufsummieren, kann im EEG erfasst werden, da Potenziale einer einzelnen Zelle zu schwach sind, um registrierbar an die Schädeloberfläche zu gelangen. Die Generatoren der Spannungsveränderungen sind Nervenzellen, die auf den Kuppen der Gyri senkrecht zur Oberfläche des Cortex stehen. Sie erzeugen einen radial ausgerichteten Dipol (Birbaumer et al., 1990, Ebner und Deuschl, 2006, S. 4), da ihre Zellkörper in tieferen Rindenschichten gelegen sind, ihre Dendriten aber bis in die Schichten I-III des Cortex reichen, wo afferente Fasern an ihnen enden (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 87). Bei einer Erregung der dortigen Synapsen kommt es zu einer Depolarisation der Dendriten und einer extrazellulären Negativierung im oberflächennahen Kortex. Um die elektrische Differenz auszugleichen, fließt ein elektrischer Strom entlang der Zellmembran vom tief gelegenen Soma (positives extrazelluläres Membranpotenzial) zu den oberflächlich gelegenen Dendriten (negatives Potenzial, Birbaumer et al., 1990). Dieses negative Feldpotenzial wird mittels der EEG-Elektroden messbar. Die radialen Komponenten aller Potenziale im Cortex sind mittels EEG messbar, wohingegen die der tangential angeordneten Zellen (parallel zur Schädeloberfläche gelegen, zum Beispiel in den Sulci der Gehirnwindungen, wo insgesamt mehr Hirnmasse liegt) nicht im EEG messbar sind, da sie ein geschlossenes Feld bilden und sich gegenseitig aufheben (Ebner und Deuschl, 2006, S. 5). In den Hirnregionen, über denen die größte Amplitude im EEG messbar ist, liegen in etwa die Zellansammlungen, die die Feldpotenziale generieren (Klinke und Silbernagel, 2001, S. 733). Auch Gliazellen sind modulierend an den Feldpotenzialen beteiligt, ihr Beitrag zu den an der Schädeloberfläche gemessenen Spannungsänderungen ist jedoch nur klein und besteht vor allem in einer Verstärkerfunktion der sie umgebenden Nervenzellen (Birbaumer et al., 1990, Ebner und Deuschl, 2006, S. 4).

Neben der Spontanaktivität (γ -, β -, α -, θ -, δ - Wellen) des Gehirns, die durch periodische

1 Einleitung

Schwankungen zeitlich synchroner Neuronenaktivierung generiert wird, können ereigniskorrelierte Potenziale im EEG ermittelt werden. Diese werden im Folgenden näher erläutert, da sie für die vorliegende Arbeit bedeutend sind.

Ereigniskorrelierte Potenziale (ERPs, engl.: event-related-potentials) entsprechen der elektrischen Aktivität im Cortex während des Ablaufes von Informationsverarbeitungsprozessen (Lowitzsch et al., 1993, S. 1). Diese können von außen angestoßen (evozierte Potenziale, sensorisch) oder einer internen Verarbeitung (psychisch) folgend sein. Im Spontan-EEG sind sie auf Grund ihrer kleinen Amplitude (1-30 μV) überlagert und werden erst durch Mittelungstechnik sichtbar gemacht. Demnach muss man alle zu einem wiederholten Ereignis zeitlich synchronen EEG-Abschnitte summieren, wodurch das Rauschen der zu dem Ereignis asynchronen Spontanaktivität immer kleiner und die zu dem Ereignis synchron verlaufenden ERPs deutlich hervorgehoben werden. ERPs dauern einige Millisekunden bis zu Sekunden an. In diesem zeitlichen Verlauf unterscheidet man durch ihre Empfindlichkeit auf Variation entsprechender Faktoren einen exogenen, durch physikalische Eigenschaften der Reize beeinflussbaren (bis 100ms nach Reizdarbietung, Möglichkeit der Aussage über Funktionszustand des Nervengewebes), von einem endogenen, vor allem von psychischen Veränderungen (Aufmerksamkeit, Bewusstseinslage, Erwartung) abhängigen Anteil (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 480). Einen Teilaspekt des endogenen Anteils beschreiben die langsamen Potenziale. Langsame Potenziale (LPs) treten synchron zu einem Reizereignis und ab 300 ms nach Reizpräsentation auf und können mehrere Sekunden bestehen bleiben. Sie entstehen durch zunehmende Synchronisation einlaufender EPSPs in den unter der sie messenden Elektrode gelegenen Hirnabschnitten. Die daraus resultierende Negativierung des Feldpotenzials hält länger an. Vor allem ist die Negativierung der LPs auf die Aktivierung cholinergischer kortikaler Synapsen zurückzuführen (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 482). Mit der in den LPs plateauartig sichtbaren Negativierung einhergehend ist eine Senkung der Erregungsschwelle neokortikaler Neurone und die Begünstigung der Entstehung von Aktionspotentialen und somit der synaptischen Übertragung in den entsprechenden Neuronenverbänden. Negative LPs stellen also einen Mobilisierungszustand dar, in dem die Verarbeitung von Informationen vorbereitet wird und vermehrt und schneller ablaufen kann (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 482). Da die Erregbarkeit des Kortex nicht überhand nehmen darf, werden über den präfrontalen Kortex, den Gyrus cinguli, die Basalganglien, den Nucleus reticularis und den Thalamus die Erregungsschwellen reguliert (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 483). Dabei halten sich Positivierung der LPs, die einer Hemmung und reduzierten Erregbarkeit eines Neuronenverbandes entspricht und durch verminderte Synchronisation oder die Erregung tiefer gelegener Zellen in der Rinde entsteht (Birbaumer und Schmidt, 2006, S. 482), und Negativierung in einem flexiblen Gleichgewicht.

1.2.2 Topographie langsamer Potenziale als Indikator der durch einen Reiz ausgelösten Assoziationen

LPs stellen eine Möglichkeit dar, die bei Abruf von Informationen aus dem LZG in den kognitiven Prozess involvierten kortikalen Strukturen zu erfassen (Wijers et al., 1989; Rösler et al., 1993). Da der Gedächtnisabruf aus dem LZG einige Zeit beanspruchen kann, bietet er optimale Möglichkeiten die (ebenfalls relativ langsame) Entstehung von LPs zu beobachten. Beim Abruf von Gedächtnisinhalten unterschiedlicher Art werden verschiedene dazu assoziierte kortikale Netzwerke aktiviert. Dies spiegelt sich in der Topographie der abgeleiteten LPs wider (Rösler et al., 1993). Die Art der abzurufenden Information ist ausschlaggebend für die Topographie (Rösler et al., 1995b; Heil et al., 1996): verbale Gedächtnisinhalte werden demnach in links frontal gelegenen kortikalen Netzwerken gespeichert, welches durch deutliche Negativierung der LPs an Elektroden über diesem Areal erkennbar ist (Elektrodenposition F3, siehe Abbildung 4 rechts). Räumliche Informationen evozieren eine verstärkte Negativierung der LPs an parietalen Elektrodenpositionen (Elektrodenposition Pz, siehe Abbildung 4 links) und Farben an rechts okzipitalen Elektrodenpositionen. Das Maximum der Amplitude der LPs ist über den kortikalen Strukturen lokalisiert, die für die Aufgabenlösung spezialisiert sind. Die Höhe der Amplitude ändert sich mit der Anzahl der abzurufenden Informationen (Heil et al., 1996 und 1997). Je mehr Informationen aus dem Langzeitgedächtnis wiedergegeben werden um so negativer werden die LPs über dem spezifischen kortikalen Areal. Diese Modulationen der Amplituden sind direkte elektrophysiologische Korrelate des im Gedächtnis ablaufenden Abrufprozesses (Heil, 2002). In den zitierten Studien wurde die Qualität der abzurufenden Informationen anhand von Assoziationen, die zu Strichzeichnungen zu lernen waren, verändert (s. Abb. 5). Entweder wurden Substantive (verbale Assoziationen), Posi-

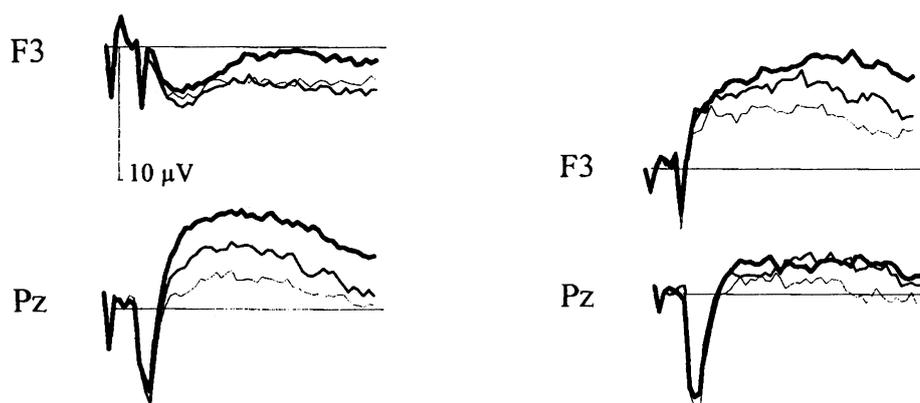


Abbildung 4: Veränderung der LPs (Negativität nach oben) bei Gedächtnisabrufprozessen für räumliche (links) und verbale (rechts) Assoziationen über einen Aufzeichnungszeitraum von 9 Sekunden. Je dicker die Linie, desto mehr Assoziationen waren abzurufen (FAN 1-3), desto negativer waren die LPs. Diese Negativierung findet sich am ausgeprägtesten über dem für die Verarbeitung der Assoziationsqualität zuständigen kortikalen Areal. F3 und Pz bezeichnen die Elektrodenpositionen (aus Rösler et al., 1997).

1 Einleitung

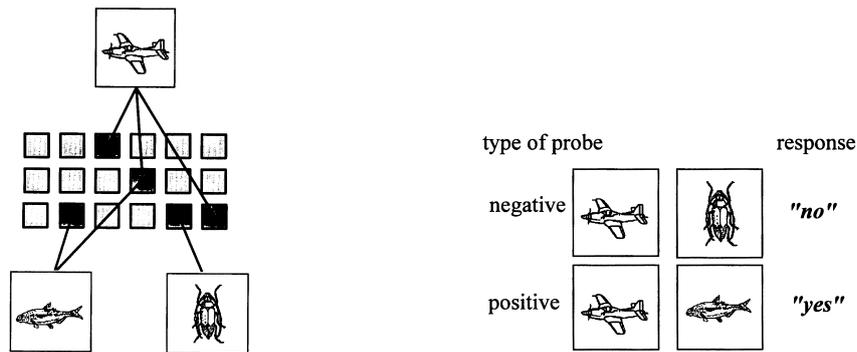


Abbildung 5: Die Vpn lernten zu Strichzeichnungen entweder eine, zwei oder drei Positionen (FAN 1-3, Variation der Schwierigkeit) in einer Matrix (Informationsqualität: räumlich) auswendig (links). In der Abfragephase (rechts) wurden zwei Strichzeichnungen gezeigt und die Vpn mussten entscheiden, ob eine gemeinsame Assoziation, in diesem Fall Position, bestand oder nicht. Ebenso wurde in der verbalen Bedingung verfahren, in der die Vpn Substantive zu Strichzeichnungen lernten (aus Rösler et al., 1997.)

tionen in einem Gitter (räumliche Assoziationen) oder Farben abgefragt. Die Schwierigkeit des Abrufprozesses konnte über das FAN-Paradigma (Anderson, 1974, fan, engl.: Fächer, zur Evozierung von Suchprozessen, bei denen je mehr Informationen zu einem Element gelernt werden, die Antwortzeiten umso länger wurden) variiert werden. So wurde sichergestellt, dass die kortikalen Aktivierungen, die den LPs zugrunde liegen, ausschließlich auf interne mentale Verarbeitung der abzurufenden Informationsqualität zurückzuführen waren und alle Gedächtnisinhalte mit dem gleichen Abrufprozess aktiviert wurden (Heil et al., 1994). Neben LP werden zunehmend funktionelle Magnetresonanztomographien (fMRI, Messung der lokalen Sauerstoffanreicherung bei zerebraler Aktivierung = BOLD, blood oxygen level dependency) zur Visualisierung kortikaler Aktivierung genutzt (z.B. Peigneux et al., 2004; Tambini et al., 2010). Es finden sich getrennte kortikale Aktivierungen und Signalstärkeänderungen bei unterschiedlichen Informationsqualitäten und Schwierigkeiten. Für räumliche Informationen wird eine Aktivierung im parietalen Kortex und dem präzentralen Gyrus beobachtet, mit zunehmender Schwierigkeit nimmt die Signalstärke zu (Khader et al., 2007a). LPs und fMRI erbringen also eng übereinstimmende topographische und in der Veränderung der Signalstärke liegende Ergebnisse und festigen die Annahme der topographisch getrennten Aktivierung kortikaler Zellensembles bei Verarbeitung von unterschiedlichen Informationsqualitäten und die gelungene Variation der Schwierigkeit. Der Vorteil des fMRI liegt in der hohen räumlichen Auflösung, der Vorteil der LPs in der hohen zeitlichen Auflösung und der günstigen und einfachen Handhabbarkeit.

In der vorliegenden Arbeit sollen LPs genutzt werden, um den Gedächtnisabruf verbaler und räumlicher Informationen unter verschiedenen Konsolidierungsbedingungen im LZG sichtbar zu machen. Um die Variation der Informationsqualität zu ermöglichen, wird der Abruf von Assoziationen unterschiedlicher Qualität über dazu erlernte Stimuli verwendet (Heil, 1994).

1.3 Arbeitshypothese

Mehrere Studiengruppen haben wiederholt fördernde Effekte von Schlaf auf die Konsolidierung von explizit gelernten deklarativen Gedächtnisinhalten nachgewiesen (Reviews: Ellenbogen et al., 2006b; Diekelmann und Born, 2010). Die Entstehung des Langzeitgedächtnisses wird mit einem hippokampalen Read-out in Verbindung gebracht, der im Schlaf nach Lernen deklarativer Gedächtnisinhalte stattfindet und der zu Veränderungen der Speicherung der Gedächtnisinhalte in kortikalen Netzwerken führt (Gais und Born, 2004a). Demnach kann eine unterschiedliche Organisation neu enkodierter Gedächtnisinhalte vor und nach Schlaf angenommen werden. Die vorliegende Studie versucht die Schlaf-induzierte Konsolidierung in spezifischen kortikalen Netzwerken anhand langsamer Potenziale im EEG beim Abruf explizit gelernter deklarativer Gedächtnisinhalte zu messen.

Dazu erlernen die Versuchspersonen (Vpn) explizit räumliche und verbale Assoziationen zu Fotos, die sie in den folgenden Abfragesitzungen erinnern müssen (s. a. Heil et al., 1994). Sie werden erstens sofort nach dem Lernen abgefragt, ob zwei Fotos eine gemeinsame Assoziation teilen oder nicht, und zweitens nach 48 h noch einmal, wobei sie die auf die Lernsitzung folgende Nacht entweder schlafend oder wach verbringen. Da jede Vp an beiden Versuchsbedingungen teilnimmt, ermöglicht das Innersubjekt-Design der Studie die Ergebnisse der sofortigen und der versetzten Abfrage sowie die der Wach- und der Schlafbedingung miteinander zu vergleichen und die Veränderungen der LPs durch Konsolidierungsprozesse, die während des Schlafens oder des Wachens ablaufen, zu erfassen. Des Weiteren können durch die Verwendung von räumlichen und verbalen Assoziationen zwei Typen von Gedächtnisinhalten untersucht werden, die sich in der Topographie der kortikalen Netzwerke unterscheiden: beim Abruf verbaler Assoziationen lassen sich LPs besonders über dem links-frontalen Kortex erfassen, wohingegen der Abruf räumlicher Assoziationen eine Negativierung der LPs über dem parietalen Kortex induziert (Heil et al., 1994, Rösler et al., 1995a).

Bisher wurden in keiner der zitierten Studien LPs an zwei aufeinanderfolgenden Abrufsituationen evaluiert. Deswegen ist es unklar, inwiefern LPs Veränderungen der Konsolidierung widerspiegeln. Da LPs den Aufwand des Abrufes aus dem Langzeitgedächtnis spiegeln (Rösler et al., 1993; Khader et al., 2005), wird infolge einer verbesserten Konsolidierung nach Schlaf eine generelle Reduktion der LPs als Konsequenz aus einem weniger anstrengenden Abruf erwartet. Zweitens wird damit gerechnet, dass es zu einer Fokussierung der spezifischen kortikalen Areale und damit Schärfung der Topographie der LPs beim Abruf der jeweiligen Assoziationstypen kommt, wie bereits bei der Bearbeitung einer motorischen Aufgabe Schlaf-induzierte Effekte nachgewiesen werden konnten (Fischer et al., 2005). Im Vergleich der Differenzen der Daten der sofortigen zur versetzten Abfrage zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung könnten so die Hypothesen der generellen Reduktion der LP-Amplituden und deren schärferer Fokussierung auf Schlaf-abhängige Konsolidierungsvorgänge getestet werden.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchspersonen und Versuchsmaterial

An dem Experiment nahmen 16 Versuchspersonen (Vpn, 14 Studenten und zwei Abiturienten) im Alter von 20 bis 29 Jahren, im Mittel 23 Jahre, teil. Jede Vp beteiligte sich an vier Sitzungen. Je zwei Sitzungen für die Schlaf- und zwei für die Wach-Bedingung des Experimentes, die im Abstand von mindestens zwei Wochen durchgeführt wurden. Acht der Vpn waren Frauen, acht waren Männer. Zwei Vpn waren Linkshänder. Der Visus war normal oder durch Sehhilfen zum Normalen korrigiert. Die Vpn waren zum Zeitpunkt des Experimentes gesund und nahmen keine Medikamente regelmäßig ein. Die Vpn arbeiteten nicht nachts und wurden angewiesen, am Versuchstag bis 9 Uhr aufzustehen, am Tage nicht zu schlafen und ab mittags keine koffeinhaltigen Getränke mehr zu sich zu nehmen. Die Vpn bekamen für die Teilnahme am Experiment eine Aufwandsentschädigung in Höhe von 100 Euro, die zur Motivation erfolgsabhängig in Bezug auf die Lernleistung auf bis zu 120 Euro erhöht werden konnte. Die Ethikkommission der Universität zu Lübeck genehmigte die Methode des Versuches (s. Aktenzeichen 04-160 und 05-043) und die Vpn willigten nach schriftlicher und mündlicher Information vorab schriftlich ein.

Als Stimuli dienten 56 Farbfotos, auf denen je ein allgemein bekannter, eindeutig benennbarer Gegenstand abgebildet war (beispielsweise: Zug, Schmetterling, Wäscheklammer, siehe Anhang S. 59), die den Vpn am Computermonitor gezeigt wurden. Die Fotos wurden aus frei im Internet zugänglichen Datenbanken so ausgewählt, dass sich keine Überschneidungen in der Benennung der zu erkennenden Gegenstände ergaben. Die Vpn saßen im Abstand von 100 cm vor einem 17" Monitor, auf dem die Fotos in einer Größe von 8,5 cm x 8 cm gezeigt wurden. Dies entsprach einem Winkelmaß von $4,8^\circ \times 4,6^\circ$ Schwinkel.

Der Satz aus 56 Fotos wurde in vier Sets à 14 Fotos aufgeteilt, so dass für die Schlaf- und für die Wach-Bedingung je zwei Sets zur Verfügung standen. Die Aufgabe der Vpn bestand darin, zwei Assoziationen zu jedem Foto zu lernen. Diese Assoziationen waren entweder ausschließlich räumlicher oder verbaler Art (entsprechend je ein Set innerhalb der Bedingungen). Verbale Assoziationen bestanden aus einem Paar der folgenden sechs Substantive: Zirkus, Postamt, Schule, Fernglas, Restaurant, Hochzeit. Räumliche Assoziationen bestanden aus zwei schwarz markierten Rechtecken an bestimmten Positionen in einer 6-Felder-Matrix ansonsten grauer Rechtecke. Die Ausrichtung der Matrix wurde variiert und diese in der

einen Bedingung als 3x2 Felder-Matrix, in der anderen als 2x3 Felder-Matrix dargeboten, um einen Transfer zwischen den Bedingungen zu vermeiden. Damit Effekte durch zufällige Verbindungen physischer, emotionaler oder inhaltlicher Art zwischen Assoziation und Foto umgangen werden konnten, wurden zwei verschiedene Zuordnungen zwischen Fotos und Assoziationen getroffen und jede auf acht Vpn angewandt. Die Foto-Assoziationspaare wurden den Vpn mit dem Programm EPrime dargeboten. Während des Versuches befanden sich die Vpn alleine in dem Versuchsraum. Im Nachbarraum konnte der Ablauf des Versuches gestartet und beobachtet werden.

2.2 Versuchsablauf

In diesem Experiment wurde die Gedächtnisaufgabe von Heil und Rösler adaptiert (Heil et al., 1994; Rösler et al., 1995a) um die Wirkung von Schlaf auf die Gedächtniskonsolidierung zu untersuchen. Jede Vp nahm an dem Versuch unter zwei verschiedenen Rahmenbedingungen teil: „Schlaf“ und „Wach“. Die Hälfte der Vpn absolvierte zunächst die Wachbedingung und im zweiten Versuch die Schlafbedingung. Die andere Hälfte der Vpn führte den Versuch in umgekehrter Reihenfolge durch. Wachbedingung bedeutete, dass die Vpn nach dem Erlernen der Assoziationspaare (gegen 21 Uhr abends) und der ersten, sofortigen Abfrage bis zum darauffolgenden Abend nicht schlafen durften (siehe Abbildung 6). Sie beschäftigten sich unter Aufsicht bis sieben Uhr morgens im Labor und gingen dann ihren Alltagsbeschäftigungen nach. Sie waren somit ungefähr 36 Stunden durchgängig wach. In der Schlafbedingung sollten die Vpn ihren gewohnten Schlafrhythmus einhalten. Sie wurden nach dem Lernen und der

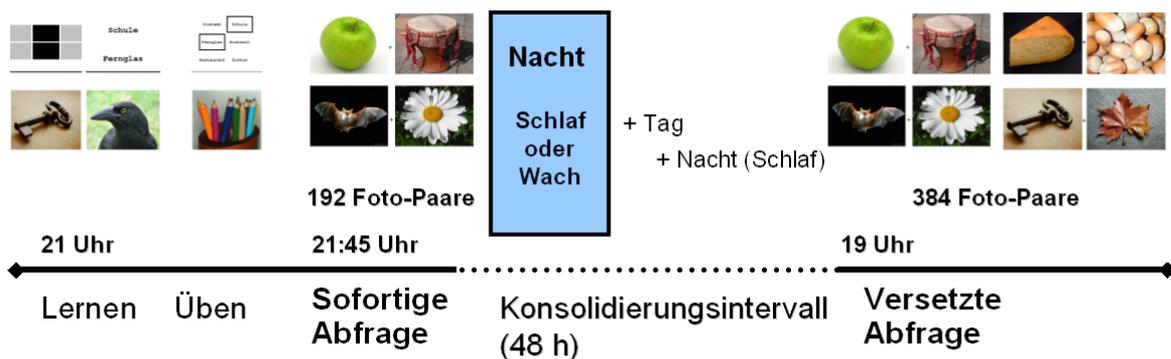


Abbildung 6: Dargestellt ist der Versuchsablauf, beginnend mit der Lern- und der Übungsphase am ersten Abend, in denen die Vpn zu 28 Fotos Assoziationen erlernten, welche direkt im Anschluss daran in der sofortigen Abfrage unter EEG-Ableitung abgefragt wurden. Danach schliefen die Vpn in der einen Versuchsbedingung oder blieben bis zum nächsten Abend wach. 48 Stunden später fand gegen 19 Uhr die zweite, versetzte Abfrage statt, wiederum unter Ableitung des EEGs. In dieser wurden alle aus der sofortigen Abfrage bekannten und die gleiche Anzahl an neuen Foto-Kombinationen präsentiert.

2 Material und Methoden

ersten, sofortigen Abfrage nach Hause entlassen und schliefen dort. In beiden Bedingungen trugen die Vpn die gesamten 48 Stunden zwischen den Sitzungen eine Actiwatch, eine Art Armbanduhr, die das Ausmaß der Bewegungen der Vpn aufzeichnete, um eine Kontrollmöglichkeit für die Einhaltung der Bedingungen (z. B. 36 h wach bleiben, Schlaf war nur während der Nacht erlaubt) zu stellen.

Jede Versuchsbedingung umfasste zwei Sitzungen, die im Abstand von genau zwei Tagen stattfanden. Um den Einfluss tageszeitlicher Schwankungen der Leistungsfähigkeit konstant zu halten, wurden alle Sitzungen in den Abendstunden zwischen 19 und 22 Uhr durchgeführt. In der ersten Sitzung wurden Assoziationen zu jedem Foto erst gelernt, dann geübt und direkt im Anschluss daran circa 45 Minuten lang abgefragt (erste, sofortige Abfrage). Am Abend des übernächsten Tages kamen die Vpn zu einer weiteren Sitzung, in der ausschließlich eine Abfrage stattfand (circa 90 Minuten dauernd), wieder ins Labor (zweite, versetzte Abfrage). Mindestens 14 Tage später fand der zweite Versuch unter umgekehrten Rahmenbedingungen (Schlaf versus Wach) statt, dessen Ablauf wie der des ersten war. Die EEG-Ableitungen wurden in allen vier Sitzungen ausschließlich während der Abfragephase aufgezeichnet. Zu jeder Versuchsphase (Lernen, Übung, Abfrage) bekamen die Vpn vom Versuchsleiter Instruktionen vorgelesen, die parallel dazu auf dem Monitor erschienen. Zu diesem Zeitpunkt bestand auch die Möglichkeit Fragen zu klären. Im Folgenden wird detailliert der Ablauf der einzelnen Lern-, Übungs- und Abfrage-Phasen beschrieben.

Die Lernphase begann, nachdem die EEG-Elektroden appliziert wurden und die Vpn Informationen über den Versuchsablauf erhalten hatten, gegen 21 Uhr. Die Aufgabe der Vpn war es nun, sich zu 28 Fotos (zwei Sets à 14 Fotos, siehe Anhang S. 59), die an einem Computermonitor gezeigt wurden, die Assoziationen zu merken, bestehend aus zwei Substantiven beziehungsweise zwei schwarz markierten Positionen in einer Sechs-Felder-Matrix (siehe Abbildung 7). Die Hälfte der zu den Fotos gehörenden Assoziationen bestand aus räumlichen Informationen (Sechs-Felder-Matrix), die andere Hälfte aus verbalen Informationen (sechs Substantive). Die Matrix war in der ersten Versuchsbedingung als vertikal stehende Zwei-mal-Drei-Felder-Matrix dargeboten, in der zweiten als horizontal stehende Drei-mal-Zwei-Felder-Matrix oder umgekehrt. Ein Einzeldurchgang bestand aus einer Abfolge, in

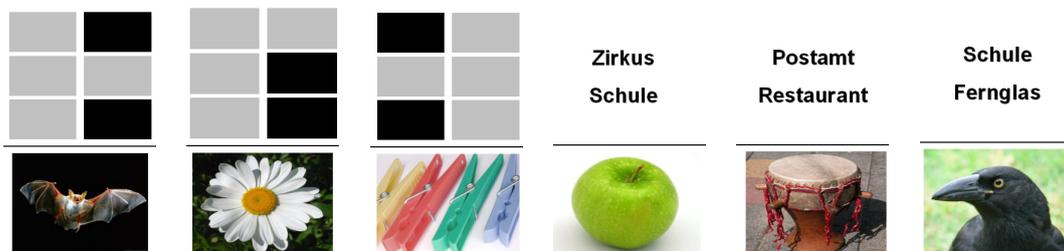
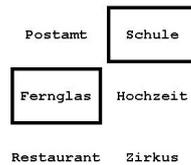


Abbildung 7: Abgebildet sind sechs der 28 Fotos zu denen sich die Vpn in der Lernphase zwei Assoziationen einprägten. Diese bestanden zur Hälfte aus räumlichen (zwei Positionen in der Sechs-Felder-Matrix) und zur Hälfte aus verbalen Assoziationen (zwei Substantive).

2 Material und Methoden



Weiter

Abbildung 8: In der Übungsphase markierten die Vpn die zuvor gelernten Assoziationen durch Mausklick, erhielten daraufhin eine Rückmeldung über die Korrektheit der Auswahl und bekamen, falls sie falsch geantwortet hatten, die richtigen Assoziationen angezeigt.

der zunächst eine dünne horizontale Linie für zwei Sekunden in der Mitte auf dem Monitor erschien. Diese wurde dann für 1,5 Sekunden dick, kündigte dadurch das Erscheinen eines Fotos unter und wiederum eine Sekunde später das Erscheinen der zugehörigen Assoziation über der Linie an. Dieses Bild aus dicker Linie, Foto und Assoziation blieb vier Sekunden lang auf dem Monitor zu sehen. Erst nach dieser Mindestlernzeit, deren Ende durch das Dünnwerden der horizontalen Linie angezeigt wurde, konnten die Vpn durch einen Mausklick das nächste Bild-Assoziationspaar aufrufen. Sie konnten sich andererseits soviel Zeit wie sie selbst wollten zum Lernen der Assoziationen lassen. Jedes Foto-Assoziationspaar wurde nur einmal gezeigt.

In der sich an die Lernphase anschließenden Übungsphase erschienen zu einem Foto die sechs passenden Assoziationen, entweder die Sechs-Felder-Matrix oder sechs Substantive, aus denen die zugehörigen Positionen/Substantive von den Vpn mittels Mausklick ausgewählt und markiert werden konnten (siehe Abbildung 8). Durch nochmaliges Anklicken war eine Korrektur der Auswahl möglich. Durch Klicken auf das Feld „Weiter“ wurde die Auswahl zur Kontrolle gegeben. War die Auswahl richtig, erschien sofort das nächste Foto mit zugehöriger Assoziationsauswahl. Gab es einen Fehler in der Auswahl, wurde die korrekte Lösung angezeigt. Die Vp konnte sich nun die Assoziation erneut einprägen und selbst bestimmen, wann das nächste Foto durch Klicken erschien. Vor der Übungsphase wurden die Vpn dazu aufgefordert, diese Möglichkeit der Wiederholung zu nutzen. Nach der Übung aller 28 Fotos erhielten die Vpn eine Rückmeldung über ihre Fehlerzahl. Die Übungsphase musste mindestens ein Mal wiederholt werden. Das Lernziel galt als erreicht, sobald zwei Mal maximal ein Fehler (entspricht 96 %, 27 von 28 Assoziationen richtig beantwortet) auftrat. Dieses hohe Lernniveau wurde gewählt um eine korrekte Abfrageleistung der Vpn zu erhalten, denn nur

2 Material und Methoden

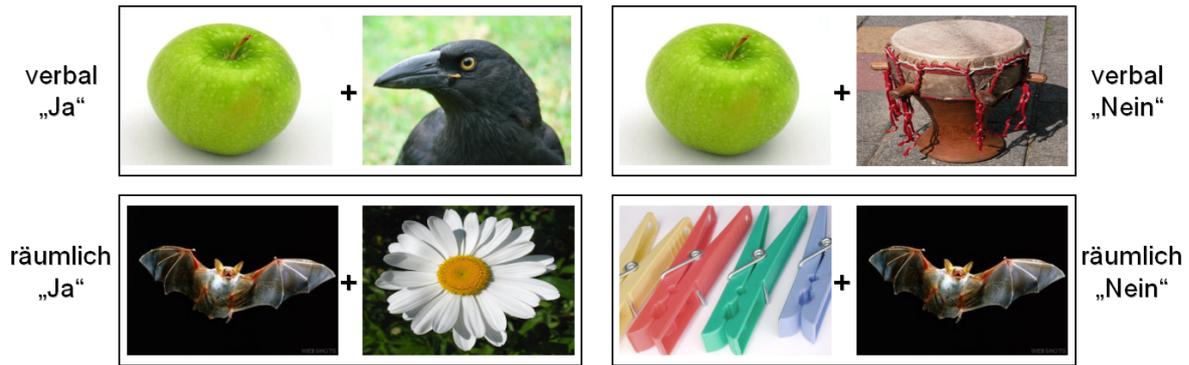


Abbildung 9: Die Fotos wurden in der Abfragephase immer paarweise präsentiert und die Vpn entschieden durch expliziten Gedächtnisabruf, ob eine gemeinsame Assoziation vorlag oder nicht. Die Hälfte der Paare bestand aus Fotos, zu denen verbale Assoziationen abgerufen werden sollten, von denen wiederum die Hälfte durch eine gemeinsame Assoziation verbunden waren (oben links: verbal, richtige Antwort: „Ja“, gemeinsame Assoziation vorhanden → „Schule“, vergleiche Abb. 7), die andere Hälfte nicht (oben rechts: verbal, richtige Antwort: „Nein“, keine gemeinsame Assoziation vorliegend). Die räumlichen Assoziationen wurden ebenso erfragt (unten links: richtige Antwort: „Ja“, gemeinsame Assoziation vorhanden → rechtes unteres Rechteck, entspricht Bedingung 1, siehe Tabelle 1; unten rechts: richtige Antwort: „Nein“, keine gemeinsame Assoziation vorliegend).

die richtigen Antworten aus der Abfragephase wurden zur Analyse der Reaktionszeiten und zur EEG-Auswertung herangezogen. Für die Übungsphase benötigten die Vpn unter beiden Versuchsbedingungen im Schnitt 4,2 Durchgänge (Wertebereich: zwei bis neun Durchgänge) und zwischen 10 und 40 Minuten.

In der sofortigen Abfragephase wurden den Vpn immer zwei der zuvor gelernten Fotos gemeinsam gezeigt. Sie mussten entscheiden, ob die beiden Fotos eine Assoziation, entsprechend einem Feld in der Matrix oder einem Substantiv, gemeinsam hatten oder nicht (siehe Abbildung 9). Ihre Entscheidung gaben sie durch Betätigung einer Taste mit dem rechten oder linken Zeigefinger auf der Computertastatur ein. Dabei lagen die Antworten „Ja“ und „Nein“ auf der äußersten rechten („Enter“) beziehungsweise äußersten linken („Steuerung“) Taste der Tastatur und die Finger ruhten während des Experimentes auf diesen Tasten. Die Zuordnung der Bedeutung „Ja“/„Nein“ zu diesen Tasten erfolgte bei jeder Vp zufällig, um Reaktionsvorteile durch Rechts-/Links-Händigkeit auszuschließen. Die Zuordnungen blieben während der vier Sitzungen einer Vp konstant. Die Bilderpaare in der Abfragephase ließen sich je nachdem, ob sie räumliche oder verbale Assoziationen enthielten und ob sie gemeinsame Assoziationen hatten oder nicht, in vier Bedingungen einteilen (siehe Tabelle 1).

Ein Einzeldurchgang (siehe Abbildung 10) in der Abfragephase bestand aus einem zunächst weißen Bildschirm, auf dem ein Fixationskreuz (Plus-Zeichen) in der Bildschirmmitte erschien, das seinerseits das Erscheinen des Stimuluspaares, bestehend aus zwei Fotos rechts und links des Kreuzes, eine Sekunde später ankündigte. Nach Auftauchen des Stimuluspaares

2 Material und Methoden

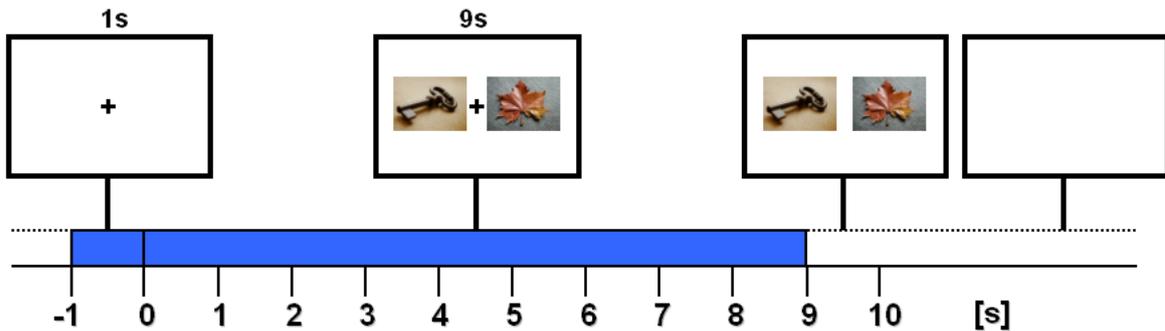


Abbildung 10: Ablauf eines Einzeldurchganges in der Abfrage. Eine Sekunde nach Erscheinen des Fixationskreuzes (bei -1 s) wurde das Foto-Paar eingeblendet (bei 0 s), zu dem durch expliziten Gedächtnisabruf die Entscheidung, ob eine gemeinsame Assoziation vorhanden war oder nicht, getroffen werden musste. Der blaue Balken oberhalb der Zeitachse entspricht dem Zeitraum der EEG-Aufzeichnung.

hatten die Probanden neun Sekunden Zeit zu antworten, wurden aber angewiesen möglichst schnell zu reagieren. Nach spätestens dieser Zeit oder früher durch Tastendruck erlosch das Plus-Zeichen. Die Fotos blieben auf jeden Fall die neun Sekunden auf dem Bildschirm zu sehen. 750 ms- 1750 ms nach Verschwinden des vorangegangenen Foto-Paares begann ein neuer Durchgang mit dem Erscheinen des Fixationskreuzes. Die Vpn konnten das Experiment also nicht beschleunigen. Sie hatten allerdings die Möglichkeit, die Antwort erst nach den neun Sekunden zu geben und dadurch Zeit zur Erholung zu bekommen. Die Antwort wurde dann als „falsch“ gewertet. Dieses war den Vpn bekannt. Ein neues Bilderpaar erschien nur, wenn die Vpn eine Eingabe an der Tastatur getätigt hatten.

In der sofortigen Abfragephase, die sich direkt an die Lern- und Übungsphase der ersten Sitzung anschloss, bewerteten die Vpn in zufälliger Reihenfolge 192 Bilderpaare in circa 45 Minuten. 96 Paare bezogen sich auf räumliche Assoziationen (Matrix), die anderen 96 Paare auf verbale Assoziationen (Substantive). Jeweils die Hälfte (n=48 Paare) hatte eine gemeinsame Assoziation (Antwort: „Ja“), die andere Hälfte nicht (Antwort: „Nein“). In der sofortigen Abfrage wurde nur die Hälfte der möglichen Paar-Kombinationen gezeigt, diese jedoch zwei Mal, um auch für die versetzte Abfrage genügend unbekanntes Material zur Verfügung zu haben.

Tabelle 1: Übersicht über die vier Bedingungen, die in der ersten, sofortigen Abfrage abgefragt wurden.

Bedingung Nr.	Assoziationstyp	Gemeinsame Assoziation
1	räumlich	Ja
2	räumlich	Nein
3	verbal	Ja
4	verbal	Nein

2 Material und Methoden

Die Vpn wurden gebeten, sich in den auf die sofortige Abfrage folgenden zwei Tagen nicht mit den Fotos und Assoziationen zu beschäftigen und sie nicht in Gedanken zu wiederholen. 48 Stunden nach der ersten Sitzung wurden die Foto-Assoziations-Paare abends erneut abgefragt (versetzte Abfrage). Dieses Mal sollten die Vpn 384 Foto-Paare bearbeiten, die sich aus den 192 bereits aus der sofortigen Abfrage bekannten Paaren und 192 neuen Kombinationen, also bisher unbekannt Paaren, zusammensetzten. Wie bei der sofortigen Abfrage wiesen die Hälfte räumliche Assoziationen auf, die andere Hälfte verbale. Dabei gab es in 50 % der Fälle eine gemeinsame Assoziation, in den anderen 50 % nicht (siehe Tabelle 2). Jedes Paar wurde zwei Mal gezeigt. Der Ablauf eines einzelnen Durchganges setzte sich ebenso wie der in der sofortigen Abfrage zusammen. Die Probanden benötigten 90 Minuten für diese Aufgabe, die jeweils gegen 19 Uhr begann.

Nach einer Pause von mindestens 14 Tagen wurden die Probanden zum zweiten Versuchsdurchlauf unter wechselnden Rahmenbedingungen des Experimentes wieder einbestellt. Es änderten sich die zu lernenden Fotos und die Rahmenbedingung (Schlaf-/Wach-Bedingung). Der Ablauf und die Art der Assoziationen blieben gleich.

Die Vpn machten zu Beginn jeder Sitzung anhand von Fragebögen (Fünf-Punkte-Skala: 1 = „gar nicht ...“ bis 5 = „sehr ...“) Angaben zum Ausmaß ihrer Schläfrigkeit, Müdigkeit, Anspannung, Aktivierung, Motivation, Langeweile und Konzentration (s. Anhang S. 61). Nachdem sie an beiden Experimentalnächten teilgenommen hatten, füllten sie einen Abschlussfragebogen (Sieben-Punkte-Skala) über das gesamte Experiment aus, in dem sie u. a. die Schwierigkeit und Belastung des Experimentes bewerteten, wie sie die Übungsphase und die Anzahl der Wiederholungen empfanden und ob sie glaubten, dass ein Teil der Foto-Paare in der ersten und zweiten Abfrage verwendet worden war (s. Anhang S. 62).

Tabelle 2: Übersicht über die acht Bedingungen der zweiten, versetzten Abfrage.

Bedingung Nr.	Bekanntheit	Assoziationstyp	Gemeinsame Assoziation
1	bekannt	räumlich	Ja
2	bekannt	räumlich	Nein
3	bekannt	verbal	Ja
4	bekannt	verbal	Nein
5	unbekannt	räumlich	Ja
6	unbekannt	räumlich	Nein
7	unbekannt	verbal	Ja
8	unbekannt	verbal	Nein

2.3 Aufzeichnung und Auswertung der LPs

Während der vier Sitzungen wurden jeweils in den Abfragephasen den Vpn mit Ag-AgCl-Elektroden (Easycap GmbH, Herrsching, Deutschland) Hirnströme an den 28 Positionen AF3, AF4, F7, F3, Fz, F4, F8, FC5, FC1, FC2, FC6, T7, C3, Cz, C4, T8, CP5, CP1, CP2, CP6, P7, P3, Pz, P4, P8, PO3, PO4, Oz, linkem und rechtem Mastoid abgeleitet (siehe Abbildung 11). Die Referenzelektrode während der Ableitung war an Position FCz, die Verbindung zur Masse (in Abb. 11 „Gnd“ = Ground) an der Stirn (Position Fpz). Für die Ableitung des bipolaren Elektrokulogramms (EOG) wurden die horizontalen Augenbewegungen über die Elektroden an den Positionen F9 und F10, die vertikalen Augenbewegungen über zwei mittig ober- (Position Fp1) und unterhalb des linken Auges angebrachte Elektroden abgeleitet. Die Vpn wurden gebeten, Augen- und Körperbewegungen während der EEG-Aufzeichnung zu vermeiden. Die Haut unter den Elektroden wurde zur Verbesserung der Aufzeichnungen mit

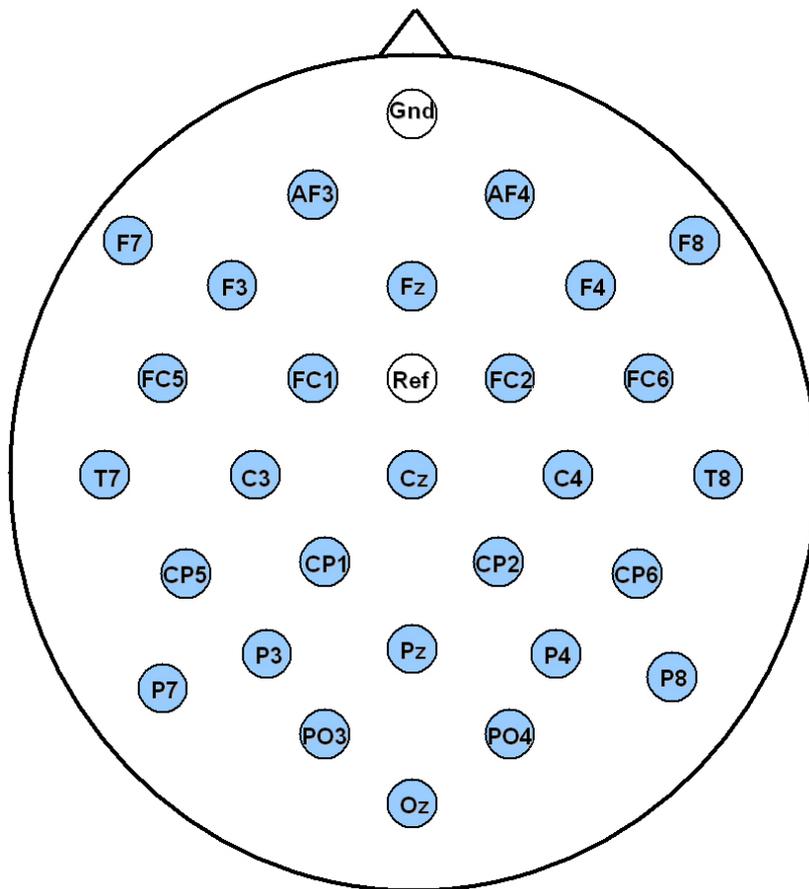


Abbildung 11: Elektrodenpositionen der EEG-Ableitungen während der Abfrage. Aufsicht von oben auf den Schädel.

Cutasept vorgereinigt, mit abrasivem Elektrodengel ihr Widerstand verringert und zur besseren Übertragung der elektrischen Aktivität Synapse-Elektrodengel aufgetragen. Der Widerstand der Elektroden der Kopfhaut wurde auf maximal $2\text{ k}\Omega$ und der der EOGs auf maximal $5\text{ k}\Omega$ reduziert. Zur Verstärkung der Signale im Bereich von DC bis 250 Hz wurde ein Gerät der Brain Products GmbH (Gilching, Germany: BrainampMR plus) verwendet. Die Aufzeichnung erfolgte an einem zweiten Computer im Nachbarraum mit einer Abtastrate von 250 Hz pro Kanal. Die Rohdaten wurden offline mit der Brain-Vision Analyzer Software weiter bearbeitet. Neue Referenz wurde der Mittelwert der Elektroden über linkem und rechtem Mastoid. Alle Daten über 100 Hz wurden durch einen Tiefpassfilter aussortiert, im übrig gebliebenen Material die 50 Hz-Frequenz des Stromnetzes herausgefiltert und Durchgänge mit Spannungssprüngen von $>100\ \mu\text{V}$ ausgeschlossen. Die übrigen Daten wurden segmentiert (0,9 Sek. vor Erscheinen des Fixationskreuzes bis 9,1 Sek. danach) und mit der in der Brain-Analyzer-Software integrierten Regressionsmethode augenbedingte Artefakte korrigiert. Um LPs zu erhalten, wurden alle Daten der richtig beantworteten und artefaktfreien Durchgänge für jede Bedingung und jeden Teilnehmer gemittelt. Erneut wurden Daten $>20\text{ Hz}$ mit einem Tiefpassfilter gefiltert und eine weitere Grundlinienkorrektur jeder einzelnen Bedingung bezogen auf die Amplituden der 100 ms vor Erscheinen des Stimuluspaares durchgeführt. Die einzelnen Bedingungen bezogen sich auf die Versuchsbedingung (Schlaf oder Wach), die Art der Assoziation (räumlich oder verbal), ob eine gemeinsame Assoziation vorhanden war oder nicht („Ja“ oder „Nein“), den Abrufzeitpunkt (sofortige oder versetzte Abfrage) und die Bekanntheit der in der versetzten Abfrage gezeigten Paare (bekannt oder unbekannt). Das EOG wurde aus der Datenanalyse herausgenommen. Zusätzlich zum Mittelwert der Ableitungen von den Mastoiden wurde auch der Mittelwert aller aktiven EEG-Elektroden als Bezugswert der gemessenen Spannungen zu jedem Zeitpunkt angesetzt („average reference“; 22 der 28 Elektroden, unter Ausschluss der Artefakt-anfälligen Elektroden an den Randpositionen AF3, AF4, F7, F8, T7 und T8). Für die Auswertung und Darstellung der Ergebnisse wurden die Amplituden der LPs aller Vpn zu einem „grand average“ gemittelt.

2.4 Datenanalyse

In die Auswertung flossen ausschließlich die Daten (% richtige Antworten, Reaktionszeiten und EEG-Material) der richtig beantworteten Durchgänge ein. Die Reaktionszeiten wurden analysiert, indem der zeitliche Abstand zwischen Erscheinen des Foto-Paares und der Abgabe der richtigen Antwort gemessen und für jede Bedingung der Mittelwert gebildet wurde. Ebenso wurde die Anzahl der Durchgänge mit richtigen Antworten in Prozent aller Durchgänge für jede Bedingung ermittelt.

Nachdem aus den Rohdaten der EEG-Ableitung durch die Mittelungstechnik pro Vp und Bedingung LPs erstellt worden waren, wurden deren Amplituden im Zeitraum von 1,5 Sek. bis

2 Material und Methoden

4,5 Sek. nach Erscheinen des Stimuluspaares als Mittelwerte von Ein-Sekunden-Intervallen quantifiziert (1,5- 2,5 Sek., 2,5-3,5 Sek. und 3,5-4,5 Sek.). Dieser Zeitraum wurde gewählt, um Veränderungen der Daten durch den Einfluss des durch das Erscheinen des Bildpaares evozierten Potenzials, das bis zu 1,5 Sek. lang das LP deutlich dominierte, zu vermeiden. Und andererseits wurde der Zeitraum der Auswertung auf bis zu 4,5 Sek. begrenzt, da die LPs danach schon zur Grundlinie zurückgekehrt sein konnten und keine Abrufprozesse mehr reflektierten.

Die Auswertung wurde als Varianzanalyse (ANOVA; SPSS 15,0) der Variablen (Reaktionszeit, Prozent richtiger Antworten und LPs) vorgenommen. Zunächst wurden die Daten der sofortigen Abfrage analysiert. Diese wurden in einer zweiten Analyse als Basis zum Vergleich für die Daten der versetzten Abfrage verwendet, um Effekte durch unterschiedliche Konsolidierungsprozesse in schlafend oder wach verbrachten Konsolidierungsintervallen auf räumliche beziehungsweise verbale Assoziationen zu untersuchen. In der ersten Analyse gab es für die Verhaltensdaten (% richtige Antworten und Reaktionszeiten) drei zweistufige Faktoren, die alle Messwiederholungsfaktoren waren: Assoziationstyp (räumlich versus verbal), gemeinsame Assoziation („Ja“, vorhanden versus „Nein“, nicht-vorhanden) und Schlaf (Erwartung, die kommende Nacht schlafend oder wach zu verbringen). In der Varianzanalyse der LPs gab es neben diesen genannten zwei weitere Faktoren: Elektrodenposition (s. o., 22 Ableitungsorte) und Intervall (drei Ein-Sekunden-Intervalle, s. o.). Deren Ergebnisse wurden einer Korrektur nach der Greenhouse-Geisser-Methode unterzogen, wie dies für höher als zweistufige Faktoren mit Messwiederholungsfaktoren notwendig ist.

Im Anschluss wurden weitere Analysen zum Vergleich der Veränderungen zwischen den Daten der sofortigen und der versetzten Abfrage erstellt. Zusätzlich zu den in der oben genannten Analyse betrachteten Faktoren, wurde in dieser Analyse der Faktor „Bekanntheit“ der Paare, mit den zwei Stufen bekannt (in der sofortigen Abfrage bereits verwendetes Paar) versus unbekannt (in der versetzten Abfrage neu kombiniertes Paar) verwendet. Deswegen wurden jede für sich die Differenzen der Ergebnisse der in der versetzten Abfrage bekannten Paare zu denen der sofortigen Abfrage gebildet und die Differenzen der in der versetzten Abfrage unbekannt Paare zu denen der sofortigen Abfrage. Als Zwischen-Subjekt-Faktor lief in allen Analysen das Geschlecht (männlich/weiblich) der Teilnehmer mit. Es fanden sich jedoch keine signifikanten Unterschiede, bis auf eine bessere Leistung der weiblichen Probanden in der Abfrage der verbalen Assoziationen. Für alle zweistufigen Faktoren hatte der F-Test die Freiheitsgrade 1, 14.

Die Auswertung der Fragebögen zur Befindlichkeit der Vpn erfolgte ebenfalls als Varianzanalyse mit den Faktoren Schlaf (Schlaf-Nacht/Wach-Nacht), Abfrage (vor der Lernphase/ vor der versetzten Abfrage) und Geschlecht (männlich/weiblich).

3 Ergebnisse

3.1 Verhaltensdaten

3.1.1 Ergebnisse der Verhaltensdaten in der sofortigen Abfrage

Die Ergebnisse der sofortigen Abfrage sind in Abbildung 12 dargestellt. Auf der linken Seite zu sehen ist die Anzahl der richtigen Antworten in Prozent für verbale und räumliche Assoziationen, einzeln für gemeinsame Assoziation vorhanden „Ja“ beziehungsweise „Nein“. Auf der rechten Seite sind die jeweiligen Reaktionszeiten abgebildet. In der sofortigen Abfrage der verbalen Assoziationen wurden durchschnittlich 44,8 der 48 abgefragten Foto-Paare korrekt beantwortet. Dies entspricht 93 % richtigen Antworten. Die Standardabweichung betrug $\pm 3,7$. Von den räumlichen Assoziationen wurden durchschnittlich $41,8 \pm 2,2$ Bildpaare, entspricht 87 %, richtig beantwortet. Insgesamt gelang der Abruf der verbalen Assoziationen signifikant besser als der der räumlichen (93 % vs. 86 %; Assoziationstyp: $F=31,6$, $p<0,001$, s. a. Tabelle 3, in der die signifikanten Ergebnisse der Varianzanalyse zusammengestellt sind), wie auch in Abb. 12 auf der linken Seite bei Vergleich der grauen, für verbale Assoziationen, und schwarzen Daten, für räumliche Assoziationen, zu erkennen ist. Die Vpn benötigten im Schnitt 4,1 Sekunden für die Beantwortung der Bild-Paare bezüglich der verbalen Assoziationen und 3,0 Sekunden zur Beantwortung der Foto-Paare, die räumliche Assoziationen betrafen, und beantworteten damit die Abfrage der räumlichen Assoziationen signifikant schneller als die Abfrage verbaler Assoziationen (4,1 Sek. vs. 3,0 Sek., Assoziationstyp: $F=100,8$, $p<0,001$, vergleiche in Abb. 12 auf der rechten Seite die grauen und schwarzen Daten). Der Unterschied in den Reaktionszeiten der „Ja“-Antworten zwischen verbalen und räumlichen Assoziationen war nur gering, wohingegen es einen deutlichen Unterschied in den Reaktionszeiten der „Nein“-Antworten gab (Assoziationstyp x gemeinsame Assoziation: $F=123,2$, $p<0,001$; Assoziationstyp einzeln für „Ja“ gemeinsame Assoziation vorhanden: $F=15,0$, $p=0,002$; für „Nein“ keine gemeinsame Assoziation: $F=160,7$, $p<0,001$). Noch deutlicher ausgedrückt wurden die „Nein“-Antworten der verbalen Assoziationen am langsamsten gegeben, auch signifikant langsamer als die „Ja“-Antworten der verbalen Assoziationen („gemeinsame Assoziation“: $F=173,0$, $p<0,001$, interagiert mit Assoziationstyp wie oben beschrieben; „gemeinsame Assoziation“ einzeln für verbale Assoziation: $F=195,8$, $p<0,001$, beachte die grau dargestellten Daten im rechten Teil der Abb. 12; für räumliche Assoziation: $F=2,1$, n. s.).

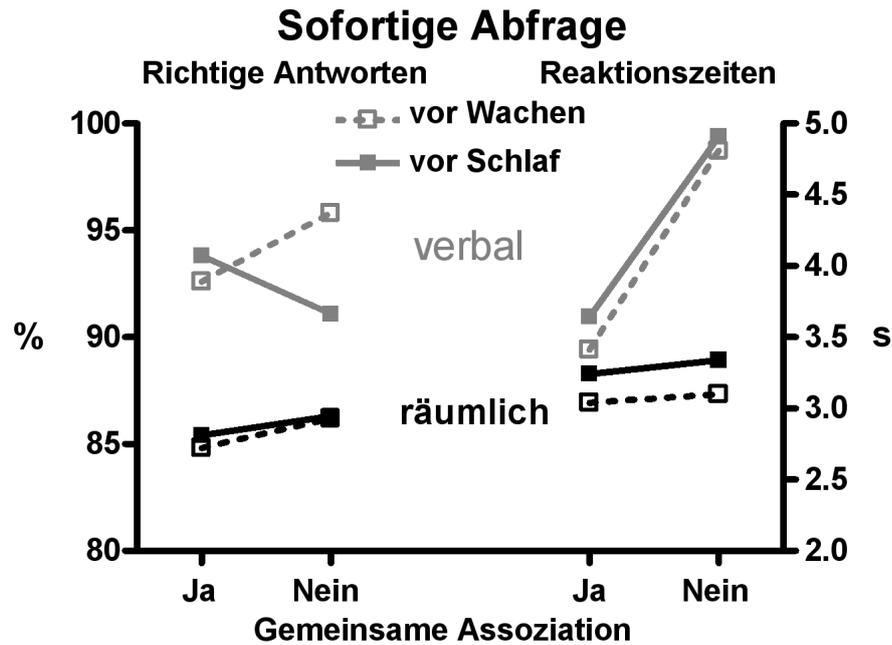


Abbildung 12: Ergebnisse der richtigen Antworten in Prozent (linker Teil der Abbildung) und der Reaktionszeiten (rechter Teil der Abbildung) in der sofortigen Abfrage. Die Ergebnisse der Abfrage von verbalen Assoziationen sind in Grau, die der räumlichen Assoziationen in Schwarz abgebildet. Ist die Linie gestrichelt, beziehen sich die Daten auf die Abfrage vor der Wach-Nacht, eine durchgezogene Linie stellt die Schlafbedingung dar. Die Ergebnisse sind einzeln für „Ja“- gemeinsame Assoziation vorhanden und „Nein“- keine gemeinsame Assoziation vorhanden entlang der x-Achse aufgetragen.

Die Erwartung, die kommende Nacht schlafend oder wach zu verbringen, wirkte sich erstaunlicherweise auf das Verhalten der Vpn aus: diese gaben bei der Abfrage der verbalen Assoziationen, wie auch in Abb. 12, linke Seite aus dem Unterschied der Anzahl der richtigen Antworten der Abfrage von verbalen Assoziationen (= grau dargestellte Daten) die „Nein“ keine gemeinsame Assoziationen aufweisen hervorgeht, mehr richtige „Nein“ als „Ja“ Antworten vor der Wach-Nacht im Vergleich zu der Abfrage vor der Schlaf-Nacht (gemeinsame Assoziation x Schlaf: $F=7,5$, $p=0,02$; gemeinsame Assoziation vor der Wach-Nacht: $F=6,2$, $p=0,03$; vor der Schlaf-Nacht: $F=1,1$, n. s.). Die Dreifach-Wechselwirkung zwischen Assoziationsstyp x gemeinsame Assoziation x Schlaf war zwar nicht signifikant ($F=2,2$, $p=0,16$), jedoch scheint ausschließlich der Abruf verbaler Assoziationen von der Erwartung, die kommende Nacht wach oder schlafend zu verbringen, beeinflusst worden zu sein (verbale Assoziationen: gemeinsame Assoziation x Schlaf $F=5,1$, $p=0,04$; räumliche Assoziation: gemeinsame Assoziation x Schlaf $F=0,1$, n. s.).

3 Ergebnisse

Tabelle 3: Die signifikanten ($p < 0,05$) Ergebnisse der Varianzanalyse der Verhaltensdaten der ersten und zweiten Abfrage. Effekte: Schlaf (Schlaf-Nacht/Wach-Nacht), Assoziationstyp (räumlich/verbal), gemeinsame Assoziation („Ja“/„Nein“), Bekanntheit (bekannt/unbekannt), Abfrage (1./2. Abfrage). Freiheitsgrade: 1, 14. In kursiv sind gesonderte Analysen aufgeführt, die im Falle von signifikanten Ergebnissen zur Aufklärung von Wechselwirkungen in Untergruppen durchgeführt worden sind.

		Effekt	F-Wert	p
1. A b f r a g e	richtige Antworten	Assoziationstyp	31,6	<0,001
		gemeinsame Assoziation * Schlaf	7,5	0,02
		<i>gemeinsame Assoziation vor Wach-Nacht</i>	6,2	0,03
		<i>gemeinsame Assoziation vor Schlaf-Nacht</i>	1,1	n. s.
		Assoziationstyp * gemeinsame Assoziation * Schlaf	2,2	0,16
		<i>verbale Assoz.: gemeinsame Assoziation * Schlaf</i>	5,1	0,04
		<i>räumliche Assoz.: gemeinsame Assoziation * Schlaf</i>	0,1	n. s.
	Reaktions- zeiten	Assoziationstyp	100,8	<0,001
		gemeinsame Assoziation	173,0	<0,001
		Assoziationstyp * gemeinsame Assoziation	123,2	<0,001
		<i>Assoziationstyp bei "Ja"</i>	15,0	0,002
		<i>Assoziationstyp bei "Nein"</i>	160,7	<0,001
		<i>gemeinsame Assoziation bei verbalen A.</i>	195,8	<0,001
		<i>gemeinsame Assoziation bei räumlichen A.</i>	2,1	n. s.
2. A b f r a g e	richtige Antworten	Assoziationstyp * gemeinsame Assoz. * Bekanntheit	7,2	0,02
		Schlaf * gemeinsame Assoziation * Bekanntheit	5,9	0,03
		<i>unbekannt: Assoziationstyp * gemeinsame Assoz.</i>	7,6	0,02
		<i>unbekannt: Schlaf * gemeinsame Assoz.</i>	4,4	0,05
		<i>bekannt: beide o. g. Interaktionen</i>	0,6	n. s.
		<i>unbekannt, verbal: gemeinsame Assoz. * Schlaf</i>	7,2	0,02
	Reaktions- zeiten	Abfrage	68,6	<0,001
		Bekanntheit	30,7	<0,001
		Bedingung	4,6	0,049

3.1.2 Ergebnisse der Verhaltensdaten in der versetzten Abfrage

In der versetzten Abfrage wurden in der Schlaf-Bedingung $44,7 \pm 4,2$ (93 %) der Bild-Paare, die verbale Assoziationen abfragten, korrekt beantwortet und $41,5 \pm 2,1$ (87 %) der Bild-Paare der räumlichen Assoziationen. Die durchschnittliche Anzahl korrekter Antworten in der Wach-Bedingung betrug $45,5 \pm 2,6$ (95 %) für verbale Assoziationen und $40,8 \pm 3,1$ (85 %) für räumliche Assoziationen. In den Abbildungen 13 und 14 sind die Unterschiede der Ergebnisse der versetzten Abfrage zur sofortigen Abfrage dargestellt, getrennt für bekannte Foto-Paare, welche bereits in der sofortigen Abfrage verwendet worden waren (siehe Abbildung 13), und neue Kombinationen, also unbekannte Foto-Paare (siehe Abbildung 14). Die Veränderungen

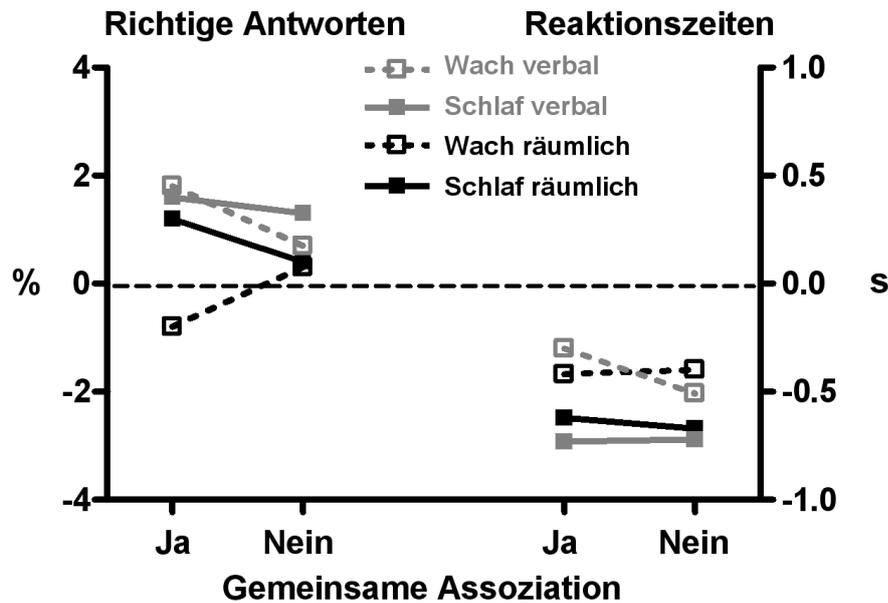
Δ (versetzte Abfrage, bekannte Paare) – sofortige Abfrage

Abbildung 13: Es sind die Ergebnisse derjenigen Foto-Paare dargestellt, die sowohl in der sofortigen als auch in der versetzten Abfrage beantwortet wurden (=bekannte Paare). Die Unterschiede sind als Differenz der Ergebnisse der Verhaltensdaten der versetzten Abfrage zu den Ergebnissen der sofortigen Abfrage abgebildet. Der Aufbau der Grafik und die Farbgebung entsprechen denen der Abb. 12.

in der Anzahl der richtigen Antworten zwischen sofortiger und versetzter Abfrage waren nur gering und in der Varianzanalyse nicht signifikant (Schlaf: $F=0,2$, n. s., Assoziations-
typ: $F=0,3$, n. s.). Es zeigten sich Unterschiede in der Anzahl der richtigen Antworten der
versetzten Abfrage, je nachdem, ob die Paare bereits aus der ersten Abfrage bekannt waren
oder nicht: Assoziations- $\text{typ} \times$ gemeinsame Assoziation \times Bekanntheit: $F=7,2$, $p=0,02$ und,
besonders zu beachten, Schlaf \times gemeinsame Assoziation \times Bekanntheit: $F=5,9$, $p=0,03$. Jede
dieser Dreifach-Interaktionen führte zu signifikanten Zweifach-Interaktionen für unbekannte
Paare: Assoziations- $\text{typ} \times$ gemeinsame Assoziation, $F=7,6$, $p=0,02$, und Schlaf \times gemeinsame
Assoziation, $F=4,4$, $p=0,05$. Hingegen sind diese Zweifach-Interaktionen für bekannte Paare
nicht signifikant: $F=0,6$ (beide). In dem Fall, dass die Paare unbekannt waren, verbale Asso-
ziationen abfragten und die Vpn nach der sofortigen Abfrage schlafen konnten, gab es in der
versetzten Abfrage mehr „Nein“ und weniger „Ja“ Antworten als in der sofortigen Abfrage
(s. in Abbildung 14 die in Grau dargestellten Daten, die durch eine durchgezogene Linie
verbunden sind; Effekt gemeinsame Assoziation mit verbaler Assoziation bei unbekanntem
Paaren in der Schlaf-Nacht: $F=7,2$, $p=0,02$). Diese besondere Differenz der versetzten Ab-
frage unbekannter Paare mit verbalen Assoziationen in der Schlafbedingung entspricht nach
dem abweichenden „Ja“- „Nein“-Ergebnis der Antworten der verbalen Assoziationen in der

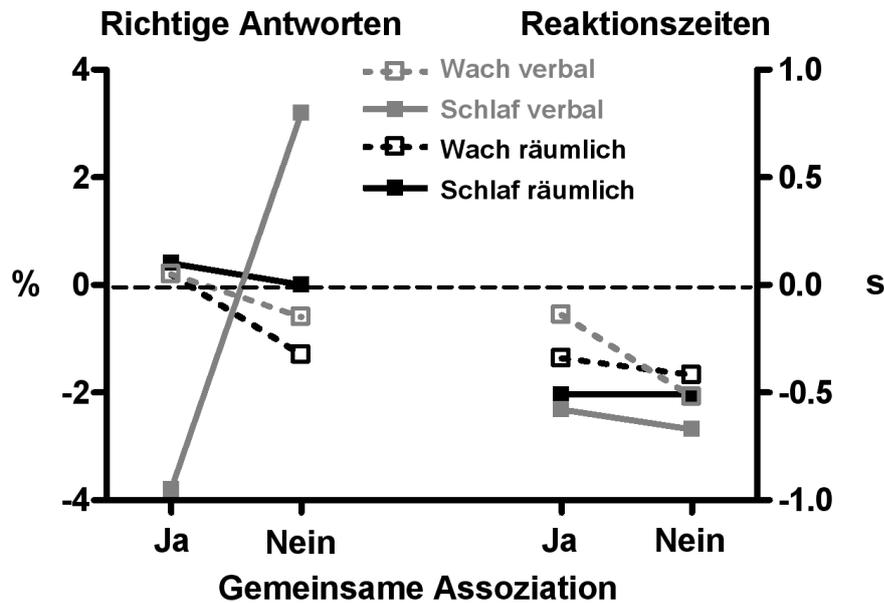
Δ (versetzte Abfrage, unbekannte Paare) – sofortige Abfrage

Abbildung 14: Diese Abbildung zeigt die Differenz der Ergebnisse der Verhaltensdaten der versetzten Abfrage unbekannter Foto-Paare zu den Ergebnissen der sofortigen Abfrage. Der Aufbau der Grafik und die Farbgebung entsprechen denen der Abb. 12.

sofortigen Abfrage vor Schlaf und der versetzten Abfrage bekannter Paare nach Schlaf nun wieder dem generellen Ergebnis von tendenziell mehr richtigen „Nein“- als „Ja“-Antworten (s. a. Abbildung 15, in der die Originaldaten abgebildet sind). Diese Unterschiede zwischen der sofortigen und der versetzten Abfrage könnten auf Einflüssen in jeder der beiden Abfragen beruhen.

Die Vpn benötigten im Durchschnitt 3,8 Sekunden, um nach der Wach-Nacht die verbalen Assoziationen richtig zu beantworten, wohingegen sie nach der Schlaf-Nacht nach nur 3,5 Sekunden ihre Antwort gaben. Die Antworten zu den räumlichen Assoziationen wurden in der Wach-Bedingung nach 2,6 Sekunden und in der Schlaf-Bedingung nach 2,5 Sekunden gegeben. Die Entwicklung der Reaktionszeiten zeigt deutlich, dass die Vpn in der versetzten Abfrage schneller reagierten (um durchschnittlich 450 ms, der konstante Term der Varianzanalyse der Unterschiede zwischen sofortiger und versetzter Abfrage war kleiner als null, $F=68,6$, $p<0,001$). Die Verbesserung der Reaktionszeiten war größer für bekannte als für unbekannte Paare (Bekanntheit: $F=30,7$, $p<0,001$). Besonders zu beachten ist jedoch, dass die Verbesserung der Reaktionszeiten in der Schlafbedingung stärker war (um 650 ms) als in der Wach-Bedingung (um 250 ms, Schlaf: $F=4,6$, $p=0,049$). Es gab keine weiteren signifikanten Effekte. Für eine Übersicht der signifikanten Ergebnisse siehe Tabelle 3.

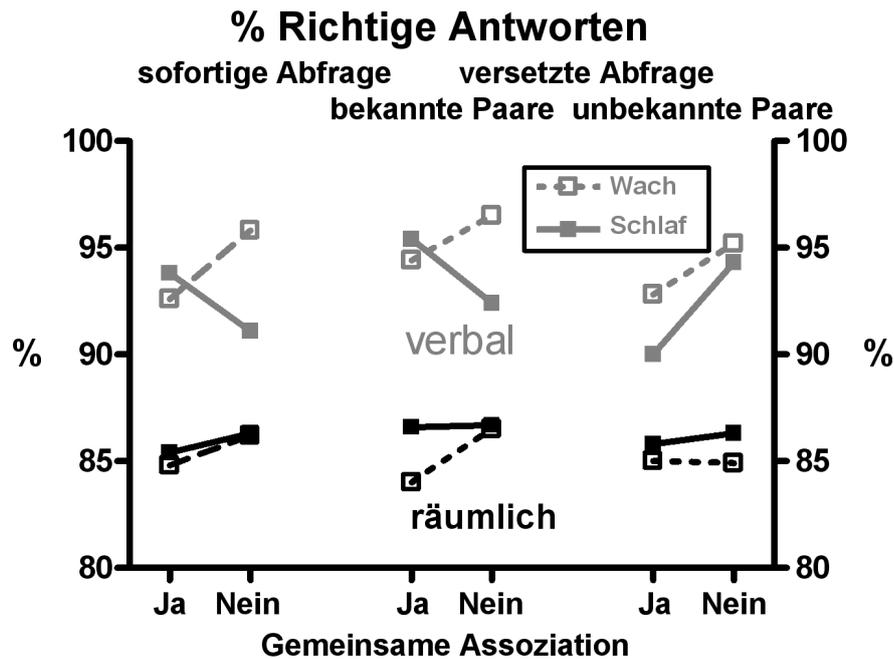


Abbildung 15: Ergebnisse der Verhaltensdaten der richtigen Antworten in Prozent beider Abfragen. Verbale Assoziationen sind durch graue Linien, räumliche Assoziationen durch schwarze Linien dargestellt. Gestrichelte Linien beziehen sich auf die Wach-Bedingung, durchgezogene Linien auf die Schlaf-Bedingung des Versuches. Auf der x-Achse ist angegeben, ob es eine gemeinsame Assoziation der Foto-Paare gab oder nicht („Ja“/„Nein“). Auf der linken Seite sind die Ergebnisse der sofortigen Abfrage zu sehen. In der Mitte und rechts sind die Ergebnisse der versetzten Abfrage eingetragen, getrennt für Foto-Paare, die bereits aus der sofortigen Abfrage bekannt waren (in der Mitte), und solchen, die unbekannt waren (rechts).

3.2 Ereigniskorrelierte langsame Potenziale

3.2.1 Ergebnisse der LPs in der sofortigen Abfrage

In Abbildung 16 sind die Ergebnisse der EEG-Ableitungen als durchschnittliche langsame Potenziale aller Abfragesitzungen für verbale und räumliche Assoziationen sowohl einzeln für jede Elektrodenposition als auch als Topographie der Spannung über der Kopfhaut dargestellt. Des Weiteren ist ganz rechts die „current source density“ (=CSD) abgebildet; dies ist die Differenz der Spannungen zwischen den Ableitpunkten (zweidimensionale Ableitung, da in der Fläche differenziert wird), um topographische Schwerpunkte deutlicher sichtbar zu machen. Wie schon in vorangegangenen Studien, die dieses Design nutzten (Heil et al., 1997; Khader et al., 2007; Rösler et al., 1995a), gezeigt wurde, unterscheidet sich die Topographie der langsamen Potenziale (LPs) in Abhängigkeit vom Assoziationstyp: bereits aus den

3 Ergebnisse

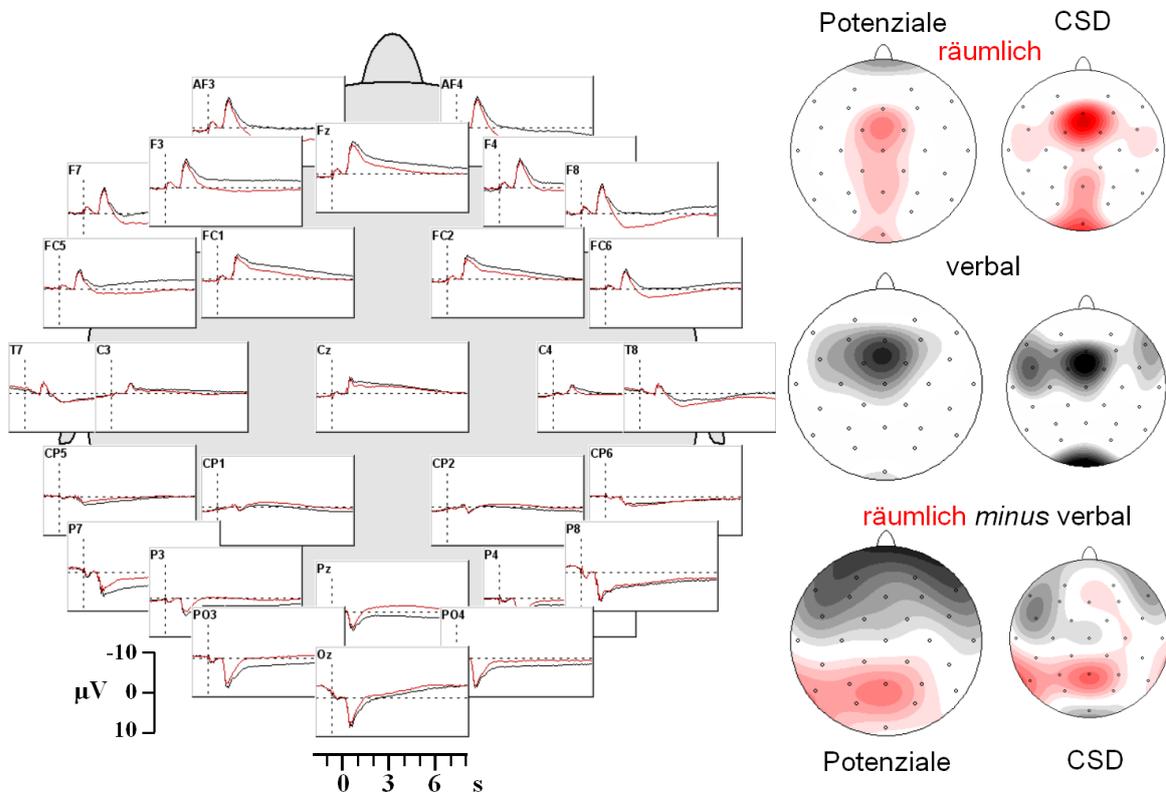


Abbildung 16: Durchschnittliche ereigniskorrelierte langsame Potentiale der räumlichen und verbalen Assoziationen aller Teilnehmer. Für diese Grafik wurden die Daten aller Konditionen eingeschlossen (Schlaf: Schlaf-Nacht/Wach-Nacht, Abfrage: 1./2., gemeinsame Assoziation: „Ja“/„Nein“) und getrennt für räumliche Assoziationen (in Rot) und verbale Assoziationen (in Schwarz) dargestellt. Auf der linken Seite sind die gemittelten Potentiale für jede Elektrode in einem Zeitrahmen von 1,9 Sekunden vor Erscheinen des Foto-Paares bis 8,1 Sekunden danach (x-Achse) gezeigt (die gestrichelte vertikale Linie musste aus technischen Gründen auf 900 ms vor Erscheinen des Foto-Paares gesetzt werden). Zu beachten ist, dass negative Potentiale auf der y-Achse nach oben aufgetragen sind.

Auf der rechten Seite der Abbildung ist die Topographie der Potentiale und der Stromquellendichte (=CSD= current source density) 3,1 Sekunden nach Erscheinen des Foto-Paares dargestellt. Zu sehen ist eine Aufsicht auf den Schädel von oben, auf dem die Elektrodenpositionen durch kleine Kreise markiert sind. Der Bereich, in dem die Potentiale dargestellt sind, reicht von $-10 \mu\text{V}$ bis $+10 \mu\text{V}$. Die Skala für die Potentiale der räumlichen Assoziationen liegt zwischen Rot ($-10 \mu\text{V}$) und Weiß ($+10 \mu\text{V}$), die der verbalen Assoziationen zwischen Schwarz und Weiß und die der Differenz „räumlich-verbal“, von Rot zu Schwarz. Der Bereich der CSDs zeigt Potentiale von $-50 \mu\text{V}/\text{m}^2$ bis $+50 \mu\text{V}/\text{m}^2$ mit demselben Farbverlauf.

3 Ergebnisse

Daten der sofortigen Abfrage ist ersichtlich, dass LPs beim Abruf verbaler Assoziationen ein Maximum an der Kopfhaut über dem linken frontalen Kortex erreichen (s. a. in Abb. 16 die schwarze Kurve an Elektrodenposition F3 und FC1) und LPs beim Abruf räumlicher Assoziationen ein Maximum über dem parietalen Kortex zeigen (in derselben Abbildung die rote Kurve an Position Pz). Diese Unterschiede in der Topographie waren signifikant und sie sind besonders in der Darstellung der Differenzen der CSDs in Abb. 16 deutlich zu erkennen (Assoziationstyp x Elektrodenposition: $F(21, 294)=6,6$, $p=0,002$; zusätzlich zu einem Haupteffekt der Elektrodenposition: $F(21, 294)=5,7$, $p=0,002$, eine Zusammenstellung der signifikanten Ergebnisse der LPs ist in Tab. 4 zu finden). Es gab keine weiteren Effekte in den Daten der sofortigen Abfrage.

3.2.2 Ergebnisse der LPs in der versetzten Abfrage

Es wurde untersucht, inwiefern sich LPs bei der Abfrage von spezifischen Assoziationen im Verlauf von sich unterscheidenden Behaltensintervallen (Schlaf/Wach) verändern. Dabei wurde angenommen, dass Schlaf erstens zu einer generellen Abschwächung der LPs und zweitens zu einer schärfer begrenzten topographischen Verteilung der spezifischen Assoziationen führen würde. Und es gab tatsächlich eine Tendenz zu verminderten LPs an posterioren Elektrodenpositionen (Schlaf x Elektrodenposition: $F(21, 294)=2,1$, $p=0,06$, mit signifikantem Schlaf-Effekt in untergeordneten Tests an der Position PO4: $p=0,03$ und einer Tendenz an Position PO3: $p=0,059$). Dieser Effekt war unabhängig vom Assoziationstyp (räumlich/verbal). Die zweite Hypothese bezieht sich auf einen Zusammenhang zwischen Assoziationstyp und Schlaf. Es wurde angenommen, dass es zu einer Schlaf-induzierten Fokussierung der Topographie kommt und diese statistisch als Interaktion zwischen Schlaf x Assoziationstyp x Elektrodenposition nachzuweisen ist. Die Annahme Schlaf-induzierter Fokussierung stellte sich jedoch als nicht zutreffend heraus: $F(21, 294)=0,5$, n. s. . Genauso verhielt es sich mit Interaktionen dieser Drei-Faktoren-Kombination mit den Faktoren Intervall, Bekanntheit und gemeinsame Assoziation: $F(21, 294)<1,5$, $p>0,24$.

Der Assoziationstyp hatte nur einen Effekt in dieser Analyse, der wiederum unabhängig von Schlaf und Topographie war: Assoziationstyp x gemeinsame Assoziation x Intervall: $F(2, 28)=5,3$, $p=0,02$. Denn in dem Intervall 3,5-4,5 Sek. nach Erscheinen des Bildpaares verminderte sich die Negativität zwischen sofortiger und versetzter Abfrage am deutlichsten, wenn die Foto-Paare mit verbalen Assoziationen verknüpft waren und keine gemeinsame Assoziation aufwiesen. In diesem Intervall war in einer gesonderten Analyse die Zwei-Faktoren-Interaktion von Assoziationstyp x gemeinsame Assoziation signifikant: $F(1, 14)=5,3$, $p=0,04$. Dieses besondere Ergebnis scheint jedoch kaum eine Bedeutung für die Prozesse der Gedächtniskonsolidierung zu haben, sondern eventuell abhängig von den langen Antwortzeiten um 4,5 Sekunden in dieser Versuchsbedingung zu sein.

3 Ergebnisse

Tabelle 4: Signifikante Ergebnisse der Varianzanalyse der langsamen Potenziale der ersten und der zweiten Abfrage. Effekte: Elektrodenposition (F3, Fz, F4, FC5, FC1, FC2, FC6, C3, Cz, C4, CP5, CP1, CP2, CP6, P7, P3, Pz, P4, P8, PO3, PO4, Oz, s. a. Abbildung 16), Schlaf (Schlaf-Nacht/Wach-Nacht), Assoziationstyp (räumlich/verbal), Bekanntheit (bekannt/unbekannt), gemeinsame Assoziation („Ja“/„Nein“), Intervall (1,5-2,5 s/2,5-3,5 s/3,5-4,5 s). In kursiv sind gesonderte Analysen aufgeführt, die im Falle von signifikanten Ergebnissen zur Aufklärung von Wechselwirkungen in Untergruppen durchgeführt worden sind. Korrektur der F-Werte nach der Greenhouse-Geisser-Methode.

	Effekt	df	F-Wert	p
1. Abfrage	Elektrodenposition	21,294	5,7	0,002
	Assoziationstyp * Elektrodenposition	21, 294	6,6	0,002
2. Abfrage	Schlaf * Bekanntheit		5,8	0,03
	<i>Bekanntheit bei Schlaf-Nacht</i>		3,8	0,07
	<i>Bekanntheit bei Wach-Nacht</i>		2,3	0,15
	Schlaf * Elektrodenposition	21, 294	2,1	0,06
	<i>Schlaf an Position PO4</i>			0,03
	<i>Schlaf an Position PO3</i>			0,059
	Schlaf * Assoziationstyp * Elektrodenposition	21, 294	0,5	n.s.
	Intervall * Bekanntheit * gemeinsame Assoz.	21, 294	1,5	>0,24
	Assoziationstyp * gemeinsame Assoz. * Intervall	2, 28	5,3	0,02
<i>3,5-4,5 s: Assoziationstyp * gemeinsame A.</i>	1, 14	5,3	0,04	

Es zeigte sich jedoch unerwarteterweise eine Interaktion zwischen Schlaf und Bekanntheit: $F=5,8$, $p=0,03$. In der auf die Schlaf-Nacht folgenden Abfrage neigten bekannte Foto-Paare dazu, weniger negative Potenziale zu evozieren als unbekannte Paare: $F=3,8$, $p=0,07$. Diesen Effekt gab es nach der Wach-Nacht nicht: $F=2,3$, $p=0,15$. Abbildung 17 zeigt diesen Effekt in LPs der bekannten Paare nach der Wach- und der Schlaf-Nacht mit einer verminderten Negativität nach Schlaf. Eine Übersicht der Ergebnisse der Varianzanalyse der LPs gibt Tab. 4. Es gab keine weiteren signifikanten Effekte.

3.3 Subjektives Befinden

Die Vpn befanden sich in allen Sitzungen insgesamt in einem niedrigen Anspannungsniveau. In der Sitzung (sofortige Abfrage), an die sich die Wach-Nacht anschloss, waren die Vpn angespannter als vor der Schlaf-Nacht (Schlaf x Sitzung: $F(1, 14)=15,8$, $p<0,01$, Schlaf-Nacht versus Wach-Nacht in der sofortigen Abfrage: $1,6 \pm 0,2$ vs. $2,4 \pm 0,3$, $p<0,05$, Schlaf-Nacht versus Wach-Nacht in der versetzten Abfrage $1,9 \pm 0,2$ vs. $1,9 \pm 0,2$, $p = 0,81$). Bei der versetzten Abfrage zeigten sich keine signifikanten Unterschiede in dem Befinden der Vpn zwischen der Wach- und der Schlaf-Sitzung. Lediglich schienen sie nach der Wach-Nacht weniger müde zu sein als nach der Schlaf-Nacht. Dies zeigt die Effektivität der

3 Ergebnisse

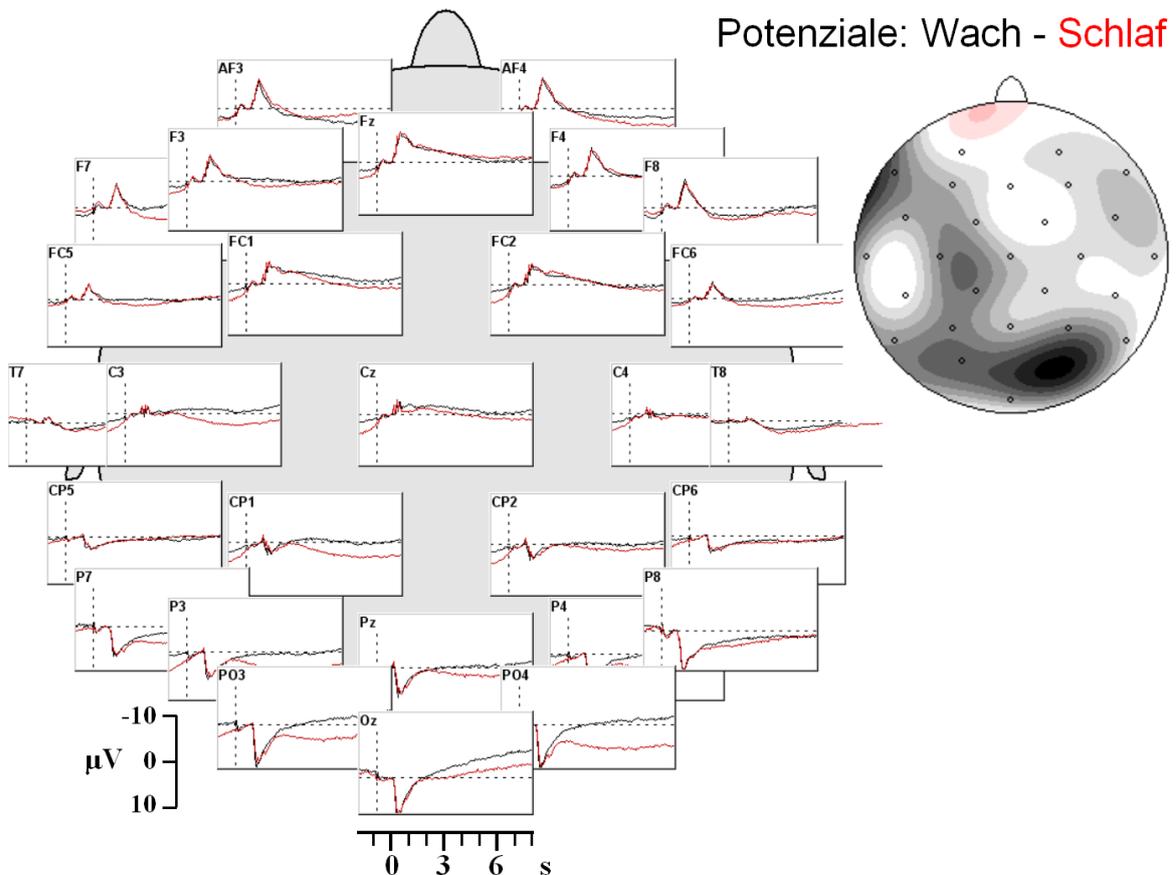


Abbildung 17: Gemittelte ereigniskorrelierte langsame Potentiale der versetzten Abfrage für bekannte Paare. Es sind alle richtigen Antworten der Kriterien gemeinsame Assoziation („Ja“/„Nein“) und Assoziationstyp (räumlich/verbal) eingeschlossen. Rote Kurven zeigen die Ergebnisse der versetzten Abfrage in der Schlaf-Bedingung, schwarze Kurven die Potentiale der Wach-Bedingung. Negativität ist nach oben aufgetragen. Die Skala reicht von $-10 \mu\text{V}$ bis $+10 \mu\text{V}$. Es ist ein Zeitraum von 1,9 Sekunden vor Erscheinen des Foto-Paares bis 8,1 Sekunden danach auf der x-Achse aufgetragen. Die gestrichelte vertikale Linie liegt aus technischen Gründen 900 ms vor Erscheinen des Foto-Paares.

Oben rechts ist in der topographischen Zeichnung die Differenz der Potentiale der Wach- (in Schwarz) zur Schlaf-Bedingung (in Rot) 3,1 Sekunden nach Erscheinen des Foto-Paares in einem Bereich von $-10 \mu\text{V}$ bis $+10 \mu\text{V}$ zu sehen (Ansicht von oben auf den Schädel). Die kleinen Kreise markieren die Elektrodenpositionen. Als Referenz wurde der Durchschnitt der Elektroden an rechtem und linkem Mastoid verwendet.

Erholungsnacht (zweite Nacht nach der sofortigen Abfrage), die schlafend verbracht wurde (Schlaf x Sitzung: $F(1, 14)=2,41$, $p=0,13$, Schlaf-Nacht versus Wach-Nacht in der sofortigen Abfrage: $2,8 \pm 0,2$ vs. $2,7 \pm 0,2$, $p=0,82$, Schlaf-Nacht versus Wach-Nacht in der versetzten Abfrage: $3,3 \pm 0,2$ vs. $2,6 \pm 0,3$, $p=0,06$). Die Vpn blieben in der Wach-Bedingung 25 Stunden \pm 45 Minuten nach Beginn der Lernphase wach. In der sich anschließenden Erholungsnacht schliefen sie im Durchschnitt 11,1 Stunden (\pm 2,2 h) und gaben an, gut

3 Ergebnisse

geschlafen zu haben. Für die Nacht der Schlaf-Bedingung gingen die Vpn nach der sofortigen Abfrage nach Hause und legten sich innerhalb von 1,8 Stunden \pm 54 Minuten schlafen. In den zwei Nächten schliefen die Vpn im Durchschnitt jeweils 7,6 Stunden (\pm 1,2 h) und erklärten ebenfalls, gut geschlafen zu haben. Sowohl in der Schlaf- als auch in der Wach-Bedingung fühlten sich die Vpn in der Sitzung der sofortigen Abfrage aktiver als in der Sitzung zur zeitversetzten Abfrage ($2,9 \pm 0,2$ vs. $2,6 \pm 0,2$; $F(1, 14)=4,7$, $p<0,05$).

In den übrigen Befindlichkeitsvariablen fanden sich keine statistisch bedeutsamen Effekte. Der Vollständigkeit halber werden sie hier jedoch aufgeführt. Insgesamt waren die Vpn eher nicht schläfrig (Median 2 auf einer Skala von 5) und nicht gelangweilt (2/5). Sie waren in einem mittleren Maße motiviert (3/5) und konzentrierten sich auf den Versuch (3/5). In der abschließenden Bewertung der Studie (15 der 16 Vpn gaben den Fragebogen mit einer Sieben-Punkte-Skala ab) waren sich 2/3 der Vpn bewusst, dass die Hälfte der Foto-Paare aus der versetzten Abfrage bereits in der sofortigen Abfrage verwendet worden war. 1/3 waren sich dagegen sehr sicher (Media 7 auf einer Skala von 7), dass es keine Wiederholungen gegeben habe. Die Vpn fanden den Versuch, obwohl sie ihn als fast gar nicht schwierig erlebten (2/7), eher anstrengend (6/7), eher ermüdend (5/7) und belastend (4/7). Allerdings gaben sie auch an, dass sie ihn als eher interessant (5/7), anregend (4/7) und eher nicht langweilig (3/7) empfanden. Der Versuch sei eher nicht aktivierend (3/7) und eher nicht unterhaltsam (3/7), jedoch motivierend (4/7) gewesen. Die Aufgabenstellung am Computer wurde als leicht (2/7) bewertet und die Belastung habe insgesamt in einem mittleren Niveau gelegen (4/7). Allerdings erschien den Vpn die Entscheidungszeit von maximal neun Sekunden pro Foto-Paar fast immer als zu lang (6/7) (und fast nie als zu kurz: 2/7) und etwas mehr als die Hälfte (8/15) wünschten sich tendenziell eher eine kürzere Entscheidungszeit, wohingegen der restliche Teil (7/15) die Entscheidungszeit als genau richtig empfand.

4 Diskussion

Ziel dieser Studie war es spezifische Veränderungen in der Topographie und der Intensität langsamer Potenziale durch den Einfluss von Schlaf oder Wachen im Rahmen der expliziten Gedächtniskonsolidierung über ein Intervall von 48 Stunden zu beschreiben. Die Nacht nach der ersten Abfrage wurde als Konsolidierungsintervall entweder schlafend oder wach verbracht. Die Ergebnisse der Studie deuten nicht auf Veränderungen des Konsolidierungsprozesses deklarativer Gedächtnisinhalte durch Schlaf nach Lernen im Gegensatz zu einer Wach-Nacht nach Lernen hin. Es zeigte sich keine Verbesserung der Abruffleistung, die sich einerseits in den Verhaltensdaten (richtige Antworten in Prozent) widerspiegeln könnte. Und sie war andererseits auch im EEG weder durch verminderte langsame Potenziale als Korrelat eines leichteren Abrufes, also einer besseren Konsolidierung, noch als präzisere Topographie durch gezielteren Abruf darstellbar. Woran dies gelegen haben mag, wird auf den nächsten Seiten diskutiert.

4.1 Über die Rolle äußerer Einflüsse auf den Konsolidierungsprozess

Ob und in welchem Ausmaß die Verarbeitung von gelernten Informationen durch ein Konsolidierungsintervall gefüllt mit Schlaf oder Wachen beeinflusst wird, hängt von einer großen Anzahl an Faktoren ab. Der Grad der Lernleistung vor dem Behaltensintervall, die Studienpopulation, das gesamte Versuchs-Setting, die Motivation der Probanden, der Schlaf und die gelernten Inhalte selbst wirken sich auf den Prozess der Konsolidierung aus.

4.1.1 Abhängigkeit des Schlaf-Effektes von der Höhe der Lernleistung

Einige Studienergebnisse sprechen dafür, dass Schlaf je nach Höhe der Lernleistung differenziert auf die zuvor gelernten Materialien wirkt. In diesem Experiment galt das Lernkriterium als erreicht, wenn die Vpn 96 % der Fotos zu den Assoziationen richtig zuordnen konnten. Diese hohe Grenze war für die Auswertung der Daten wichtig, da ausschließlich korrekt beantwortete Foto-Paare in die Analyse eingeschlossen wurden. Durch das hohe Lernkriterium von 96 % konnte allerdings eventuell keine weitere Verbesserung der Behaltensleistung durch

4 Diskussion

Schlaf erreicht werden, so dass in der zweiten Abfrage keine Unterschiede zwischen der Wach- und der Schlafbedingung feststellbar waren.

Drosopoulos et al. (2007a) zeigten in ihrer Studie, dass der Einfluss von Schlaf auf die Behaltensleistung von der Intensität des Lernens zuvor abhängig ist. Vpn sollten Wortlisten in zwei verschiedenen Leistungstufen verinnerlichen, wobei die Intensität des Lernens durch die Anzahl an Wiederholungen und die Dauer der Präsentation der Wortlisten variiert wurde. Schlaf unterstützte die Konsolidierung in größerem Maße bei denjenigen Wortlisten, die nur bis zu einem Lernkriterium von 60 % der richtigen Antworten gelernt worden waren, im Gegensatz zu den Listen, die bis zu einem Kriterium von 90 % der richtigen Antworten gelernt worden waren. Schlaf fördert dieser Studie nach das Behalten von schwächer gelernten expliziten Gedächtnisinhalten stärker als das von intensiv gelernten Inhalten. Ellenbogen et al. (2006a) zeigten in ihrer Studie jedoch, dass Schlaf auch auf intensiv gelernte Informationen einen fördernden Einfluss hat. Sie ließen Vpn Wortpaare der Art A - B auswendig lernen und fragten diese nach einem 12-stündigen Retentionsintervall, welches entweder schlafend oder wach verbracht wurde, wieder ab. Das Lernkriterium galt als erreicht, sobald die Vpn die Listen dreimal zu 100 % korrekt wiederholt hatten. Es lag damit nochmals deutlich über dem in der vorliegenden Studie verwendeten Kriterium. Bevor die Abfrage der Wort-Paare stattfand, wurden die Vpn nun in je zwei Gruppen geteilt, von denen der eine Teil als Interferenz eine weitere Wortliste A - C lernen musste, der andere nicht. Bei der Abfrage der Wortlisten A - B zeigten sich deutliche Unterschiede: in der Gruppe, die keine neue Liste A - C lernen musste, war der Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wach-Gruppe nicht signifikant (Schlaf: 94 %, Wach: 82 %, $p=0,064$). In der Gruppe, die die Interferenzliste A - C kurz vor der Abfrage gelernt hatte, erbrachte die Schlaf-Gruppe jedoch signifikant bessere Ergebnisse als die Wach-Kontrollgruppe (Schlaf-I: 76 %, Wach-I: 32 %, $p<0,001$). Schlaf stärkt demnach die Resistenz des deklarativen Gedächtnisses gegenüber Interferenzen (Ellenbogen et al., 2006a), indem im Schlaf die gelernten Informationen in eine stabilere Form überführt werden.

Schlaf kann deklarative Gedächtnisrepräsentationen also zum einen quantitativ und zum anderen qualitativ stärken. Dies äußert sich entweder in einer besseren Abrufleistung nach Schlaf im Vergleich mit anders als schlafend verbrachten Konsolidierungsintervallen und auch im Vergleich zu der Abrufleistung vor Schlaf (Plihal und Born, 1997; Tucker et al., 2006). Zum anderen zeigt sich der fördernde Einfluss von Schlaf in einer größeren Stabilität der Gedächtnisinhalte gegenüber Interferenzen (Ellenbogen et al., 2006a). Es ist durchaus möglich, dass in der vorliegenden Studie solche qualitativen Veränderungen, z. B. Stabilisierungsvorgänge, in der Schlaf-Gruppe stattfanden. Da jedoch keine Interferenz-Gruppe untersucht wurde, kann dieser Effekt hier nicht nachgewiesen werden. Die Ergebnisse von Ellenbogen et al. (2006a), Drosopoulos et al. (2007a) und anderen Gruppen (Peigneux et al., 2004; Born et al., 2006; Walker und Stickgold, 2010) sprechen jedoch dafür, dass unter dem Begriff Gedächtnis-Konsolidierung eine vielschichte Art von Prozessen vereint ist, die nur durch unterschiedliche Studiendesigns detektiert werden können. Ebenso vielschichtig

können die daraus resultierenden Veränderungen sein. Deswegen darf ein Einfluss von Schlaf auf die Gedächtniskonsolidierung nicht durch fehlende Veränderungen in der Anzahl richtiger Antworten oder unveränderte LPs ausgeschlossen werden.

Einen Zusammenhang zwischen positiven Effekten von Schlaf und der Intensität, mit der deklarative Gedächtnisinhalte zuvor erlernt wurden, fanden auch Tucker und Fishbein (2008). Jedoch kamen sie im Vergleich mit o. g. Studien zu einem konträren Ergebnis: sie berichteten, dass besonders gut gelernte deklarative Gedächtnisinhalte (Wort-Paare) von NREM-Schlaf (genauer: SWS während eines 45-minütigen Mittagsschlafes) profitieren. Auch Hauptmann et al. (2005) fanden heraus, dass der Leistungszuwachs in einem Behaltensintervall von der Leistung in der vorangegangenen Lernphase abhängig war. Im Rahmen einer Aufzählungsaufgabe war in der Abfrage 24 Stunden nach dem Lernen die Zunahme der Lernleistung nach Schlaf größer, wenn die abgefragten Informationen zuvor soweit gelernt worden waren, dass durch weitere Wiederholung keine Verbesserung mehr stattfand („Sättigung“). Wurde der initiale Lernvorgang vor Erreichen dieses Stadiums beendet, war in der versetzten Abfrage keine Zunahme der Lernleistung zu verzeichnen. In dieser Studie gab es jedoch keine Wach-Kontrollgruppe.

Bei Betrachtung der beiden zuletzt genannten Quellen bleibt es unverständlich, warum in der vorliegenden Studie die Ergebnisse der Abfrage zwischen der Wach- und der Schlafgruppe nicht unterschiedlicher ausfielen. Dagegen lassen erstgenannte Experimente vermuten, dass das Lernkriterium mit 96 % richtige Antworten zu hoch gewählt wurde, um veränderte Effekte in der Konsolidierung zwischen der Schlaf- und der Wach-Versuchsgruppe durch Differenzen in den Verhaltensdaten zu beobachten. Eine weitere Möglichkeit die konträren Ergebnisse der Studien zu erklären, wäre die Annahme, dass Schlaf sehr schwach und sehr stark encodierte Gedächtnisinhalte nicht unterstützen kann, während in einem mittleren Leistungsbereich besonders ausgeprägte Veränderungen in der Schlaf-abhängigen Konsolidierung nachweisbar werden (Stickgold, 2009). Um solche Unsicherheiten zu vermeiden, könnte in künftigen Versuchen darauf geachtet werden, zwei Vergleichsgruppen mit verschiedenen Leistungsniveaus zu untersuchen, um über den Einfluss von Schlaf auf Gedächtnisinhalte unterschiedlicher Stärke Erkenntnisse zu erlangen.

4.1.2 Beeinflussung der Behaltensleistung durch das Aufgabensetting

Eine weitere Beeinflussung der Behaltensleistung könnte in der Art des Versuchsdesigns liegen. So könnte die Übungsphase, die sich direkt an die Lernphase anschloss und die notwendig war, um das Lernkriterium von 96 % richtigen Antworten zu erreichen, oder sogar die sofortige Abfrage vor dem Behaltensintervall einen Einfluss auf die Verarbeitung der Gedächtnisinhalte gehabt haben.

Tucker und Fishbein (2008) belegen, dass eine Übungsphase zusätzlich zu der Lernphase vor

4 Diskussion

dem Behaltensintervall die Enkodierung und Prozessierung deklarativer Gedächtnisinhalte positiv bahnt. In ihrer Studie fanden sie heraus, dass es ausschließlich in der Versuchsgruppe, die um ein bestimmtes Lernkriterium zu erreichen bereits direkt nach dem Lernen zu Wiederholungszwecken getestet wurde, in der Abfrage nach dem Behaltensintervall, welches entweder schlafend (ca. 45-minütigen Mittagsschlaf=SWS) oder wach verbracht wurde, einen signifikanten Unterschied in dem Zuwachs der Lerninhalte und einen Unterschied in der Verkürzung der Bearbeitungszeit der Aufgabe zwischen der Schlaf- und der Wachgruppe gab. Im Gegensatz zu der „getesteten“ Gruppe fanden sich in der Gruppe, die eine initiale Testung vor dem Behaltensintervall nicht durchlaufen hatte, keine Unterschiede in der Lernleistung zwischen der Wach- und der Schlafgruppe. Eine von Schlaf abhängige Konsolidierung hatte also nur in der Gruppe bestanden, die eine Wiederholung des Gelernten durch einen ersten Test vor dem Behaltensintervall erhalten hatte.

Auch Roediger und Karpicke (2006) untersuchten, ob Tests, die sich an die Lernphase anschlossen, einen Einfluss auf Gedächtnisleistung hatten. Sie fanden heraus, dass die Abfrage von deklarativen Gedächtnisinhalten (freie Abfrage, ohne Feedback) zu signifikant besseren Langzeitergebnissen führt als ausschließlich wiederholendes Lernen der Informationen. Dieses ist als „testing effect“ bekannt und vielfach untersucht worden (z. B. Carrier und Pashler, 1992).

Auch in der hier vorliegenden Studie gab es einen Einfluss durch Wiederholen oder Testung. Denn die Vpn mussten die Foto-Assoziationspaare einzeln üben und ihnen wurde ein Feedback zu ihrer Lernleistung gegeben. Sie durften im Experiment sogar erst fortfahren, nachdem sie ein bestimmtes Lernkriterium erreicht hatten. Ein positiver Einfluss auf die Gedächtnisleistung war hier erwünscht und für jede Versuchsbedingung gleichermaßen wirksam. Während dieser Übungsphase wurden jedoch im Gegensatz zur sofortigen und versetzten Abfrage die konkreten Assoziationen zu jedem einzelnen Foto abgefragt. Die in den Abfragesitzungen geforderte Leistung, zwei Fotos über den Abruf ihrer Assoziationen zu vergleichen, war in der sofortigen Abfrage neu und zuvor nicht geübt worden. Jedoch war die sofortige Abfrage dadurch selbst ein „Test“ im o. g. Sinne und somit der Konsolidierung, vor allem in der Schlafgruppe, förderlich. Durch die Veränderung der Abrufbedingung (Assoziation zu einzelner Foto vs. Vergleich der Assoziationen) war ein Einfluss des „testing effect“ in der versetzten Abfrage zu erwarten. In dieser wurden zur Hälfte Foto-Paare verwendet, die bereits in der sofortigen Abfrage getestet worden waren, zur andere Hälfte wurden neue Kombinationen eingesetzt.

Hier zeigt sich das Besondere an dem vorliegenden Studiendesign: Es ermöglicht zu untersuchen, welchen Einfluss zufälliges, implizites Lernen auf Grund von Bekanntheitseffekten auf explizites Lernen nimmt. In vielen Studien von Beginn der ersten wegweisenden Forschungen über Schlaf, Lernen und Gedächtnis an (Plihal und Born, 1997), in denen in einer ersten und den dann darauf folgenden Abfragen dasselbe Material verwendet wurde, ist dieser Effekt des impliziten Lernens automatisch als Störfaktor enthalten (Rugg et al., 1998; Yonelinas, 2001;

4 Diskussion

Curran, 2004). Auch in der vorliegenden Studie, in der als expliziter Gedächtnisinhalt verbale oder räumliche Assoziationen zu Fotos zu lernen waren, wurden in der zweiten Abfrage zur Hälfte Foto-Paare, die bereits in der sofortigen Abfrage gezeigt und getestet worden waren, genutzt. Die Vpn hatten zu entscheiden, ob zu den zwei präsentierten Fotos eine gemeinsame Assoziation gelernt worden war oder nicht. Es wurde vermutet, dass zufälliges Lernen während der sofortigen Abfrage einen Einfluss auf die Entscheidung in der versetzten Abfrage nehmen würde, da dieselben Paarkombinationen in der sofortigen und versetzten Abfrage verwendet wurden. Priming durch Bekanntheit könnte dann zwei gegensätzliche Effekte haben: Einerseits könnte die richtige Antwort als Stimulus-Assoziations-Antwort geprimt sein, so dass die Vpn keinen expliziten Gedächtnisabruf zur Beantwortung der Frage nutzen mussten (Logan, 1990). Andererseits könnte eine Neigung zu einer falschen „Ja“ Antwort für bereits präsentierte Paare durch ein Gefühl der Bekanntheit bzw. eine Neigung zu einer falschen „Nein“ Antwort für neu zusammengestellte Paare durch ein Gefühl des Unbekannten ausgelöst werden. In diesem Fall würden „Bekanntheit“ und „gemeinsame Assoziation“ von den Vpn möglicherweise fälschlich gleich gesetzt. Die vorliegende Studie nutzte einen Aufbau, der es erlaubte in der versetzten Abfrage sowohl neue, unbekannte Paare zu verwenden, die bisher nicht in dieser Kombination in der sofortigen Abfrage genutzt worden waren. Daneben jedoch wurden die alten, bekannten Foto-Paare erneut getestet, um den Effekt „Bekanntheit“ zu untersuchen, der durch zufälliges Lernen in der sofortigen Abfrage die Neigung zu „Ja“ Antworten in der versetzten Abfrage verstärken könnte. Dabei wurde darauf geachtet, dass die gleiche Anzahl an Paaren mit (erforderliche Antwort: „Ja“) und ohne (erforderliche Antwort: „Nein“) gemeinsame Assoziation untersucht wurden. Tatsächlich zeigte sich, dass bekannte Paare signifikant schneller beantwortet wurden als unbekannte Paare, allerdings gleichermaßen in der Schlaf- und in der Wachbedingung. Diese Erkenntnis über die Verkürzung der Reaktionszeiten geht einher mit den Ergebnissen, die in der Literatur über implizites Lernen dargestellt sind und kann wohl der Theorie des Priming (Logan, 1990) zugerechnet werden.

Es gab des Weiteren signifikante Unterschiede in der Anzahl der richtigen Antworten in Prozent zwischen bekannten und unbekanntem Paaren in der versetzten Abfrage. Der Effekt „Bekanntheit“ weist eine auffällige Interaktion zwischen Bekanntheit und Schlaf für die explizite Gedächtnisleistung auf. Es gab weniger richtige „Ja“ und mehr richtige „Nein“ Antworten in der versetzten Abfrage als in der sofortigen Abfrage, wenn die Foto-Paare bekannt waren, verbale Assoziationen abgefragt wurden und die Vpn nach der sofortigen Abfrage schlafen konnten. Das Stimulus-spezifische Verhalten der verbalen Assoziationen vor der Schlaf-Nacht, s. Abbildung 15, wurde durch die Schlaf-Nacht als Retentionsintervall in der versetzten Abfrage für die nun als „bekannte Paare“ präsentierten Fotos aufrecht erhalten.

4.1.3 Wann und wie viel Schlaf braucht Konsolidierung?

In der Schlafbedingung gingen die Vpn nach der sofortigen Abfrage nach Hause und legten sich innerhalb von 1,8 Stunden \pm 0,9 schlafen. Dies scheint ein relativ langer Zeitraum zu sein, liegt jedoch immer noch in dem Zeitrahmen, der für die Konsolidierung des Gelernten förderlich ist, wie Gais et al. (2006b) beschreiben. Dort wird auf die Bedeutung hingewiesen, dass Schlaf in einer bestimmten Zeitspanne von weniger als drei Stunden nach dem Lernen besonders effektiv für die Konsolidierung deklarativer Erinnerungen ist, im Vergleich zu Schlaf, der mit großer Verzögerung (über 10 Stunden später) beginnt. Selbst als auf ein Behaltensintervall, das wach verbracht wurde (z.B. eine Wach-Nacht), ein Erholungsintervall gefüllt mit Schlaf (z. B. Erholungsnacht) folgte, blieb der fehlende Einfluss von Schlaf in der Zeit nach dem Lernen durch signifikant schlechtere Gedächtnisleistung deutlich. In dieselbe Richtung weisen Ergebnisse einer älteren Studie, die beschreibt, dass auf eine Lernsitzung folgender Schlaf die Gedächtnisleistung im Vergleich zu einem Intervall gleicher Länge, nur wach verbracht, fördert. Benson und Feinberg (1977) zeigen, dass dieser Effekt auch 24 h später noch nachweisbar ist, wenn sich die in dem Zeitraum insgesamt wach und schlafend verbrachten Zeiten ausgeglichen haben. Dies bedeutet, dass besonders der Schlaf, der dem Lernen direkt folgt auf die Konsolidierung einen verstärkenden Einfluss hat. Walker et al. (2003) differenzierten genauer, dass in den ersten sechs Stunden nach Lernen quantitative Veränderungen, nämlich die Stabilisierung des Gedächtnisinhaltes, stattfinden und zwar unabhängig von Schlaf. Sie untersuchten dies allerdings anhand einer motorischen Aufgabe („finger tapping“), deren Konsolidierung durch Interferenz (wiederum eine motorische Aufgabe) zu unterschiedlichen Zeitpunkten behindert wurde. In diesen ersten sechs Stunden nach Erlernen der Information fanden keine Verbesserungen der Leistung statt, sondern nur Stabilisierung gegen fremde Einflüsse. Qualitative Veränderungen, wie der Zuwachs an Genauigkeit oder Beschleunigung der Geschwindigkeit, fanden sich erst nach einem Behaltensintervall, das schlafend verbracht wurde. Ob das Sechs-Stunden-Intervall der Stabilisierung auch für deklarative Gedächtnisinhalte Gültigkeit hat, ist jedoch unklar, da die Verarbeitung verschiedener Gedächtnisinhalte unterschiedliche Prozesse involviert (Goedert und Willingham, 2002; Khader et al., 2007b). Nach der Schlaf-Nacht als Retentionsintervall zeigte sich in der vorliegenden Studie ebenfalls eine zwar geringe, jedoch signifikante Beschleunigung der Antwortzeiten. Eine Beschleunigung der Reaktionszeiten trat in allen versetzten Abfragen auf und könnte deswegen einerseits spezifisch auf expliziten Gedächtnisabruf zurückzuführen sein, der besonders durch Schlaf beschleunigt wurde. Jedoch könnten andererseits auch allgemeine Prozesse wie Selektion und vereinfachte Ausführung der Tastendruckaufgabe (Zuordnung der Bedeutung zu Tasten bekannt) dieses Ergebnis bedingen (Cohen et al., 2005; Fischer et al., 2005).

Des Weiteren lässt sich durch eine Erholungsnacht (als welche auch in der vorliegenden Studie die zweite Nacht nach der sofortigen Abfrage in der Wach-Bedingung diente) eine Verzerrung der Ergebnisse, die durch Müdigkeit oder Unkonzentriertheit auf Grund von Schlafmangel

4 Diskussion

der Vpn zu Stande kommen könnte, vermeiden. Dies ist in vorliegender Studie gelungen (s. Ergebnisse der Befindlichkeit, S. 34). Jedoch fanden Fenn et al. (2003) heraus, dass Schlaf selbst Stunden nach dem Lernen noch die Lernleistung verstärken kann, unabhängig von der Tageszeit und selbst nach wach verbrachten Behaltensintervallen. Kritiker sagen, dass wachend verbrachte Behaltensintervalle nicht mit solchen im Schlaf verbrachten verglichen werden könnten, da im Wachzustand ständig neue Informationen ins Gedächtnis gelangen und mit der Zielgedächtnisspur interferieren könnten. Weiterhin könnten die Vpn diese Zeit zum Wiederholen nutzen, auch ohne dass sie es angeben. Deswegen fand die Abfrage in vorliegender Studie nicht direkt nach dem Schlafen statt, sondern erst nach 48 Stunden, so dass sowohl in der Schlaf- als auch in der Wachbedingung diese Einflüsse (Vergessen, Interferenz ...) in der wach verbrachten Zeit wirken konnten. Bezüglich des Wiederholens des Materials durch die Vpn muss man sich darauf verlassen, dass sie den Anweisungen des Versuchsleiters Folge leisten und sich nicht mit dem Material beschäftigen. Zudem ist es durch das Innersubjektdesign wahrscheinlich, dass sich ein Effekt durch Wiederholung auf beide Versuchsbedingungen (Schlaf und Wach) ausgleichen würde.

Interessanterweise hatte die experimentelle Manipulation von Schlaf vs. Wach bereits vor dem Behaltensintervall, am Abend vor dieser entweder schlafend oder wach verbrachten Nacht, einen Effekt auf die Gedächtnisleistung. Die Vpn antworteten vor der Wach-Nacht häufiger richtig mit „Nein“ als mit „Ja“ und gleich häufig richtig mit „Nein“ und „Ja“ vor der Schlaf-Nacht. Dieses Ergebnis könnte auch durch Zufall entstanden sein, aber das Innersubjektdesign dieser Studie verringert das Risiko von zufälligen Veränderungen der Verhaltensdaten zwischen beiden Bedingungen. Also scheint bereits die Erwartung, die kommende Nacht wach oder schlafend verbringen zu müssen, Veränderungen in der Bearbeitung der Aufgabe hervorgerufen zu haben. Dies wurde möglicherweise durch die „Metamemory“-Erwartung der Teilnehmer vermittelt (Chua et al., 2009), inwiefern ihre Leistung von der Art die Nacht zu verbringen beeinflusst werden würde. Die bessere Leistung in der Abfrage der Foto-Paare vor der Wach-Nacht, die eine „Nein“ Antwort erforderten, scheint eine konservative Strategie zu spiegeln, in der die Vpn vorsichtig sind, „Ja“ zu sagen. Dies könnte mit der Tatsache zusammenhängen, dass entsprechend dem Befindlichkeitsfragebogen (s. S. 34) die Vpn in der Erwartung der Wach-Nacht angespannter waren als vor einer Nacht ungestörten Schlafes. Interessanterweise wurden ähnliche Hinweise auf erwartungsabhängige Prozesse in der o. g. Studie von Gais et al. (2007) berichtet, in der vor einer Wach-Nacht die Gedächtnisleistung besser schien und die BOLD-Aktivität im Hippokampus größer zu sein schien als vor einer Schlaf-Nacht.

4.1.4 Versuchsmaterial und -personen

Inwiefern das Versuchsmaterial einen Einfluss auf die Konsolidierung hatte, ist unklar, da kein Vergleich herangezogen werden kann. Es ist jedoch ein Unterschied, ob eine Verknüpfung zwischen Wortpaaren gelernt werden soll, die sich in bestehende Netzwerke integrieren lässt (Bsp.: Schiene - Eisen), also bereits ein Bezug besteht (so z. B. bei Gais und Born, 2004b), oder ob unzusammenhängende Wortpaare behalten werden sollen, die nicht in bereits existierende Schemata passen (Bsp: Schiene - Tisch). Der Unterschied zwischen Integration in eine bestehende und Erstellung einer neuen Verknüpfung dürfte verschiedene Strukturen involvieren und unterschiedliche Prozesse aktivieren. Zudem waren die Probanden zum größten Teil Medizinstudenten bzw. Abiturienten, die an das Lernen von Einzelheiten in großen Mengen gewöhnt sind. Für diese Gruppen könnte das Lernmaterial aus Fotos und Wortpaaren respektive räumlichen Assoziationen zu einfach gewesen sein, um durch Schlaf eine weitere Verbesserung zu erreichen, oder als Folge des Durchwachens einer Nacht einen Verfall des Gelernten zu bewirken.

4.2 LPs als Indikatoren von Konsolidierung

Es stellte sich heraus, dass die Verarbeitung der räumlichen und verbalen Assoziationen in topographisch unterschiedlichen Arealen stattfand. LPs an den Elektroden über dem linken frontalen Kortex waren beim Abruf der verbalen Assoziationen signifikant negativer, während der Abruf räumlicher Assoziationen eine Negativierung der LPs an Elektroden über dem parietalen Kortex hervorrief. Diese Negativierungen sind auf expliziten Gedächtnisabruf der spezifischen Assoziationen zurückzuführen, da das Stimulusmaterial (Foto-Paare) in beiden Bedingungen beibehalten worden war. Diese Daten stellen eine Replikation der Ergebnisse von Rösler et al. (1995a) und Heil et al. (1997) dar, die mit derselben Art von Materialien, jedoch weniger Elektroden (an 18 statt 28 Positionen) arbeiteten und von derselben topographischen Verteilung der LPs berichteten (Negativierung der LPs für verbale Assoziationen maximal an Elektrodenposition F3 sowie für räumliche Assoziationen maximal an Pz, s. a. Abbildung 4).

In der Auswertung der EEG-Daten fanden sich keine signifikanten Effekte des Faktors Schlaf, d. h. dass sowohl nach der Wach- als auch nach der Schlaf-Nacht keine Veränderungen der LP-Amplituden oder Veränderungen in deren Topographie auf spezifische Konsolidierungsprozesse hinwiesen. Warum trotzdem nicht behauptet werden kann, dass Schlaf keinen Einfluss auf die Gedächtniskonsolidierung hat, zeigt die im Folgenden erläuterte Studie.

4.2.1 Hippokampale Konsolidierungsprozesse

Ein dem in der vorliegenden Studie ähnliches Studiendesign verwendeten Gais et al. (2007) um mittels fMRI Gehirnaktivitäten beim Abruf deklarativer Gedächtnisinhalte zu untersuchen. Den Vpn wurden sofort nach dem Lernen, 48 Stunden später und nach sechs Monaten 90 zusammenhängende Wortpaare abgefragt. Die auf die Lernsitzung folgende Nacht hatten die Vpn entweder wach oder schlafend verbracht. Es stellte sich heraus, dass in der Abfrage nach 48 Stunden der rechte Hippokampus nach der Schlaf-Nacht eine höhere Aktivität zeigte und zudem die Interaktion zwischen Hippokampus und dem medialen präfrontalen Cortex (mPFC) ausgeprägter war. Dies könnte auf eine Schlaf-abhängige Verstärkung der hippokampalen Verarbeitung explizit gelernter deklarativer Gedächtnisinhalte während des Schlafes zurückzuführen sein. Solche in tiefen Hirnstrukturen ablaufenden Vorgänge könnten in der vorliegenden Studie ebenso abgelaufen sein, sind hier jedoch nicht erfasst worden, da Veränderungen der hippokampalen Aktivität im EEG nicht messbar sind. Allerdings gelang es Gais et al. (2007) nicht, von diesen hippokampalen Aktivitätsunterschieden einmal abgesehen, Änderungen der kortikalen Aktivität nachzuweisen. Dafür scheint das Design der vorliegenden Studie überhaupt besser geeignet zu sein, da durch die differenzierte Topographie beim Abruf verbaler bzw. räumlicher Assoziationen ausschließlich expliziter Gedächtnisabruf als Ursache von Aktivierungen in den entsprechenden Arealen in Frage kommt und Verwechslungen mit Stimulus-assoziierten Gehirnaktivitäten ausgeschlossen werden können (Stock et al., 2009). Bei Gais et al. (2007) stellte sich jedoch heraus, dass noch sechs Monate später die Aktivierung im mPFC beim Abruf der Wort-Paare, die vor der Schlaf-Nacht gelernt worden waren, stärker war (im Vergleich zum Abruf der Begriffe, die vor der Wach-Nacht gelernt worden waren), obwohl es in den Verhaltensdaten keine signifikanten Unterschiede gab. Es scheint also in den Stunden nach dem Lernen, die schlafend verbracht wurden, zu lang anhaltenden Veränderungen gekommen zu sein. Durch die initial stärkere Aktivierung des Hippokampus fand vermutlich ein intensiverer Transfer des Gelernten zu kortikalen Arealen statt, der als Langzeiteffekt noch sechs Monate später im fMRI darstellbar war. Andererseits ist es unklar, ob die Strukturen des mPFC als Speicherort für die deklarativen Gedächtnisinhalte angesehen werden können, oder ob sie vielmehr eine kontrollierende Rolle im Abrufprozess übernehmen. Leider gab es eine um mehrere Monate versetzte Abfrage in der vorliegenden Studie nicht, in der Hinweise auf solche Fragen hätten gefunden werden können.

In einer weiteren Studie, die den Einfluss deklarativer und prozeduraler Gedächtnisbildung auf die hippokampale Aktivität während des Schlafes mittels intrazerebraler EEG-Elektroden untersucht (Moroni et al., 2008), ergaben sich überraschenderweise keine Hinweise auf Veränderungen der hippokampalen Aktivität nach Lernen derselben deklarativen Inhalte, wie sie von Gais et al. (2007) benutzt wurden, nämlich assoziierte Wortpaarlisten. Im Gegensatz dazu, nahm der Anteil an Stereo-EEG-Energie (in den niedrigen Frequenzen um 0,5-1 Hz, während des ersten NREM-Schlafzyklus) nach Erlernen einer prozeduralen Aufgabe

(sequenzielle Tastendruckaufgabe) signifikant zu. Es zeigten sich jedoch auch Veränderungen in den Verhaltensdaten des deklarativen Aufgabenbereiches durch signifikante Verbesserung der Abrufleistung nach Schlaf. Die Diskrepanz zwischen Verhaltensdaten und Wirkung der prozeduralen bzw. deklarativen Aufgabe auf die hippokampale Aktivität könnte einerseits auf das Aufgabenmaterial zurückzuführen sein, andererseits auf die anatomischen Strukturen des Hippokampus (Moroni et al., 2008). Eine Verarbeitung von bereits assoziierten Wortpaaren benötigte möglicherweise die integrierende Funktion des Hippokampus nicht mehr, weswegen Aktivitätsänderungen in diesem Bereich ausblieben (s. a. Davachi und Wagner, 2002). Ebenfalls könnten die intracerebralen Elektroden den genauen Ort der Verarbeitung deklarativer Inhalte nicht erfasst haben, wofür bekannte funktionelle Unterschiede sprechen würden, die auf eine differenzielle Verarbeitung des Gelernten im medialen Temporallappen hinweisen (z. B. von implizitem vs. explizitem Lernen, Davachi et al., 2002, oder verbalen vs. räumlichen Gedächtnisinhalten, Parsons et al., 2006). In dieser Studie konnten also ebenfalls keine elektrophysiologischen Korrelate der Verarbeitung deklarativer Gedächtnisinhalte über ein Behaltensintervall, das schlafend verbracht wurde, verfolgt werden, obwohl sich eine signifikante Verbesserung der Anzahl korrekter Antworten in den Verhaltensdaten abbildete (es gab keine Wach-Kontrollgruppe).

4.2.2 Einflüsse impliziten Lernens

Der Einfluss, den der Faktor Bekanntheit auf die LPs nach der Schlaf-Nacht nahm, kam der ursprünglichen Hypothese von Schlaf-induzierter Verminderung der Amplitude der LPs noch am nächsten: es kam zu einer größeren Reduktion der Amplitude der LPs bekannter Foto-Paare nach der Schlaf-Nacht als der unbekannter Foto-Paare. Dieser Effekt war einzig im EEG zu finden und fand keine Korrelation in den Verhaltensdaten (Prozent richtiger Antworten). Da davon ausgegangen wird, dass die Amplitude den Grad der Anstrengung widerspiegelt, der für den expliziten Gedächtnisabruf notwendig ist (s. Rösler et al., 1995b; Khader et al., 2005), bedeutet eine kleinere Amplitude nach Schlaf einen leichteren Abruf, also eine bessere Konsolidierung nach Schlaf für Foto-Paare, die bereits in der sofortigen Abfrage getestet worden waren und dann in der versetzten Abfrage wiederholt wurden.

Im EEG spiegelte sich also eine Veränderung der kortikalen Aktivität in der versetzten Abfrage wider, die von den Foto-Paaren in der sofortigen Abfrage abhängig war. Jedoch fanden sich keine Effekte, die auf Veränderungen im expliziten Abruf der deklarativen Gedächtnisinhalte zurückgeführt werden konnten. Auf psychologischer Ebene lässt sich dies auf zweierlei Art und Weise interpretieren. Zunächst ergibt sich aus der Annahme, dass der Abruf von Gedächtnisinhalten auf zwei verschiedenen Wegen stattfinden kann, nämlich als expliziter Vorgang des Erinnerns (engl.: „recollection“) oder als implizites Erkennen auf Grund von Bekanntheit (engl.: „familiarity“), dass Schlaf explizit gelernte Inhalte stärkt, indem implizit

gelernte Zusammenhänge gefördert werden. Dies ist ein in der Gedächtnisforschung gut untersuchter Mechanismus (z. B. bei Speer und Curran, 2007) und wird auch als „familiarity-gated recollection“ bezeichnet (Kahn et al., 2004). Dies könnte in vorangegangenen Schlaf-Studien eine Rolle gespielt haben. Zum Beispiel vermuteten Schabus et al. (2004), nachdem sie, im Gegensatz zu vorangegangenen Studien (Plihal und Born, 1997; Gais und Born, 2004a) keine unterstützenden Effekte auf assoziative Erinnerung erhalten hatten, dass dies daran liegen könnte, dass im Unterschied zu den Wort-Paaren der anderen Studien die hier benutzten nicht durchweg hoch miteinander assoziiert waren, dass die fördernde Wirkung von Schlaf also vor allem auf die implizite Bekräftigung bereits existierender Strukturen zurückzuführen sein könnte. Als Yordanova et al. (2008) versuchten, den Mechanismus zu erhellen, der in der „number-reduction task“ dazu führt, dass Schlaf Einsichtsgewinnung in die zu Grunde liegende Regel fördert (Wagner et al., 2004), entdeckten sie ähnliche interaktive Effekte durch SWS und zuvor implizit angeeignetes Wissen auf das Erreichen von explizitem Wissen. Wenn Teilnehmer ein implizites Gefühl für die Regelmäßigkeit, die der Sequenz der Antworten zu Grunde lag, erworben hatten, was sich in einer Beschleunigung der Antwortzeiten, besonders derer, die dieser Regelmäßigkeit folgten, spiegelte, führte Schlaf in der ersten Nachthälfte diese Teilnehmer dazu, Einsicht in diese Regelmäßigkeit zu erlangen. Also erleichterte Schlaf implizite Prozessierungsmechanismen, die keiner expliziten Kontrolle unterlagen.

Zum anderen könnte der Einfluss von Schlaf besonders auf die Inhalte wirken, die am kürzesten zuvor verarbeitet worden waren, und nicht davon abhängig sein, welchem Gedächtnissystem diese Inhalte zuzuordnen sind. Daraus ergibt sich ein Vorteil für all jene Informationen, die unabhängig von ihrer Art direkt vor dem Schlafen wiederholt wurden, in diesem Fall den bekannten Foto-Paaren aus der sofortigen Abfrage gegenüber den einzelnen Foto-Assoziationspaaren, die zuletzt in der Lern- und der Übungsphase explizit gelernt worden waren. Allerdings ist bisher nur bekannt, dass der Einfluss der Reihenfolge besonders wichtig für wach verbrachte Behaltensintervalle zwischen sofortiger und versetzter Abfrage ist. Im Schlaf werden die Interferenzen, die durch die in der sofortigen Abfrage verwendeten Paare entstehen, vermindert und dadurch weniger einflussreich auf den Konsolidierungsprozess sein (Brown und Robertson, 2007; Drosopoulos et al., 2007a).

4.3 Schlussfolgerung

Obwohl in dieser Studie keine direkten elektrophysiologischen Korrelate in Form von LPs für eine differenzielle Verarbeitung deklarativer Gedächtnisinhalte im Schlaf als Konsolidierungsintervall zu sprechen scheinen, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, dass keine Konsolidierungsvorgänge stattfanden, da Schlaf vielfältige Einflüsse auf das Gedächtnis nimmt. Zur Beurteilung der Konsolidierungsvorgänge wurden anhand der Verhaltensdaten

4 Diskussion

die Anzahl korrekter Antworten und die Reaktionszeiten bewertet. Andere Mechanismen, wie die Stabilisierung der Gedächtnisinhalte gegenüber Interferenz zu untersuchen, waren nicht Bestandteil dieser Studie. Im EEG ließen sich die kortikalen Aktivitäten beim Gedächtnisabruf durch die Auswertung der langsamen Potenziale analysieren. In subkortikalen Arealen (Hippokampus) ablaufende Vorgänge konnten hingegen nicht erfasst werden. Die Bekanntheit der Foto-Paare aus der ersten Abfrage beeinflusste in der versetzten Abfrage die kortikalen Aktivitäten und führte zu einer generellen Reduktion der Amplituden der LPs nach der Schlaf-Nacht, wenn dieselben Kombinationen abgefragt wurden wie in der sofortigen Abfrage. Dieser Effekt kam der ursprünglichen Hypothese am nächsten, dass Schlaf die Konsolidierung deklarativer Gedächtnisinhalte verbessert und daraufhin ein leichter Gedächtnisabruf möglich ist, der an der Verminderung der Amplituden der LPs erkennbar wird. Die Verarbeitung unterschiedlicher Gedächtnisinhalte in topographisch verschiedenen kortikalen Netzwerken konnte durch die vorliegenden Daten erneut belegt werden. Die LPs erreichten ein Maximum über dem links-frontalen Kortex beim Abruf verbaler Assoziationen und ein Maximum über dem parietalen Kortex beim Abruf räumlicher Assoziationen. Zum Verständnis der Wechselwirkung von Gedächtnissystemen und Konsolidierungsprozessen sind künftig weitere Studien notwendig. In deren Verlauf könnten sich andere Interpretationsmöglichkeiten ergeben, vor deren Hintergrund die Ergebnisse dieser Studie erneut einzuordnen sind.

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie wurden ereigniskorrelierte langsame Potenziale (LPs), die die Möglichkeit bieten, kognitive Prozesse zu erfassen und topographisch zuzuordnen, in zwei aufeinanderfolgenden Sitzungen gemessen, um die Konsolidierung deklarativer Gedächtnisinhalte im Neokortex zu analysieren. Dazu lernten 16 Versuchspersonen jeweils zwei räumliche oder verbale Assoziationen zu Fotos, auf denen ein eindeutig benennbarer Gegenstand abgebildet war. In der Abfragephase wurden zwei Fotos gezeigt und die Versuchspersonen mussten angeben, ob eine gemeinsame Assoziation vorhanden war oder nicht. Dieser Versuchsaufbau wurde aus früheren Studien von Heil et al. (1994) und Rösler et al. (1995a) übernommen und modifiziert. Das Besondere an der vorliegenden Studie war nun, dass ein erster Abruf direkt nach dem Lernen stattfand und ein zweiter Abruf nach 48 Stunden, nachdem die auf die Lernphase folgende Nacht als Konsolidierungsintervall entweder im Schlaf oder im Wachen verbracht wurde. Jede Versuchsperson nahm an beiden Rahmenbedingungen (Schlaf/Wach) teil. In den Abfragephasen wurden LPs von 28 Elektrodenpositionen aufgezeichnet und ausgewertet.

Als Kennzeichen eines leichteren Abrufes der deklarativen Gedächtnisinhalte nach einer durch Schlaf geförderten Konsolidierung sollten sich die Amplituden der LPs vermindern und durch präzisere Topographie, resultierend aus gezielterem Gedächtnisabruf, auszeichnen. Im EEG waren deutlich die topographischen Unterschiede der verbalen und räumlichen Gedächtnisinhalte darstellbar: die Negativierung der LPs erreichte ihr Maximum beim Abruf verbaler Assoziationen über dem linken frontalen Kortex und beim Abruf räumlicher Assoziationen über dem parietalen Kortex. Eine Verminderung der LPs fand sich jedoch nur an - für diese Konsolidierungsaufgabe unspezifischen - Elektroden der Positionen PO3 und PO4 und in Abhängigkeit von der Bekanntheit, wobei eine generelle Reduktion der LPs in der versetzten Abfrage erkennbar war, wenn die abgefragten Foto-Paare in derselben Kombination bereits in der sofortigen Abfrage verwendet worden waren. Eine schärfere Abgrenzung der Topographie trat nicht auf.

Die Ergebnisse dieser Studie deuten demnach nicht auf mittels langsamer EEG-Potenziale messbare Veränderungen des Konsolidierungsprozesses deklarativer Gedächtnisinhalte durch Schlaf nach Lernen im Gegensatz zu einer Wach-Nacht nach Lernen hin.

6 Literaturverzeichnis

- [1] ACHOUR, S. B. ; PASCUAL, O.: Glia: The many ways to modulate synaptic plasticity. In: *Neurochemistry International* – (2010), Epub ahead of print
- [2] ANDERSON, J. R.: Retrieval of Propositional Information from Long-Term Memory. In: *Cognitive Psychology* 6 (1974), S. 451–474
- [3] BABA, A. ; YASUI, T. ; FUJISAWA, S. ; YAMADA, R. X. ; YAMADA, M. K. ; NISHIYAMA, N. ; MATSUKI, N. ; IKEGAYA, Y.: Activity - evoked capacitative Ca²⁺ entry: implications in synaptic plasticity. In: *The Journal of Neuroscience* 23 (2003), S. 7737–7741
- [4] BACKHAUS, J. ; BORN, J. ; HOECKESFELD, R. ; FOKUHL, S. ; HOHAGEN, F. ; JUNGHANNS, K.: Midlife decline in declarative memory consolidation is correlated with a decline in slow wave sleep. In: *Learning and Memory* 14 (2007), S. 336–341
- [5] BANKS, S. ; DINGES, D. F.: Behavioral and physiological consequences of sleep restriction. In: *Journal of Clinical Sleep Medicine* 3 (2007), S. 519–528
- [6] BENSON, K. ; FEINBERG, I.: The beneficial effect of sleep in an extended Jenkins and Dallenbach paradigm. In: *Psychophysiology* 14 (1977), S. 375–384
- [7] BIRBAUMER, N. ; ELBERT, T. ; CANAVAN, A. G. ; ROCKSTROH, B.: Slow potentials of the cerebral cortex and behavior. In: *Physiological Reviews* 70 (1990), S. 1–41
- [8] BIRBAUMER, N. ; SCHMIDT, R. F.: *Biologische Psychologie*. 6. Aufl. Heidelberg : Springer, 2006
- [9] BLISS, T. V. ; COLLINGRIDGE, G. L.: A synaptic model of memory: long-term potentiation in the hippocampus. In: *Nature* 361 (1993), S. 31–39
- [10] BLUMENFELD, R. S. ; RANGANATH, C.: Dorsolateral prefrontal cortex promotes long-term memory formation through its role in working memory organization. In: *The Journal of Neuroscience* 26 (2006), S. 916–925
- [11] BORN, J. ; PLIHAL, W.: Gedächtnisbildung im Schlaf: Die Bedeutung von Schlafstadien und Stresshormonfreisetzung. In: *Psychologische Rundschau* 51 (2000), S. 198–208

- [12] BORN, J. ; RASCH, B. ; GAIS, S.: Sleep to remember. In: *The Neuroscientist* 12 (2006), S. 410–424
- [13] BROWN, R. M. ; ROBERTSON, E. M.: Off-line processing: reciprocal interactions between declarative and procedural memories. In: *The Journal of Neuroscience* 27 (2007), S. 10468–10475
- [14] CARRIER, M. ; PASHLER, H.: The influence of retrieval on retention. In: *Memory and Cognition* 20 (1992), S. 633–642
- [15] CHUA, E. F. ; SCHACTER, D. L. ; SPERLING, R. A.: Neural correlates of metamemory: a comparison of feeling-of-knowing and retrospective confidence judgments. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 21 (2009), S. 1751–1765
- [16] COHEN, D. A. ; PASCUAL-LEONE, A. ; PRESS, D. Z. ; ROBERTSON, E. M.: Off-line learning of motor skill memory: a double dissociation of goal and movement. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102 (2005), S. 18237–18241
- [17] COHEN, N. J. ; SQUIRE, L. R.: Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. In: *Science* 210 (1980), S. 207–210
- [18] COOKE, S. F. ; BLISS, T. V. P.: Plasticity in the human central nervous system. In: *Brain* 129 (2006), S. 1659–1673
- [19] COWAN, N.: The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. In: *Behavioral and Brain Sciences* 24 (2001), S. 87–114
- [20] CURRAN, T.: Effects of attention and confidence on the hypothesized ERP correlates of recollection and familiarity. In: *Neuropsychologia* 42 (2004), S. 1088–1106
- [21] DANG-VU, T. T. ; DESSEILLES, M. ; PEIGNEUX, P. ; MAQUET, P.: A role for sleep in brain plasticity. In: *Pediatric rehabilitation* 9 (2006), S. 98–118
- [22] DAURAT, A. ; TERRIER, P. ; FORET, J. ; TIBERGE, M.: Slow wave sleep and recollection in recognition memory. In: *Consciousness and Cognition* 16 (2007), S. 445–455
- [23] DAVACHI, L. ; MITCHELL, J. P. ; WAGNER, A. D.: Multiple routes to memory: distinct medial temporal lobe processes build item and source memories. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100 (2003), S. 2157–2162
- [24] DAVACHI, L. ; WAGNER, A. D.: Hippocampal contributions to episodic encoding: insights from relational and item-based learning. In: *Journal of Neurophysiology* 88 (2002), S. 982–990

6 Literaturverzeichnis

- [25] DIEKELMANN, S. ; BORN, J.: One memory, two ways to consolidate? In: *Nature Neuroscience* 10 (2007), S. 1085–1086
- [26] DIEKELMANN, S. ; BORN, J.: Slow-wave sleep takes the leading role in memory reorganization. In: *Nature Reviews. Neuroscience* 11 (2010), S. 218
- [27] DROSOPOULOS, S. ; SCHULZE, C. ; FISCHER, S. ; BORN, J.: Sleep's function in the spontaneous recovery and consolidation of memories. In: *Journal of Experimental Psychology: General* 136 (2007a), S. 169–183
- [28] DROSOPOULOS, S. ; WINDAU, E. ; WAGNER, U. ; BORN, J.: Sleep enforces the temporal order in memory. In: *PLoS ONE* 4 (2007b), S. e376
- [29] EBNER, A. ; DEUSCHL, G.: *EEG*. 1. Aufl. Stuttgart : Thieme, 2006
- [30] ELLENBOGEN, J. M. ; HULBERT, J. C. ; STICKGOLD, R. ; DINGES, D. F. ; THOMPSON-SCHILL, S. L.: Interfering with theories of sleep and memory: sleep, declarative memory, and associative interference. In: *Curr Biol* 16 (2006a), S. 1290–1294
- [31] ELLENBOGEN, J. M. ; PAYNE, J. D. ; STICKGOLD, R.: The role of sleep in declarative memory consolidation: passive, permissive, active or none? In: *Current Opinion in Neurobiology* 16 (2006b), S. 716–722
- [32] FENN, K. M. ; NUSBAUM, H. C. ; MARGOLIASH, D. I.: Consolidation during sleep of perceptual learning of spoken language. In: *Nature* 425 (2003), S. 614–616
- [33] FICCA, G. ; SALZARULO, P.: What in sleep is for memory. In: *Sleep and Medicine* 5 (2004), S. 225–230
- [34] FIELDS, R. D.: Myelination: an overlooked mechanism of synaptic plasticity? In: *The Neuroscientist* 11 (2005), S. 528–531
- [35] FISCHER, S. ; NITSCHKE, M. F. ; MELCHERT, U. H. ; ERDMANN, C. ; BORN, J.: Motor memory consolidation in sleep shapes more effective neuronal representations. In: *The Journal of Neuroscience* 25 (2005), S. 11248–11255
- [36] FISCHER, Stefan ; DROSOPOULOS, Spyridon ; TSEN, Jim ; BORN, Jan: Implicit learning – explicit knowing: a role for sleep in memory system interaction. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 18 (2006), S. 311–319
- [37] GAIS, S. ; ALBOUY, G. ; BOLY, M. ; DANG-VU, T. T. ; DARSAUD, A. ; DESSEILLES, M. ; RAUCHS, G. ; SCHABUS, M. ; STERPENICH, V. ; VANDEWALLE, G. ; MAQUET, P. ; PEIGNEUX, P.: Sleep transforms the cerebral trace of declarative memories. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104 (2007), S. 18778–18783
- [38] GAIS, S. ; BORN, J.: Declarative memory consolidation: mechanisms acting during human sleep. In: *Learning and Memory* 11 (2004a), S. 679–685

6 Literaturverzeichnis

- [39] GAIS, S. ; BORN, J.: Low acetylcholine during slow-wave sleep is critical for declarative memory consolidation. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101 (2004b), S. 2140–2144
- [40] GAIS, S. ; HÜLLEMANN, P. ; HALLSCHMID, M. ; BORN, J.: Sleep-dependent surges in growth hormone do not contribute to sleep-dependent memory consolidation. In: *Psychoneuroendocrinology* 31 (2006a), S. 786–791
- [41] GAIS, S. ; LUCAS, B. ; BORN, J.: Sleep after learning aids memory recall. In: *Learning and Memory* 13 (2006b), S. 259–262
- [42] GAIS, S. ; MÖLLE, M. ; HELMS, K. ; BORN, J.: Learning-dependent increases in sleep spindle density. In: *The Journal of Neuroscience* 22 (2002), S. 6830–6834
- [43] GAIS, S. ; PLIHAL, W. ; WAGNER, U. ; BORN, J.: Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills. In: *Nature Neuroscience* 3 (2000), S. 1335–1339
- [44] GAIS, S. ; RASCH, B. ; BORN, J.: Visual-procedural memory consolidation during sleep blocked by glutamatergic receptor antagonists. In: *The Journal of Neuroscience* 28 (2008), S. 5513–5518
- [45] GÜLPINAR, M. A. ; YEGEN, B. C.: The physiology of learning and memory: role of peptides and stress. In: *Current Protein and Peptide Science* 5 (2004), S. 457–473
- [46] GOEDERT, K. M. ; WILLINGHAM, D. B.: Patterns of interference in sequence learning and prism adaptation inconsistent with the consolidation hypothesis. In: *Learning and Memory* 9 (2002), S. 279–292
- [47] HARVEY, J. ; SOLOVYOVA, N. ; IRVING, I.: Leptin and its role in hippocampal synaptic plasticity. In: *Progress in Lipid Research* 45 (2006), S. 369–378
- [48] HAUPTMANN, B. ; REINHART, E. ; BRANDT, S. A. ; KARNI, A.: The predictive value of the leveling off of within session performance for procedural memory consolidation. In: *Cognitive Brain Research* 24 (2005), S. 181–189
- [49] HEIL, M.: *Die Topographie langsamer Gleichspannungspotentiale bei Gedächtnisaktivationsprozessen verbaler und räumlicher Information, Langzeitgedächtnis als Funktion lokalisierter kortikaler Netzwerke*, Marburg, Diss., 1994
- [50] HEIL, M.: The functional significance of ERP effects during mental rotation. In: *Psychophysiology* 39 (2002), S. 535–545
- [51] HEIL, M. ; RÖSLER, F. ; HENNIGHAUSEN, E.: Dynamics of activation in long-term memory: the retrieval of verbal, pictorial, spatial, and color information. In: *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 20 (1994), S. 185–200

- [52] HEIL, M. ; RÖSLER, F. ; HENNIGHAUSEN, E.: Topographically distinct cortical activation in episodic long-term memory: The retrieval of spatial versus verbal information. In: *Memory and Cognition* 24 (1996), S. 777–795
- [53] HEIL, M. ; RÖSLER, F. ; HENNIGHAUSEN, E.: Topography of brain electrical activity dissociates the retrieval of spatial versus verbal information from episodic long-term memory in humans. In: *Neuroscience Letters* 222 (1997), S. 45–48
- [54] HUBER, R. ; GHILARDI, M. F. ; MASSIMINI, M. ; TONONI, G.: Local sleep and learning. In: *Nature* 430 (2004), S. 78–81
- [55] JACKSON, C. ; MCCABE, B. J. ; NICOL, A. U. ; GROUT, A. S. ; BROWN, M. W. ; HORN, G.: Dynamics of a memory trace: effects of sleep on consolidation. In: *Current Biology* 18 (2008), S. 393–400
- [56] JENKINS, J. G. ; DALLENBACH, K. ..: Obliviscence during sleep and waking. In: *The American Journal of Psychology* 35 (1924), S. 605–612
- [57] KAHN, I. ; DAVACHI, L. ; WAGNER, A. D.: Functional-neuroanatomic correlates of recollection: implications for models of recognition memory. In: *The Journal of Neuroscience* 24 (2004), S. 4172–4180
- [58] KALIA, M.: Neurobiology of sleep. In: *Metabolism* 55 (2006), S. 2–6
- [59] KHADER, P. ; HEIL, M. ; RÖSLER, F.: Material specific long-term memory representations of faces and spatial positions: evidence from slow event-related brain potentials. In: *Neuropsychologia* 43 (2005), S. 2109–2124
- [60] KHADER, P. ; KNOTH, K. ; BURKE, M. ; RANGANATH, C. ; BIEN, S. ; RÖSLER, F.: Topography and dynamics of associative long-term memory retrieval in humans. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 19 (2007a), S. 493–512
- [61] KHADER, P. ; RANGANATH, C. ; SEEMÜLLER, A. ; RÖSLER, F.: Working memory maintenance contributes to long-term memory formation: evidence from slow event-related brain potentials. In: *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience* 7 (2007b), S. 212–224
- [62] KIMURA, R. ; MATSUKI, N.: Protein kinase CK2 modulates synaptic NMDA receptors and synaptic plasticity in the hippocampus. In: *The Journal of Physiology* 586 (2008), S. 3195–3206
- [63] KLINKE, R. ; SILBERNAGEL, S.: *Lehrbuch der Physiologie*. 4. Aufl. Stuttgart : Thieme, 2001

6 Literaturverzeichnis

- [64] LAHL, O. ; WISPEL, C. ; WILLIGENS, B. ; PIETROWSKY, R.: An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance. In: *Journal of Sleep Research* 17 (2008), S. 3–10
- [65] LANG, S. ; KANNGIESER, N. ; JASKOWSKI, P. ; HAIDER, H. ; ROSE, M. ; VERLEGER, R.: Precursors of insight in event-related brain potentials. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 18 (2006), S. 2152–2166
- [66] LOGAN, G.: Repetition priming and automaticity: common underlying mechanisms? In: *Cognitive Psychology* 22 (1990), S. 1–35
- [67] LOWITZSCH, K. ; MAURER, K. ; HOPF, H. C. ; TACKMANN, W. ; CLAUS, D.: *Evozierte Potentiale bei Erwachsenen und Kindern*. 2. Aufl. Stuttgart : Thieme, 1993
- [68] MAQUET, P.: The role of sleep in learning and memory. In: *Science* 294 (2001), S.1048-1052
- [69] MARKOWITSCH, H.-J.: *Dem Gedächtnis auf der Spur. Vom Erinnern und Vergessen*. 1. Aufl. Darmstadt : Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2002
- [70] MARSHALL, L. ; HELGADÓTTIR, H. ; MÖLLE, M. ; BORN, J.: Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory. In: *Nature* 444 (2006), S. 610–613
- [71] MÖLLE, M. ; ESCHENKO, O. ; GAIS, S. ; SARA, S. J. ; BORN, J.: The influence of learning on sleep slow oscillations and associated spindles and ripples in humans and rats. In: *European Journal of Neuroscience* 29 (2009), S. 1071–1081
- [72] MORONI, F. ; NOBILI, L. ; CURCIO, G. ; CARLI, F. D. ; TEMPESTA, D. ; MARZANO, C. ; GENNARO, L. D. ; MAI, Ro. ; FRANCIONE, S. ; RUSSO, G. L. ; FERRARA, M.: Procedural learning and sleep hippocampal low frequencies in humans. In: *NeuroImage* 42 (2008), S. 911–918
- [73] OLSON, E. J. ; DRAGE, L. A. ; AUGER, R. R.: Sleep deprivation, physician performance, and patient safety. In: *Chest* 136 (2009), S. 1389–1396
- [74] PALLER, K A. ; VOSS, J. L.: Memory reactivation and consolidation during sleep. In: *Learning and Memory* 11 (2004), S. 664–670
- [75] PARSONS, M. W. ; HAUT, M. W. ; LEMIEUX, S. K. ; MORAN, M. T. ; LEACH, S. G.: Anterior medial temporal lobe activation during encoding of words: fMRI methods to optimize sensitivity. In: *Brain and Cognition* 60 (2006), S. 253–261
- [76] PEIGNEUX, P. ; LAUREYS, S. ; FUCHS, S. ; COLLETTE, F. ; PERRIN, F. ; REGGERS, J. ; PHILLIPS, C. ; DEGUELDRE, C. ; FIORE, G. D. ; AERTS, J. ; LUXEN, A. ; MAQUET, P.: Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep? In: *Neuron* 44 (2004), S. 535–545

6 Literaturverzeichnis

- [77] PETHES, N. ; RUCHATZ, J.: *Gedächtnis und Erinnerung: Ein interdisziplinäres Lexikon*. 1. Aufl. Reinbek bei Hamburg : Rowohlt's Enzyklopädie, 2001
- [78] PLIHAL, W. ; BORN, J.: Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 9 (1997), S. 534–547
- [79] RASCH, B. ; BÜCHEL, C. ; GAIS, S. ; BORN, J.: Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation. In: *Science* 315 (2007a), S. 1426–1429
- [80] RASCH, B. ; BORN, J.: Maintaining memories by reactivation. In: *Current Opinion in Neurobiology* 17 (2007), S. 698–703
- [81] RASCH, B. ; DODT, C. ; MÖLLE, M. ; BORN, J.: Sleep-stage-specific regulation of plasma catecholamine concentration. In: *Psychoneuroendocrinology* 32 (2007b), S. 884–891
- [82] RECHTSCHAFFEN, A. ; KALES, A.: A manual of standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages of human subjects. In: *N.I.H. Publication, Maryland* 204 (1968)
- [83] ROEDIGER, H. L. ; KARPICKE, J. D.: Test-enhanced learning: taking memory tests improves long-term retention. In: *Psychological Science* 17 (2006), S. 249–255
- [84] RÖSLER, F. ; HEIL, M. ; GLOWALLA, U.: Monitoring retrieval from long-term memory by slow event-related brain potentials. In: *Psychophysiology* 30 (1993), S. 170–182
- [85] RÖSLER, F. ; HEIL, M. ; HENNIGHAUSEN, E.: Distinct cortical activation patterns during long-term memory retrieval of verbal, spatial and color information. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 7 (1995a), S. 51–65
- [86] RÖSLER, F. ; HEIL, M. ; HENNIGHAUSEN, E.: Exploring memory functions by means of brain electrical topography: a review. In: *Brain Topography* 7 (1995b), S. 301–313
- [87] RÖSLER, F. ; HEIL, M. ; RÖDER, B.: Slow negative brain potentials as reflections of specific modular resources of cognition. In: *Biological Psychology* 45 (1997), S. 109–141
- [88] RUGG, M. D. ; MARK, R. E. ; WALLA, P. ; SCHLOERSCHIEDT, A. M. ; BIRCH, C. S. ; ALLAN, K.: Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. In: *Nature* 392 (1998), S. 595–598
- [89] SARA, S. J. ; HARS, B.: In memory of consolidation. In: *Learning and Memory* 13 (2006), S. 515–521
- [90] SCHABUS, M. ; GRUBER, G. ; PARAPATICS, S. ; SAUTER, C. ; KLÖSCH, G. ; ANDERER, P. ; KLIMESCH, W. ; SALETU, B. ; ZEITLHOFER, J.: Sleep spindles and their significance for declarative memory consolidation. In: *Sleep* 27 (2004), S. 1479–1485

6 Literaturverzeichnis

- [91] SCHANDRY, R.: *Biologische Psychologie*. 1. Aufl. Weinheim : Beltz PVU, 2003
- [92] SCHERMER, F. J.: *Lernen und Gedächtnis*. 4. Aufl. Stuttgart : Kohlhammer, 2006 (Band 10)
- [93] SCHMIDT, R. F. ; THEWS, G. ; LANG, F.: *Physiologie des Menschen*. 28. Aufl. Berlin : Springer, 2000
- [94] SPEER, N. K. ; CURRAN, T.: ERP correlates of familiarity and recollection processes in visual associative recognition. In: *Brain Research* 1174 (2007), S. 97–109
- [95] SQUIRE, L. R. ; ZOLA, S. M.: Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93 (1996), S. 13515–13522
- [96] STICKGOLD, R.: Sleep: the ebb and flow of memory consolidation. In: *Current Biology* 18 (2008), S. R423–R425
- [97] STICKGOLD, R.: How do I remember? Let me count the ways. In: *Sleep Medicine Reviews* 13 (2009), S. 305–308
- [98] STOCK, O. ; RÖDER, B. ; BURKE, M. ; BIEN, S. ; RÖSLER, F.: Cortical activation patterns during long-term memory retrieval of visually or haptically encoded objects and locations. In: *Journal of Cognitive Neuroscience* 21 (2009), S. 58–82
- [99] TAMBINI, A. ; KETZ, N. ; DAVACHI, L.: Enhanced brain correlations during rest are related to memory for recent experiences. In: *Neuron* 65 (2010), S. 280–290
- [100] TUCKER, M. A. ; FISHBEIN, W.: Enhancement of declarative memory performance following a daytime nap is contingent on strength of initial task acquisition. In: *Sleep* 31 (2008), S. 197–203
- [101] TUCKER, M. A. ; HIROTA, Y. ; WAMSLEY, E. J. ; LAU, H. ; CHAKLADER, A. ; FISHBEIN, W.: A daytime nap containing solely non-REM sleep enhances declarative but not procedural memory. In: *Neurobiology of Learning and Memory* 86 (2006), S. 241–247
- [102] WAGNER, U. ; BORN, J.: Memory consolidation during sleep: interactive effects of sleep stages and HPA regulation. In: *Stress* 11 (2008), S. 28–41
- [103] WAGNER, U. ; GAIS, S. ; HAIDER, H. ; VERLEGER, R. ; BORN, J.: Sleep inspires insight. In: *Nature* 427 (2004), S. 352–355
- [104] WALKER, M. P. ; BRAKEFIELD, T. ; HOBSON, J. A. ; STICKGOLD, R.: Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. In: *Nature* 425 (2003), S. 616–620

6 Literaturverzeichnis

- [105] WALKER, M. P. ; STICKGOLD, R.: Overnight alchemy: sleep-dependent memory evolution. In: *Nature Reviews. Neuroscience*. 11 (2010), S. 218
- [106] WIJERS, A. A. ; OTTEN, L. J. ; FEENSTRA, S. ; MULDER, G. ; MULDER, L. J.: Brain potentials during selective attention, memory search, and mental rotation. In: *Psychophysiology* 26 (1989), S. 452–467
- [107] YONELINAS, A. P.: Components of episodic memory: the contribution of recollection and familiarity. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Science* 356 (2001), S. 1363–1374
- [108] YORDANOVA, J. ; KOLEV, V. ; VERLEGER, R. ; BATAGHVA, Z. ; BORN, J. ; WAGNER, U.: Shifting from implicit to explicit knowledge: Different roles of early- and late-night sleep. In: *Learning and Memory* 15 (2008), S. 508–515

7 Anhang

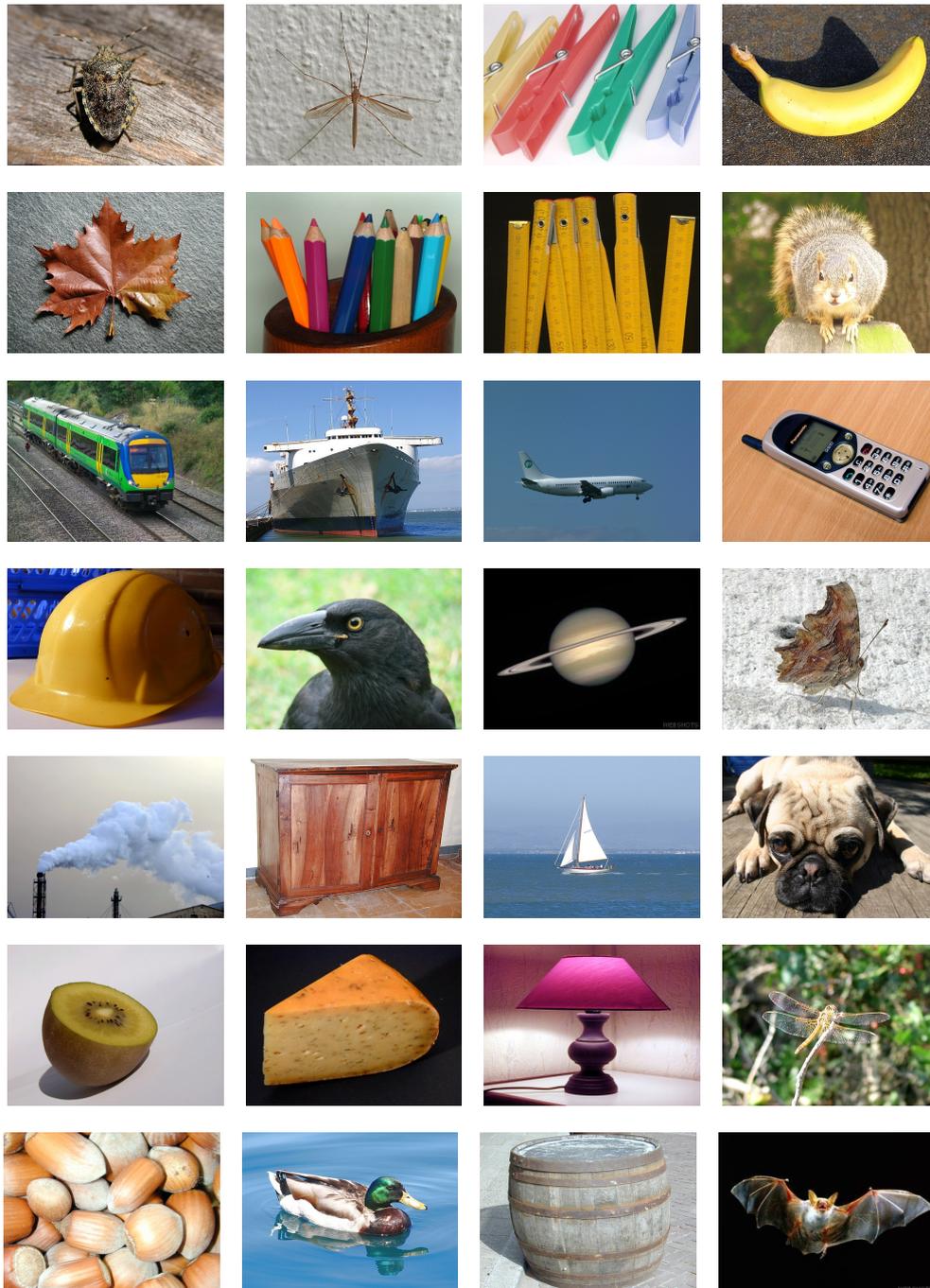


Abbildung 18: Foto-Material 1, Text s. Abbildung 19.

7 Anhang

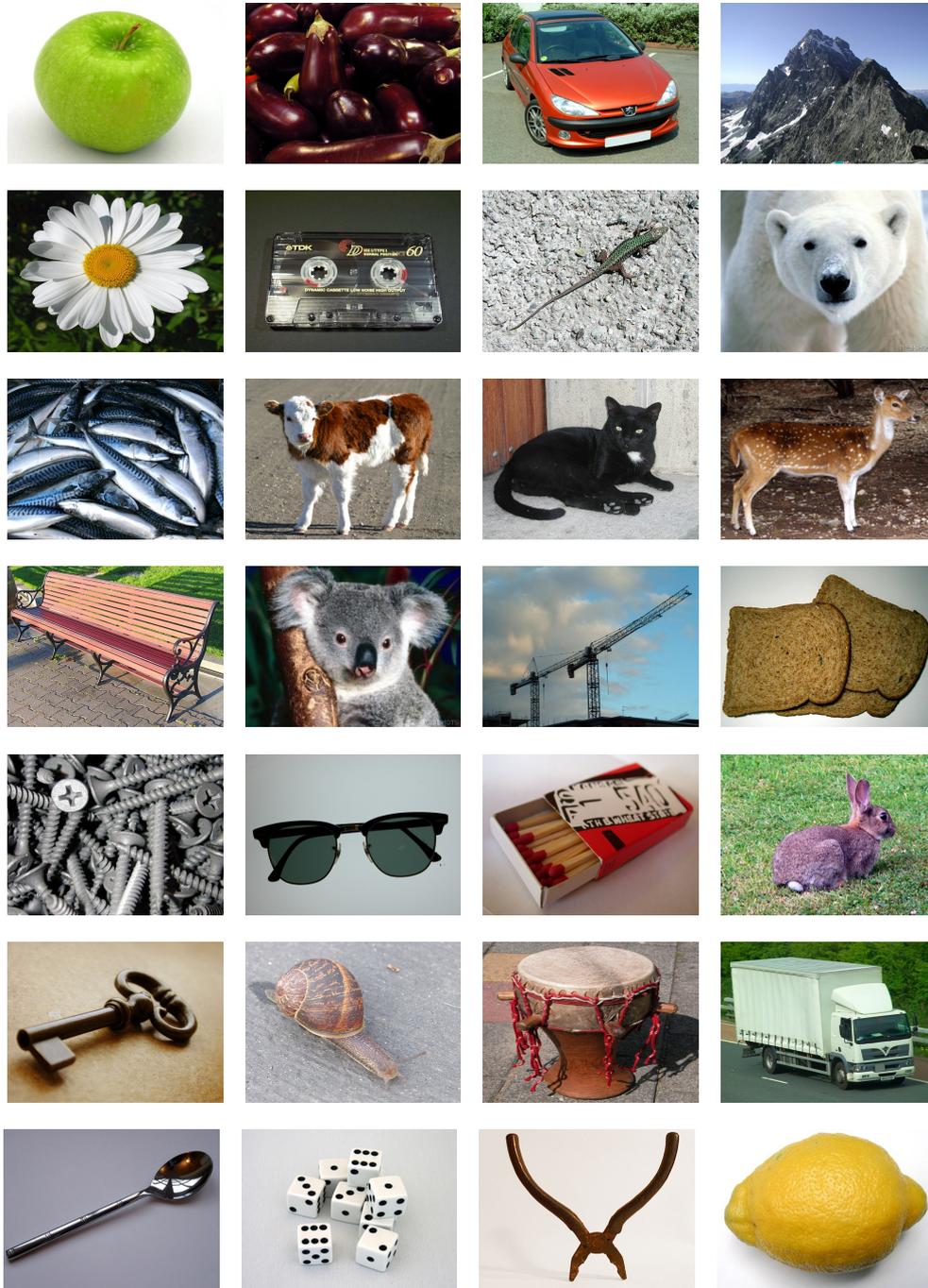


Abbildung 19: Foto-Material 2. Zu jedem dieser 56 Fotos (Material 1+2) lernten die Vpn zwei räumliche oder verbale Assoziationen auswendig. Ein Set wurde in der ersten Rahmenbedingung verwendet, das andere in der zweiten. Die Reihenfolge, in der die beiden Sets verwendet wurden, und ihre Zuordnung zur Wach- bzw. Schlafbedingung variierten.

7 Anhang

Abschluss-Fragebogen (Experiment MH)

Code: _____

Datum: _____

Wie beurteilen Sie das jetzt zu Ende gehende Experiment (insgesamt, also über alle Sitzungen)?

interessant	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
anregend	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
anstrengend	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
langweilig	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
ermüdend	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
motivierend	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
langwierig	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
schwierig	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
unterhaltsam	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
aktivierend	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									
belastend	gar nicht	<input type="radio"/>	sehr									

Wie schwierig bzw. belastend fanden Sie die Aufgaben am Computer insgesamt?

gar nicht schwierig	<input type="radio"/>	sehr schwierig								
gar nicht belastend	<input type="radio"/>	sehrbelastend								

Bei einer Teilgruppe von Probanden in diesem Experiment bestanden die Bilderpaare in der zweiten (langen) Abfragesitzung nach zwei Tagen zur Hälfte aus solchen Bildpaaren, die auch schon in der ersten (kurzen) Abfrage am Ende der Lernphase gezeigt wurden. Meinen Sie, dass Sie zu dieser Probandengruppe gezählt haben, oder nicht?

- Ja
- Nein

Wie sicher sind Sie sich bei dieser Antwort?

gar nicht sicher	<input type="radio"/>	sehr sicher								
------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-------------

In den Abfragephasen hatten Sie für jedes Bilderpaar 9 Sekunden Zeit, um sich zu entscheiden, ob die beiden gezeigten Bilder ein gelerntes Element (Wort oder Matrixfeld) gemeinsam hatten oder nicht. Eine Verlängerung der vorgegebenen Entscheidungszeit würde die Gesamtdauer der Abfragesitzungen verlängern, aber Sie hätten weniger Zeitdruck pro Bilderpaar, um sich zu entscheiden. Eine Verkürzung der vorgegebenen Entscheidungszeit würde die Gesamtdauer der Abfragesitzungen reduzieren, aber Sie hätten mehr Zeitdruck pro Bilderpaar, um sich zu entscheiden.

Wie oft war es beim Bearbeiten der Bilderpaare in der Abfragephase der Fall, dass Sie die vorgegebene Entscheidungszeit als zu lang empfanden, d.h. dass Sie bei einem Bilderpaar die Antwort so früh gedrückt haben, dass Sie Restzeit, in der das Bilderpaar noch auf dem Bildschirm zu sehen blieb, als unnötige Wartezeit empfanden?

war nie der Fall	<input type="radio"/>	war immer der Fall							
------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	--------------------

Wie oft war es beim Bearbeiten der Bilderpaare in der Abfragephase der Fall, dass Sie die vorgegebene Entscheidungszeit als zu kurz empfanden, d.h. dass Sie sich bei einem Bilderpaar eine längere Entscheidungszeit gewünscht hätten?

war nie der Fall	<input type="radio"/>	war immer der Fall							
------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	--------------------

Wie beurteilen Sie insgesamt aus Ihrer Erfahrung als Versuchsperson in diesem Experiment die vorgegebene Entscheidungszeit pro Bilderpaar in der Abfragephase?

- Die vorgegebene Entscheidungszeit pro Bilderpaar war **genau richtig**
- Die vorgegebene Entscheidungszeit pro Bilderpaar sollte **länger** sein
- Die vorgegebene Entscheidungszeit pro Bilderpaar sollte **kürzer** sein

Haben Sie in den jeweils zwei Tagen zwischen der Lernsitzung und der Abfragesitzung zwischenzeitlich an die Bilder/Wörter aus dem Lernexperiment gedacht? Wenn ja: Wie oft, wann und wie lange? Welcher Art waren die Gedanken?

(Bitte Angaben getrennt für die Schlaf- und die Wachbedingung – ggf. Rückseite mitbenutzen):

Abbildung 21: Abschlussfragebogen, auszufüllen am Ende aller vier Abfragesitzungen.

Danksagung

Zum Abschluss möchte ich mich bei allen Menschen bedanken, die mich bei meiner Arbeit unterstützt haben.

Ich danke Herrn Prof. Dr. Detlef Kömpf für die Bereitstellung der Räumlichkeiten und der Gerätschaften.

Bei Herrn Dr. Ullrich Wagner möchte ich mich für die Einführung und Unterstützung in der Versuchsphase sowie bei Frau Prof. Dr. Juliana Yordanova und Herrn Prof. Vasil Kolev für die Hilfe bei der Auswertung des Datensatzes bedanken.

Vielen Dank allen Probanden, die sich bereit erklärt haben, an diesem Versuch teilzunehmen und mir eine zügige Durchführung des experimentellen Teils erlaubten.

Ein sehr herzlicher Dank gilt meinen Eltern und Geschwistern, die mit aufmunternden Worten alle auf ihre persönliche Weise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Rolf Verleger für die Überlassung des Themas. Er brachte mir viel Geduld entgegen und stand mir bei Fragen jederzeit mit wertvollen Anregungen und konstruktiver Kritik zur Seite und hat mich in vielen Gesprächen zielsicher begleitet.

Lübeck, im April 2010

Lebenslauf

Name Janna Ludwig
Geburtsdatum 2. Mai 1983
Geburtsort Bielefeld

Staatsangehörigkeit deutsch
Familienstand ledig

Schulbildung August 1989 - Juli 1993 Hasselbach-Grundschule Detmold
August 1993 - Juni 2002 Stadtgymnasium Detmold
Schulabschluss Juni 2002 Allgemeine Hochschulreife

Ausbildung Oktober 2002 - Februar 2003 Ausbildung zur Rettungssanitäterin

Studium April 2003 - März 2005 Studium der Humanmedizin
an der Georg-August-Universität Göttingen
März 2005 Ärztliche Vorprüfung
April 2005 - November 2009 Studium der Humanmedizin
an der Universität zu Lübeck
in dieser Zeit:
2005 - 2008 Famulaturen in den Fachbereichen Psychiatrie,
Pulmonologie, Unfallchirurgie, Dermatologie
Auslandsfamulatur: Pädiatrie (Sunderby sjukhus, Schweden)
September 2007 - März 2008 Studium der Humanmedizin
an der Université de Caen Basse-Normandie, Frankreich;
August 2008 - Juli 2009 Praktisches Jahr mit Wahlfach Pädiatrie

Studienabschluss November 2009 Zweiter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung

Dissertation Beginn 2006 an der Universität zu Lübeck, Klinik für Neurologie
Mai - August 2006 Durchführung des experimentellen Teils
April 2010 Fertigstellung

Lübeck, im April 2010

Publikation

Rolf Verleger, Janna Ludwig, Vasil Kolev, Juliana Yordanova and Ullrich Wagner:
Sleep effects on slow-brain-potential reflections of associative learning.
Biological Psychology. Volume 86, Issue 3, March 2011, Pages 219-229