

Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts
und Signaturen von deklarativem Gedächtnis
im Elektroenzephalogramm

Annedore Pawlizki



München 2012

Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts und Signaturen von deklarativem Gedächtnis im Elektroenzephalogramm

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der Philosophie
an der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von

Annedore Pawlizki

aus

München

Referent: PD Dr. Steffen Gais

Korreferent: Prof. Dr. Hermann Müller

Tag der mündlichen Prüfung: 11.02.2013

Inhaltsverzeichnis

0	Zusammenfassung.....	ix
1	Allgemeine Einleitung.....	1
1.1	Schlaf	3
1.1.1	Funktion des Schlafs.....	3
1.1.2	Schlafarchitektur	4
1.1.3	Schlafstadien	6
1.2	Gedächtnis	9
1.2.1	Gedächtnisprozesse	9
1.2.2	Konsolidierung von Gedächtnis	10
1.2.3	Gedächtniskategorien	12
1.2.4	Auswirkungen von Noradrenalin auf die Enkodierung	15
1.3	Schlaf und Gedächtnis	16
1.3.1	Geschichte des deklarativen Schlafeffekts	16
1.3.2	Einwände bzgl. der ersten Schlafstudien	17
1.3.3	Das optimale Schlafdesign	18
2	Aktueller Stand der Literatur	21
2.1	Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf	23
2.2	Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts.....	27

2.2.1	Lernmaterial.....	28
2.2.2	Lern- und Abrufart.....	31
2.2.3	Versuchsdesign	33
2.2.4	Schlaf.....	33
2.2.5	Eigenschaften der Probanden	34
3	Experimentelle Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts.....	37
3.1	Einleitung.....	39
3.2	Methoden	47
3.3	Ergebnisse	60
3.4	Diskussion	77
4	Auswirkung von Erregung während des Lernens auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf	83
4.1	Einleitung.....	85
4.2	Methoden	90
4.3	Ergebnisse	99
4.4	Diskussion	108

5 Semantifizierung im Schlaf.....	115
5.1 Einleitung.....	117
5.2 Methoden	121
5.3 Ergebnisse	128
5.4 Diskussion	134
6 Frühe frontale und okzipito-temporale Komponenten sind prädiktiv für Quellengedächtnis.....	137
6.1 Einleitung.....	139
6.2 Methoden	143
6.3 Ergebnisse	148
6.4 Diskussion	152
7 Zusammenfassende Diskussion	159
8 Referenzen	167
9 Danksagung.....	202
10 Lebenslauf	203

Abkürzungsverzeichnis

EEG: Elektroenzephalogramm

EfSQG: Effekt für späteres Quellengedächtnis

EKG: Elektrokardiogramm

EKP: Ereigniskorreliertes Potential

EMG: Elektromyogramm

EOG: Elektrookulogramm

FK: Frontaler Kortex

fMRT: Funktionelle Magnetresonanz Tomographie

LGT-3: Lern- und Gedächtnistest

MTL: Medialer Temporallappen

NA: Noradrenalin

NREM: ohne schnelle Augenbewegungen („Non Rapid Eye Movement“), bezeichnet

Schlafstadium 1 bis 4

PVT: Psychomotor Vigilanz Test

QG: Quellengedächtnis

REM: schnelle Augenbewegungen („Rapid Eye Movement“)

SQG: späteres Quellengedächtnis

SWS: Schlaf mit langsamen Wellen („Slow Wave Sleep“), bezeichnet Schlafstadium

3 und 4, bzw. den Tiefschlaf

0 Zusammenfassung

Seit knapp 90 Jahren ist die förderliche Wirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von Gedächtnis bekannt (Jenkins & Dallenbach, 1924). Im prozeduralen Gedächtnis bewirkt Schlaf konsistente, gedächtnisfördernde Prozesse (siehe Diekelmann & Born, 2010; Diekelmann, Wilhelm, & Born, 2008; Stickgold, 2005; Walker & Stickgold, 2004 ; 2006 für Literaturübersichten). Im deklarativen Gedächtnis sind die Ergebnisse von Studien, die die förderliche Funktion von Schlaf untersuchen, jedoch gemischt (siehe Stickgold, 2005; Walker & Stickgold, 2004 für Literaturübersichten): einige Studien finden eine bessere Gedächtnisleistung nach einer Schlaf- im Vergleich zu einer Wachphase, einen sogenannten „Schlafeffekt“ (z. B. Ellenbogen, Hulbert, Jiang, & Stickgold, 2009; Gais, Lucas, & Born, 2006; Lau, Tucker, & Fishbein, 2010; Plihal & Born, 1997), wohingegen andere Studien keinen Unterschied in der Gedächtnisleistung zwischen einer Schlaf- und einer Wachbedingung feststellen können (z. B. Backhaus & Junghanns, 2006; Kopasz, Loessl, Valerius, et al., 2010; Rauchs et al., 2008; Voderholzer et al., 2011). Schlaf ist also nicht unter allen Umständen förderlich für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis (siehe Conte & Ficca, 2012; Diekelmann, et al., 2008 für Literaturübersichten).

Die vorliegende Arbeit untersuchte daher zunächst die genaueren Umstände, unter denen Schlaf eine förderliche Funktion in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt: Die Auswirkung von unterschiedlichen Typen von deklativem Gedächtnis, sowie der Einfluss von Erregung während des Lernens von deklativem Material wurden untersucht. Des Weiteren wurde getestet, ob unterschiedliche Abrufarten dafür entscheidend sind, ob sich ein deklativer Schlafeffekt zeigt. Es zeigte sich ein globaler, deklativer Schlafeffekt, jedoch keine Bevorzugung der hier getesteten, unterschiedlichen Typen von deklativem Gedächtnis, sowie der unterschiedlichen Abrufarten. Erregung während des Lernens hatte auch keine

Auswirkung auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf. Des Weiteren, wurde die Rolle des Schlafs, die er in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt, anhand einer zusätzlichen interferenz-reduzierten Wachkontrollbedingung, untersucht. In Einklang mit der aktuellen Literatur, welche eine Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf postuliert (siehe O'Neill, Pleydell-Bouverie, Dupret, & Csicsvari, 2010 für eine Literaturübersicht), sprechen die Ergebnisse dieser Arbeit für eine aktive Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis. Bisher wurden Reaktivierungen von neuronalen Netzwerken im Schlaf in Studien, die ihre Probanden mit funktioneller Bildgebung (Bergmann, Molle, Diedrichs, Born, & Siebner, 2012) und Positronen-Emissions-Tomographie (Maquet et al., 2000; Peigneux et al., 2004; Peigneux et al., 2003) untersucht haben, gefunden. Bislang hat jedoch keine Studie Reaktivierungen von Gedächtnis im Schlaf im Elektroenzephalogramm (EEG) nachgewiesen. Um Reaktivierungen von Gedächtnis im Schlaf zu finden, werden jedoch zunächst genaue Signaturen von Gedächtnis während der vorangegangenen Lernphase benötigt. Während des Lernens einer Bild-Orts-Assoziationsaufgabe wurden spezifische ereigniskorrelierte Potentiale (EKPs) in frontalen und okzipito-temporalen Regionen für die spätere Wiedererinnerung des assoziierten Ortes gefunden.

Ein viel diskutiertes Thema in der Schlafforschung ist die Frage, welche Komponenten im Schlaf wichtig für die Konsolidierung von Gedächtnis sind (siehe Conte & Ficca, 2012 für eine Literaturübersicht). Sowohl unterschiedliche Schlafdesigns als auch verschiedene Lernparadigmen erschweren jedoch die Vergleichbarkeit der Studien. Daher wurde die Makro - und Mikrostruktur im Schlaf, welche für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis wichtig sein könnte, in einer größeren Stichprobe mit dem gleichen Test, sowie im gleichen Schlafdesign untersucht. In Einklang mit der aktuellen Literatur (Gais, Molle, Helms, & Born, 2002;

Genzel, Dresler, Wehrle, Grözinger, & Steiger, 2009; Wilhelm et al., 2011) wurden Schlafspindeln im „Non Rapid Eye Movement“ (NREM) Schlaf mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis in Zusammenhang gebracht.

Des Weiteren wurde untersucht, ob Schlaf auch eine Rolle in der Umwandlung von zunächst episodischen zu neuen, semantischen Gedächtnisinhalten, der sogenannten Semantifizierung, spielt. Aus den Daten dieser Arbeit ging jedoch keine verstärkte Semantifizierung im Schlaf im Vergleich zu einer Wachphase hervor.

1 Allgemeine Einleitung

1.1 Schlaf

1.1.1 Funktion des Schlafs

Laut Schlafforscher Jürgen Zulley macht zu wenig Schlaf „krank, dumm und dick“ (Locke, 2010). Die Funktion von Schlaf gehört zu den meist diskutiertesten und umstrittensten Themen der Wissenschaft. Fakt ist, dass alle Säugetiere, Vögel und Reptilien schlafen, wenn auch mit unterschiedlicher Schlafdauer. Fledermäuse schlafen 20 Stunden, Giraffen jedoch nur drei Stunden am Tag. Wir Menschen verbringen ein Drittel unseres Lebens im Schlaf (Siegel, 2005).

„Zu wenig Schlaf macht krank...“ (Locke, 2010): Ungenügend Schlaf, sowie schlechte Schlafqualität sind Risikofaktoren für die Entstehung von Entzündungskrankheiten, wie Störungen des Immunsystems (siehe Faraut, Boudjeltia, Vanhamme, & Kerkhofs, 2012; Imeri & Opp, 2009 für Literaturübersichten), Herz-Kreislauferkrankungen (siehe Faraut, et al., 2012 für eine Literaturübersicht; Mullington, Haack, Toth, Serrador, & Meier-Ewert, 2009), als auch Stoffwechselerkrankungen (siehe Knutson, Spiegel, Penev, & Van Cauter, 2007 für eine Literaturübersicht; Van Cauter, Spiegel, Tasali, & Leproult, 2008).

„Zu wenig Schlaf macht ...dumm...“ (Locke, 2010): Schlafdeprivation bewirkt Leistungseinbußen in diversen kognitiven Domänen, wie in der Aufmerksamkeit (Dinges et al., 1994; Joo, Yoon, Koo, Kim, & Hong, 2012; H. P. Van Dongen, Maislin, Mullington, & Dinges, 2003), im Arbeits- (Joo, et al., 2012; Mu et al., 2005; Smith, McEvoy, & Gevins, 2002), sowie im Langzeitgedächtnis (Drummond et al., 2000; Harrison, Horne, & Rothwell, 2000). Aber auch visuelle-motorische (De Gennaro, Ferrara, Curcio, & Bertini, 2001; Forest & Godbout, 2000) und verbale Funktionen (McCarthy & Waters, 1997; Monk & Carrier, 1997), als auch Entscheidungsprozesse

(Harrison & Horne, 1999; Killgore, Balkin, & Wesensten, 2006) sind durch Schlafdeprivation beeinträchtigt.

„Zu wenig Schlaf macht ... dick“ (Locke, 2010): Chronischer Schlafentzug spielt in der Entstehung von Fettleibigkeit (Gangwisch, Malaspina, Boden-Albala, & Heymsfield, 2005; Taheri, 2006; Taheri, Lin, Austin, Young, & Mignot, 2004), sowie von Typ-2-Diabetes (Spiegel, Knutson, Leproult, Tasali, & Van Cauter, 2005; Yaggi, Araujo, & McKinlay, 2006) eine Rolle.

Generell bleibt zu sagen, dass unser Organismus während des Schlafs weniger Energie benötigt (Berger & Phillips, 1995). Schlaf ist jedoch keinesfalls ein Stadium der Inaktivität, denn unser Gehirn ist in einem sehr aktiven Zustand: Der Energieumsatz im Gehirn ist nur im Tiefschlaf, welcher 20% des gesamten Schlafs ausmacht, geringer als im Wachzustand (siehe Madsen & Vorstrup, 1991 für eine Literaturübersicht). Schlaf hat multiple Funktionen. Anstatt zu untersuchen, welche Folgen zu wenig Schlaf hat, können wir uns auch ansehen, was passiert, wenn wir schlafen. Im Schlaf finden beispielsweise Erholungsprozesse statt, in denen Energiereserven wieder aufgefüllt (siehe Benington & Heller, 1995 für eine Literaturüberischt), sowie Zellgewebe wiederhergestellt werden (siehe Adam & Oswald, 1977 für eine Literaturübersicht). Im Schlaf finden auch Prozesse statt, die förderlich für die Konsolidierung von Gedächtnis sind (siehe Born & Wilhelm, 2012; Diekelmann & Born, 2010; Maquet, 2001; Tononi & Cirelli, 2006; Walker & Stickgold, 2006 für Literaturübersichten). Die Umstände der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf sollen in vorliegender Arbeit genauer untersucht werden.

1.1.2 Schlafarchitektur

Seit knapp 80 Jahren (Loomis, Harvey, & Hobart, 1935) ist bekannt, dass Schlaf kein homogener Zustand ist, sondern anhand von EEG-Ableitungen in verschiedene

Schlaftiefen eingeteilt werden kann. 1953 entdeckten Aserinsky und Kleitman (1953) den „Rapid Eye Movement“ (REM) Schlaf und 1957 erkannten Dement und Kleitman (1957), dass Schlaf anhand polysomnographischer¹ Ableitungen in sich wiederholende Zyklen eingeteilt werden kann. Daraufhin entwarfen Rechtschaffen und Kales (1968) ein standardisiertes Klassifikationssystem, in dem sie die gesamte Schlafphase in sechs verschiedene Stadien unterteilten: in eine Wachphase, in den NREM-Schlaf 1 bis 4 und in den REM-Schlaf.

Normalerweise beginnen gesunde Schläfer den Schlaf mit Schafstadium 1, gefolgt von tieferen Schlafstadien wie Schafstadium 2, 3, und 4 des NREM-Schlafs; sie kommen dann wieder in Schafstadium 3 und 2 des NREM-Schlafs zurück und beenden einen Schafzyklus mit einer REM-Schlafphase. Ein solcher Schafzyklus, bestehend aus NREM- und REM-Schlaf, dauert zwischen 90 und 120 Minuten und wird je nach Schafdauer vier bis sechs Mal in der Nacht wiederholt. Die Schwerpunkt der Schafzyklen verändert sich im Laufe der Nacht: während die erste Nachthälfte v. a. von den Schafstadien 3 und 4 dominiert wird, findet verstärkt REM-Schlaf in der zweiten Nachthälfte statt (siehe Abbildung 1). Den größten Anteil des Schlafs verbringen wir Menschen in Schafstadium 2 mit 50 bis 60% unserer Gesamtschafdauer, gefolgt von REM-Schlaf mit 20 bis 25% und Schafstadien 3 und 4 mit 15 bis 20% und Schafstadium 1 mit 5% der Gesamtschafdauer (Saletu, 2001). Wird tagsüber geschlafen, dominieren REM-Schlafphasen v. a. in den frühen Morgenstunden (Endo et al., 1981).

¹ Die Polysomnographie stellt eine Untersuchungsmethode des Schlafs dar, welche in einem Schlaflabor durchgeführt wird. Die Gehirnströme, der Herzrhythmus, der Sauerstoffgehalt des Blutes, der Atemfluss, die Muskelanspannung, sowie die Bein- und Augenbewegungen werden während der ganzen Nacht aufgezeichnet. Aus diesen Aufzeichnungen kann ein individuelles Schafprofil erstellt werden, das z. B. eine genaue Diagnose von Schafstörungen ermöglicht.

Schlafstadium

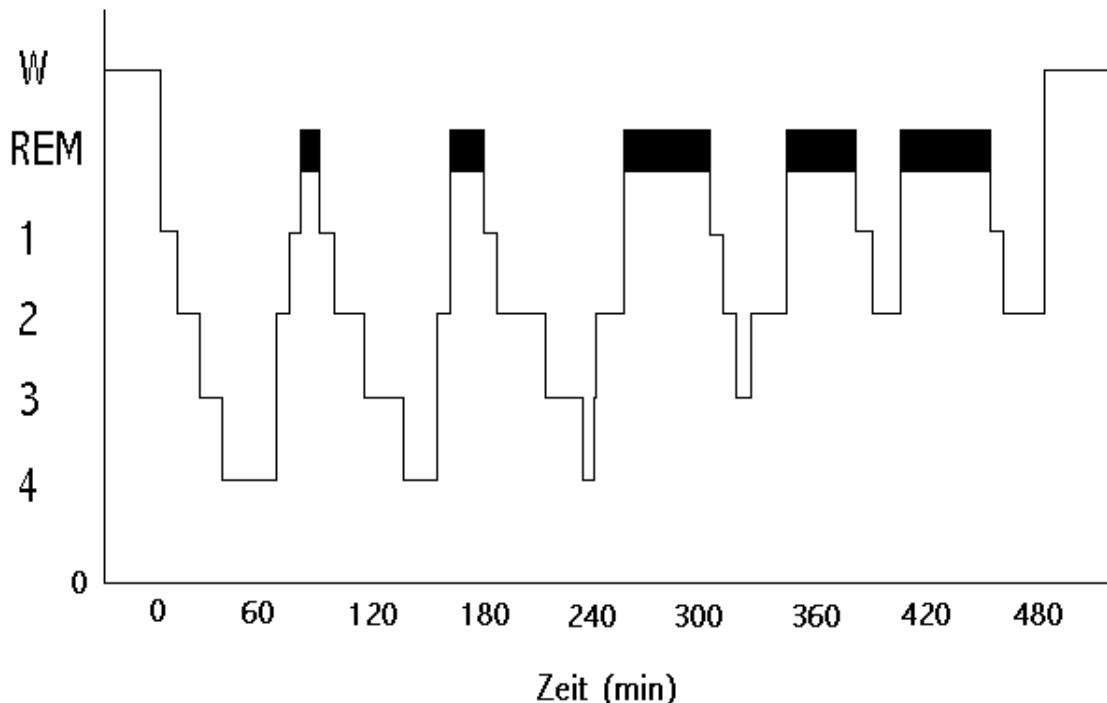


Abbildung 1. Klassische Abfolge der verschiedenen Schlafstadien im Verlauf des nächtlichen Schlafs mit 8 stündiger Dauer, dargestellt als Hypnogramm. W: Wach, REM: „Rapid-Eye-Movement-Schlaf“, 1-4: Schlafstadium 1-4 (Reproduktion mit Erlaubnis von U. Wagner, 2004; S.17).

1.1.3 Schlafstadien

Die verschiedenen Schlafstadien werden normalerweise in Epochen mit einer Dauer von 30 Sekunden anhand des EEGs, des Elektrookulogramms (EOG) und des Elektromyogramms (EMG) klassifiziert. Folgende Kriterien werden von Rechtschaffen und Kales (1968) für die Klassifikation vorgegeben.

Schlafstadium 1

Sobald ein Proband schlaftrig wird, kommt er zunächst in Schlafstadium 1. Schlafstadium 1 ist gekennzeichnet durch (i) eine Verlangsamung des EEGs mit einem Alpha-Anteil von weniger als 50%, (ii) rollende Augenbewegungen und (iii) eine Muskelaktivität, die niedriger als in einer Wachphase ist.

Schlafstadium 2

Schlafstadium 2 beschreibt den eigentlichen Schlafbeginn und ist durch K-Komplexe und Schlafspindeln gekennzeichnet. K-Komplexe beschreiben Wellen mit einer steilen negativen Auslenkung, an welche direkt eine positive Komponente anschließt. Sie haben eine Mindestdauer von 0.5 Sekunden. Schlafspindeln weisen eine Frequenz von 12 bis 14 Herz (Hz) auf, sind spindelförmig und dauern zwischen 0.5 und 3 Sekunden. Sie entspringen dem Nucelus Reticularis des Thalamus und werden durch thalamo-kortikale Netzwerke generiert (Steriade, McCormick, & Sejnowski, 1993). Sie treten auch im Tiefschlaf auf. Hier kommen sie vor allem in den Hochphasen der Deltawellen² (Molle, Marshall, Gais, & Born, 2002), sowie zeitgleich mit den hippocampalen „sharp-wave ripples“³ (Siapas & Wilson, 1998), vor. Sejnowski und Destexhe (2000) nehmen an, dass Schlafspindeln den intrazellulären Ca²⁺ Einstrom fördern, welcher in der Folge eine Stärkung von Synapsen und somit eine Festigung von Gedächtnis bewirkt. Gais, Molle, Helms und Born (2002) zeigten, dass die Spindeldichte in Schlafstadium 2 nach dem Lernen einer deklarativen Wortpaaraufgabe im Vergleich zu einer Kontrollaufgabe erhöht war, sowie mit der absoluten Anzahl der wiedererinnerten Worte vor und nach dem Schlaf korrelierte. Schabus et al. (2004) wiesen in einer Folgestudie darauf hin, dass der Anstieg der Schlafspindelaktivität in Schlafstadium 2 nach dem Lernen einer deklarativen Wortpaaraufgabe im Vergleich zu einer Kontrollaufgabe positiv mit der Veränderung der wiedererinnerten Worte von vor zu nach dem Schlaf korreliert.

² Deltawellen haben eine Frequenz von 0.5 bis 4 Hz, mit einer Amplitude von mindestens 75 µV und einer Dauer von mindestens 0.5 Sekunden

³ Hippokampale „sharp-wave-ripples“ sind hochfrequente Oszillationen zwischen 100 und 300 Hz, welche in der CA3 Region im Hippokampus generiert werden. Sie erscheinen im Tiefschlaf, sowie im Wachzustand während einer Ruephase (Buzsaki, 1989). Es wird angenommen, dass die „sharp-wave-ripples“ kausal für die Konsolidierung von hippocampalem-deklarativen Gedächtnis in Tieren (Ego-Stengel & Wilson, 2010; Girardeau, Benchenane, Wiener, Buzsaki, & Zugaro, 2009), als auch für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis in Menschen (Axmacher, Elger, & Fell, 2008) sind.

Schlafstadium 3 & 4, Tiefschlaf

Schlafstadium 3 beinhaltet mindestens 20% Deltawellen. Deltawellen haben eine Frequenz von 0.5 bis 4 Hz, mit einer Amplitude von mindestens 75 µV und einer Dauer von mindestens 0.5 Sekunden. Schlafstadium 4 hingegen beinhaltet mindestens 50% Deltawellen. Borbely (1982) zeigte in seinem „Zwei-Prozesse“-Modell, dass der Tiefschlafdruck einer Nacht, der sogenannte Prozess S, asymptotisch mit der vorangegangenen Wachheitszeit ansteigt, und im Tiefschlaf wiederum exponentiell abfällt. Kurzum, je länger wir tagsüber wach sind, desto mehr Tiefschlaf gibt es in der folgenden Nacht. Tononi und Cirelli (2006) greifen das Konzept von Borbely (1982) von der restaurierenden Tiefschlafhomöostase auf und modifizieren es in eine synaptische Tiefschlafhomöostase, die sogenannte „synaptic homeostasis“-Theorie. Sie nehmen an, dass Tiefschlaf eine Rolle in der Regulation der synaptischen Stärke im Gehirn spielt. Tagsüber, während wir neue Dinge erfahren, werden Synapsen ausgebildet bzw. verstärkt, wodurch eine sogenannte „Langzeit-Potenzierung“ stattfindet. In der Folge kommt es u. a. zu einem höheren neuronalen Energieverbrauch. Während des Tiefschlafs werden die synaptischen Stärken wieder reduziert, so dass starke Synapsen wieder schwächer werden und schwache Synapsen sogar wieder komplett verschwinden, wodurch es zu einer sogenannten „Langzeit-Depression“ und somit in Zukunft zu einem geringeren neuronalen Energieverbrauch kommt. Tononi und Cirelli (2006) beschreiben diesen Prozess als „synaptic downscaling“. Allgemein gilt das Prinzip, je höher die synaptische Stärke, die tagsüber erworben wird, desto höher der Tiefschlafdruck in der darauffolgenden Nacht. Huber, Ghilardi, Massimini und Tonini (2004) zeigten, dass die Tiefschlafaktivität mit zellulären Lernprozessen in Zusammenhang gebracht werden kann. In ihrem Experiment nahm die Tiefschlafaktivität nach dem Lernen explizit über den gleichen Hirngebieten zu, die für das Lernen wichtig waren. Des

Weiteren konnte die erhöhte lokale Tiefschlafaktivität mit einer verbesserten Gedächtnisleistung nach dem Schlaf in Zusammenhang gebracht werden. Marshall, Helgadottir, Molle und Born (2006) zeigten zudem, dass die Induktion von Tiefschlaf mit einer transkranialen Gleichstromstimulation zu einer besseren Leistung in deklarativem Gedächtnis führt. Im Tiefschlaf soll durch einen sogenannten hippocampo-neokortikalen Dialog⁴ eine Stabilisierung, sowie eine Integration von neu erworbenen Gedächtnisspuren in neokortikale Netzwerke stattfinden (siehe Born, 2010; Marshall & Born, 2007 für Literaturübersichten). Eine aktuelle Debatte wird um die synaptischen Mechanismen, welche für die Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf förderlich sind, ausgetragen: Während Diekelmann, Born und Wagner (2010) von einer aktiven Verstärkung von Synapsen ausgehen, postulieren Tononi und Cirelli (2006) in ihrer „synaptic homeostasis“-Theorie ein synaptisches „downscaling“.

REM-Schlaf

REM-Schlaf ist gekennzeichnet durch (i) sakkadische Augenbewegungen, (ii) eine niedrige Muskelanspannung und (iii) vorwiegend 2 bis 7 Hz EEG-Aktivität.

Sowohl die Schlafspindeln (Gais, et al., 2002; Schabus, et al., 2004) als auch die Tiefschlafaktivität (Huber, et al., 2004; Marshall, et al., 2006; Marshall, Molle, Hallschmid, & Born, 2004) scheinen erfolgsversprechende Marker für die Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf zu sein.

1.2 Gedächtnis

1.2.1 Gedächtnisprozesse

So wie Schlaf als kein homogener Zustand angesehen werden kann, so kann auch Gedächtnis nicht als einheitliches Konstrukt gefasst werden. Gedächtnis besteht aus

⁴ Für eine genauere Beschreibung des hippocampo-neokortikalen Dialogs siehe *2.1 Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf*

drei fundamentalen Prozessen, der Enkodierung, der Konsolidierung und dem Abruf. Die Enkodierung bezieht sich auf den Lernprozess, in dem neue Information aufgenommen wird und sich eine neue Gedächtnisspur bildet. Die Konsolidierung beschreibt Prozesse, die nach der Enkodierung stattfinden und dazu dienen, die anfänglich labile Gedächtnisspur zu festigen bzw. zu transformieren. Transformieren bezieht sich einerseits auf die Integration der neuen Gedächtnisspur in bereits bestehende neokortikale Netzwerke, andererseits auf den Aufbau von neuen, neokortikalen Netzwerken, als auch auf einen möglichen Transfer von Gedächtnis. Der Abruf beinhaltet den Zugriff auf die Gedächtnisspur und somit auf die abgespeicherte Information (siehe Born, Rasch, & Gais, 2006 für eine Literaturübersicht).

1.2.2 Konsolidierung von Gedächtnis

Da sich der Schwerpunkt dieser Arbeit größtenteils mit dem Schlaf beschäftigt, welcher für die Konsolidierung von Gedächtnis förderlich ist (siehe Diekelmann & Born, 2010; Walker & Stickgold, 2006 für Literaturübersichten), soll die Konsolidierungsphase nochmals detaillierter beschrieben werden. Die Konsolidierung wurde erstmals durch Müller und Pilzecker (1900) beschrieben, welche in ihren Experimenten mit sinnlosen Silben erkannten, dass neue Information nachdem sie gelernt wurde, erst einige Zeit braucht, d. h. konsolidiert werden muss, damit sie vor Verfall und dem negativen Einfluss von nachfolgend Gelerntem auf das Behalten von zuvor gelerntem Material, der sogenannten „retroaktiven Interferenz“ (Wixted, 2004), geschützt ist. Die meist verwendeten Konzepte von Konsolidierung sind die synaptische und die systemische Konsolidierung. Die synaptische Konsolidierung beschreibt die Festigung von Gedächtnisrepräsentationen auf synaptischer Ebene und geschieht innerhalb weniger Minuten oder Stunden nach dem Lernen von neuer Information. Die systemische Konsolidierung hingegen

beschreibt eine Reorganisation von neuronalen Repräsentationen in verschiedenen neuronalen Netzwerken, welche Monate oder Jahre dauern kann (siehe Dudai, 2012 für eine Literaturübersicht).

Ein weitgehend anerkanntes Modell stellt die systemische Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis als hippocampo-neokortikalen Dialog (McClelland, McNaughton, & O'Reilly, 1995) dar: Neue Information wird anfänglich im Hippokampus gespeichert und geht mit der Zeit in den Neokortex über. Der Hippokampus dient demnach nur als Zwischenspeicher, welcher neue Information schnell aufnehmen kann, jedoch eine limitierte Speicherkapazität aufweist. Der Neokortex hingegen dient als Endspeicherplatz und hat nahezu einen unlimitierten Gedächtnisspeicher, nimmt Information jedoch langsamer auf als der Hippokampus. Damit neue Informationen des Hippokampus in bereits bestehende Netzwerke des Neokortex integriert werden können, müssen Episoden in einem hippocampo-neokortikalen Dialog oft genug wiederholt werden. Durch dieses zwei-Speicher-System kann eine sogenannte „katastrophale Interferenz“ verhindert werden. Eine katastrophale Interferenz würde dann auftreten, wenn eine neu gelernte Information wie z. B. „Pinguine können nicht fliegen“ bereits abgespeicherte Wissen, wie „Pinguine sind Vögel“ und „Vögel können fliegen“, zerstört.

Neuere Tier- und Humanstudien postulieren, dass Gedächtnis nicht in der ursprünglich erworbenen Form konsolidiert, sondern mit der Zeit dekontextualisiert wird (Cairney, Durrant, Musgrave, & Lewis, 2011; Winocur, Moscovitch, & Sekeres, 2007). Ob eine Transformation von Gedächtnis im Sinne einer Semantisierung von episodischen Gedächtnisinhalten bevorzugt im Schlaf stattfindet, ist ein Thema der vorliegenden Arbeit.

1.2.3 Gedächtniskategorien

Menschliches Langzeitgedächtnis wurde in verschiedene Klassifikationsschemata gebracht. Das Bekannteste beschreibt die Unterteilung von Langzeitgedächtnis in deklaratives und nondeklaratives Gedächtnis (Schacter & Tulving, 1994; Squire & Zola, 1996): Deklaratives Gedächtnis basierend auf dem medialen Temporallappen (MTL)⁵, wird als bewusst abrufbares Gedächtnis beschrieben und lässt sich wiederum in episodisches und semantisches Gedächtnis unterteilen. Episodisches Gedächtnis bezieht sich auf die autobiographische Erinnerung für Ereignisse aus der eigenen Vergangenheit, wie z. B. Erinnerungen an den ersten Schultag und semantisches Gedächtnis beschreibt generelles Faktenwissen, welches in der Vergangenheit erworben wurde, jedoch nicht an spezifische Ereignisse aus der eigenen Vergangenheit gebunden ist, wie z. B. das Wissen, dass Paris die Hauptstadt von Frankreich ist (Tulving, 1972). Nondeklaratives Gedächtnis, welches nicht auf dem MTL basiert, beschreibt eine heterogene Zusammenstellung von nicht bewusst gelerntem und abrufbarem Gedächtnis und kann in prozedurales Gedächtnis, Priming, klassisches Konditionieren und nichtassoziatives Lernen unterteilt werden. Prozedurales Gedächtnis basiert auf den Basalganglien und beschreibt automatisierte Handlungsabläufe und Fertigkeiten, wie z. B. Autofahren und Klavierspielen. Priming, welches auf dem Neokortex basiert, bezeichnet die Beeinflussung der Verarbeitung eines Reizes durch einen vorangegangenen Reiz. Der Begriff „klassische Konditionierung“ stammt aus der Lerntheorie Pavlovs (1927). Klassisches Konditionieren basiert auf der Amygdala und dem Kleinhirn und beschreibt den Prozess, dass einem natürlichen Reflex durch Lernen ein neuer Reflex hinzugefügt werden kann. Nichtassoziatives Lernen basiert auf den

⁵ Der MTL besteht aus dem Hippokampus, dem parahippokampalen, dem perirhinalen und dem entorhinalen Kortex (Squire, Stark, & Clark, 2004). Die meisten Studien beziehen sich jedoch vor allem auf den Hippokampus in Zusammenhang mit dem episodischen Gedächtnis.

Reflexbahnen und bezieht sich auf die Habituation, sowie die Sensibilisierung (siehe Abbildung 2). Aktuelle Studien kritisieren jedoch diese Art der Klassifizierung von Langzeitgedächtnissystemen in bewusst gelerntes und abgerufenes deklaratives Gedächtnis, welches hippocampusabhängig ist, und nicht bewusst gelerntes und abgerufenes nondeklaratives Gedächtnis, welches hippocampusunabhängig ist (Henke, 2010). Henke (2010) zeigte, dass der Hippokampus auch in schnellem assoziativen Lernen ohne Bewusstsein aktiviert sein kann. Sie schlägt daher eine neue Unterteilung der Gedächtnissysteme anhand von Verarbeitungsprozessen, wie (i) schnelles und langsames Lernen, (ii) assoziatives und einfaches Item-Lernen, sowie (iii) flexibles und rigides Lernen mit assoziierten Gedächtnisregionen, vor (siehe Abbildung 3).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich ausschließlich mit dem deklarativen Gedächtnis. Einerseits werden die genaueren Umstände, unter denen Schlaf eine förderliche Wirkung auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis ausübt, untersucht, andererseits sollen spezifische Marker von deklarativem Gedächtnis während des Lernens im EEG gefunden werden, welche als Indikator für eine Reaktivierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf dienen können.

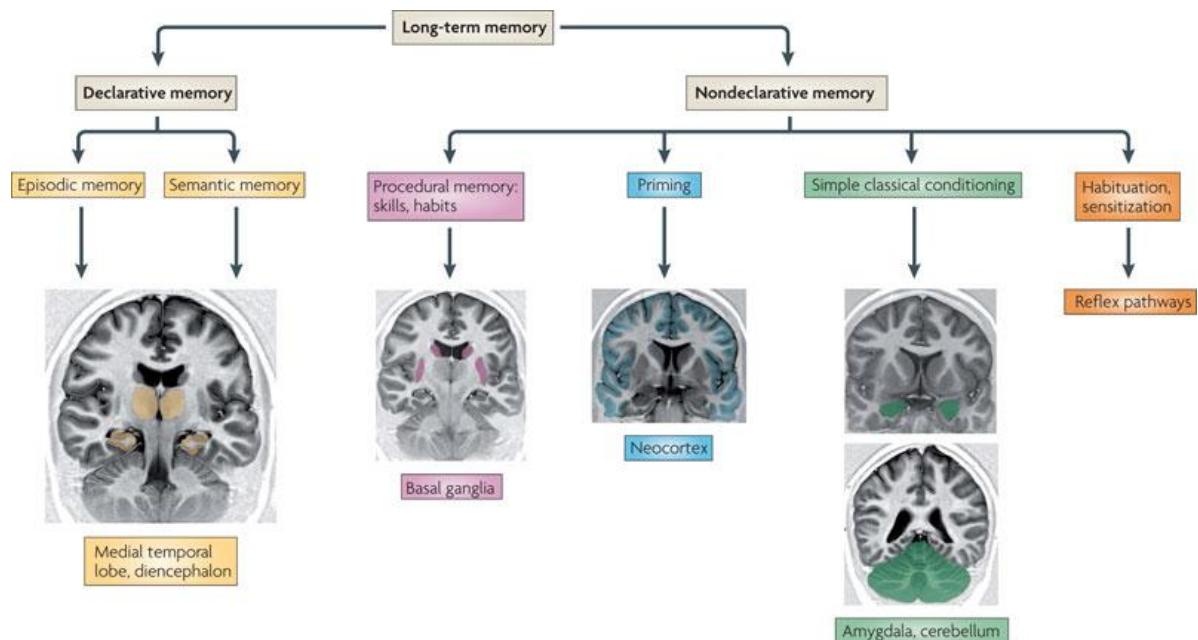


Abbildung 2. Klassisches Modell von Squire und Zola (1996). Schematische Darstellung der Untergliederung des Langzeitgedächtnisses nach der bewussten Abrufbarkeit mit den korrespondierenden Gehirnregionen (Reproduktion mit Erlaubnis von Nature Reviews Neuroscience; Henke, 2010).

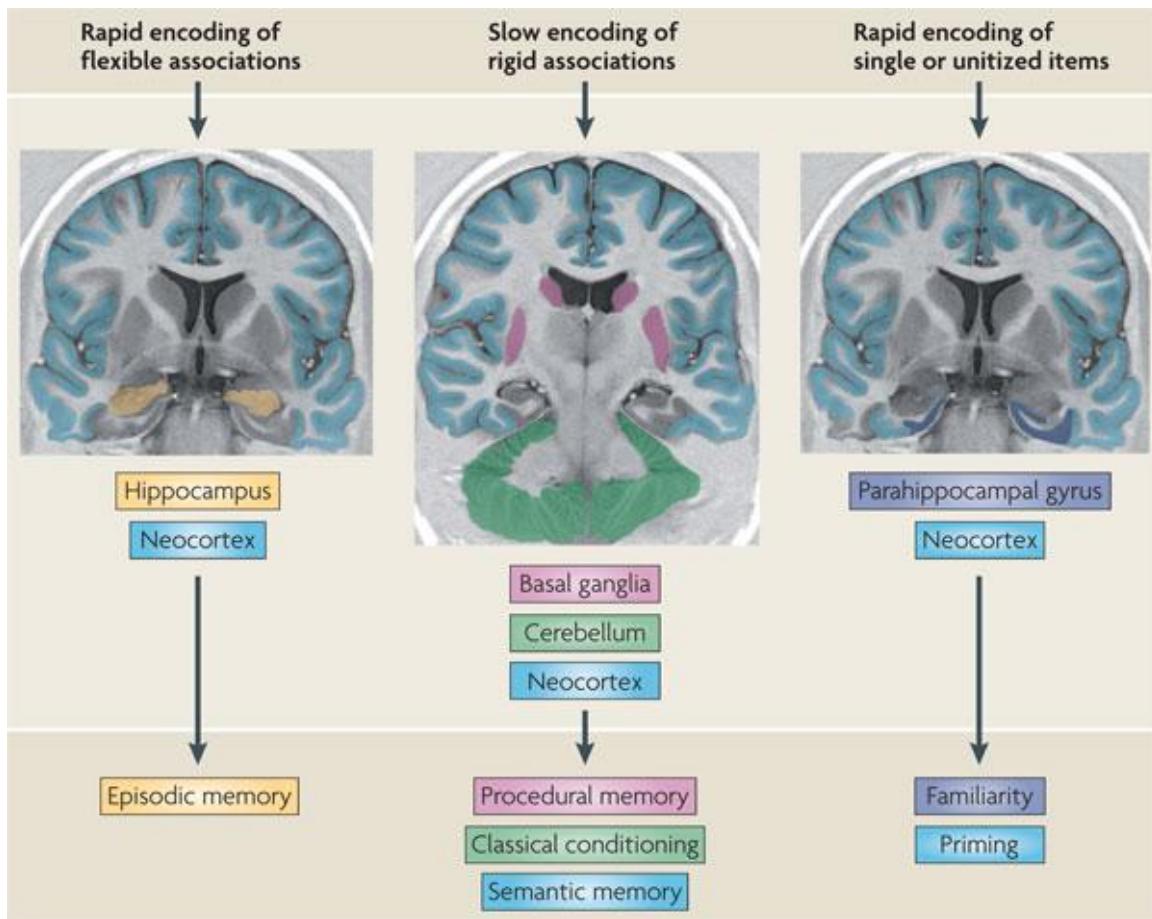


Abbildung 3. Neues Gedächtnismodell von Henke (2010). Schematische Darstellung der Untergliederung des Langzeitgedächtnisses nach Verarbeitungsprozessen mit den korrespondierenden Gehirnregionen (Reproduktion mit Erlaubnis von Nature Reviews Neuroscience; Henke, 2010).

1.2.4 Auswirkungen von Noradrenalin auf die Enkodierung

Deklaratives Gedächtnis kann durch Hormone und Neurotransmitter beeinflusst werden (siehe McGaugh & Roozendaal, 2002 für eine Literaturübersicht). Werden z. B. die Rezeptoren des Neurotransmitters Noradrenalin (NA) während der Enkodierung von emotionalen Stimuli blockiert, führt dies zu einer schlechteren Wiedergabeleistung dieser emotionalen Stimuli (Cahill, Prins, Weber, & McGaugh, 1994; Van Stegeren et al., 2005). Andererseits führt die Erhöhung von NA während des Lernens zu einer besseren Wiedergabeleistung von emotionalen Stimuli.

(O'Carroll, Drysdale, Cahill, Shajahan, & Ebmeier, 1999; Soeter & Kindt, 2011). Bisher ist unklar, ob eine erhöhte NA Ausschüttung während des Lernens auch zu einer besseren Konsolidierung im Schlaf führt. Möglicherweise wird durch die erhöhte NA Ausschüttung während des Lernens die Gedächtnisspur von besonders wichtigem Lernmaterial markiert, wodurch die Wahrscheinlichkeit der Wiederholung genau dieser Gedächtnisspur im Schlaf ansteigen könnte (siehe Conte & Ficca, 2012 für eine Literaturübersicht). Der Einfluss von NA während des Lernens auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf wird in vorliegender Arbeit untersucht.

1.3 **Schlaf und Gedächtnis**

1.3.1 **Geschichte des deklarativen Schlafeffekts**

Vor fast 130 Jahren war bereits in den Daten von Ebbinghaus (1885) zu erkennen, dass Probanden, die, nachdem sie etwas gelernt haben, schlafen, im Vergleich zu Probanden, die nach dem Lernen wach sind, bessere Gedächtnisleistungen erzielen. Erstmals systematisch untersucht wurde dieser Tatbestand allerdings erst 50 Jahre später von Jenkins und Dallenbach (1924): Sie ließen Probanden Listen von unsinnigen Silben entweder am Morgen oder am Abend lernen und fragten sie diese entweder nach einer, nach zwei, nach vier oder nach acht Stunden wieder ab. Die Probanden, die am Morgen gelernt haben, waren nach dem Lernen wach, die Probanden, die am Abend gelernt haben, haben nach dem Lernen geschlafen. Sie fanden heraus, dass die Probanden, die nach dem Lernen geschlafen haben, im Vergleich zu den Probanden, die nach dem Lernen wach waren, generell bessere Gedächtnisleistungen erzielt haben. Darüber hinaus entdeckten sie, dass die Wiedergabeleistung in den Probanden, die zwei, vier oder acht Stunden geschlafen haben, sich nicht voneinander unterschied, wohingegen die Wiedergabeleistung in

den Probanden, die wach waren, über die Zeit ein kontinuierliches Vergessen beschrieb. Sie schlussfolgerten daraus, dass die gedächtnisfördernde Wirkung von Schlaf auf der fehlenden sensorischen Interferenz während des Schlafs beruht und damit passiv ist. Jenkins und Dallenbach (1924) untersuchten in ihrer Studie zwar nur zwei Probanden, da ihre Ergebnisse aber mit dem gleichen (Benson & Feinberg, 1975; Van Ormer, 1932), sowie mit anderem Studienmaterial (gepaarte assoziative Adjektivlisten; Lovatt & Warr, 1968; Inhalte einer Kurzgeschichte; Newman, 1939) in einer größeren Probandenanzahl in leicht abgewandelten Studiendesigns repliziert werden konnte, wurde ihren Ergebnissen besondere Bedeutung zugemessen. Nichtsdestotrotz gab es auch Studien (Graves, 1937; Richardson & Gough, 1963), die die Ergebnisse von Jenkins und Dallenbach (1924) nicht replizieren konnten.

1.3.2 Einwände bzgl. der ersten Schlafstudien

Die Ergebnisse von Jenkins und Dallenbach (1924) könnten jedoch auch durch die zirkadiane Rhythmus erklärbar werden, so dass z. B. am Morgen generell bessere Gedächtnisleistungen erzielt werden können, als am Abend. Nesca und Koulack (1994) erweiterten daher das Design von Jenkins und Dallenbach (1924) um eine zusätzliche Gruppe, welche auch am Abend lernte, aber nach dem Lernen wach blieb. Sie testeten in diesen drei Gruppen den Abruf allerdings nur einmalig nach acht Stunden. Sie replizierten zunächst die Ergebnisse von Jenkins und Dallenbach (1924) - auch ihre Probanden, die nach dem Lernen geschlafen hatten, zeigten bessere Gedächtnisleistungen als die Probanden, die nach dem Lernen wach waren. Jedoch fanden sie keine Unterschiede in der Gedächtnisleistung zwischen den Probanden, die am Abend lernten und danach schliefen, und der neu eingeführten Gruppe, welche auch am Abend lernte, jedoch danach wach war. Sie schlussfolgerten daraus, dass der Schlafeffekt teilweise auch durch zirkadiane Effekte erklärt werden könnte. Auch andere Studien fanden einen Zusammenhang

zwischen der Tageszeit und der Gedächtnisleistung (Baddeley, Hatter, Scott, & Snashall, 1970; Blake, 1967; Blatter & Cajochen, 2007; Hockey, Davies, & Gray, 1972; Schmidt, Collette, Cajochen, & Peigneux, 2007). Hockey, Davies und Gray (1972) entdeckten, dass die beste Wiedergabeleistung am frühen Morgen erbracht wird, wenn die Körpertemperatur ihren Tiefpunkt erreicht.

Ein weiterer Kritikpunkt dieser ersten Studien, welche den Einfluss von Schlaf auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis untersuchten (Benson & Feinberg, 1975; Jenkins & Dallenbach, 1924; Lovatt & Warr, 1968; Newman, 1939; Van Ormer, 1932), war, dass nur in der Wachbedingung dem Lernen eine Schlafphase vorausging. Grosvenor und Lack (1984) zeigten, dass Schlaf einen negativen Einfluss auf eine nachfolgende Lernphase ausübt. Die Ergebnisse von Hockey et al. (1972) und Grosvenor und Lack (1984) mögen zunächst widersprüchlich klingen, jedoch beziehen sie sich auf unterschiedliche Prozesse von Gedächtnis: Während sich Hockey et al. (1972) auf den Abruf bezieht, beschreiben Grosvenor und Lack (1984) die Enkodierung.

1.3.3 Das optimale Schlafdesign

Um den zirkadianen Einfluss auf die Gedächtnisleistung ausschließen zu können wurden Schlafdeprivationsdesigns (Idzikowski, 1984) und sogenannte „Halbe-Nacht-Prozeduren“ (Barrett & Ekstrand, 1972; Ekstrand, 1977; Fowler, Sullivan, & Ekstrand, 1973; Plihal & Born, 1997, 1999a; Yaroush, Sullivan, & Ekstrand, 1971) eingeführt. Die Halbe-Nacht-Prozedur macht es sich zu Nutze, dass die erste Nachthälfte tiefschlafdominiert, und die zweite Nachthälfte REM-Schlaf-dominiert ist. Die Gedächtnisleistung von vier Gruppen, einer frühen Schlaf- bzw. Wachgruppe und einer späten Schlaf- bzw. Wachgruppe, werden hierbei untersucht und anschließend miteinander verglichen (Plihal & Born, 1997). In den Schlafdeprivationsdesigns und

den Halbe-Nacht-Prozeduren findet die Lern-, sowie die Abrupphase in der Schlaf- und in der Wachbedingung zu den gleichen Tageszeiten statt. Der Nachteil beider Designs besteht jedoch darin, dass die Probanden in der Wachgruppe in der Abrupphase viel müder sind, als die Probanden, die geschlafen haben. Allein die Müdigkeit in der Abrupphase kann die schlechtere Leistung in diesen beiden Designs in der Wachbedingung erklären (Drummond, et al., 2000; Harrison, et al., 2000). Des Weiteren sind die Gedächtnisleistungen der Probanden in den Halbe-Nacht-Prozeduren in der zweiten Nachhälfte auch immer mit dem negativen Einfluss von Schlaf auf die darauffolgende Lernphase konfundiert (Grosvenor & Lack, 1984). Das optimale Schlafdesign ist daher ein Schlafdeprivationsdesign mit mindestens zwei Erholungsnächten (Drosopoulos, Windau, Wagner, & Born, 2007; Gais et al., 2007; Gais, et al., 2006; Genzel, et al., 2009; Rauchs, et al., 2008; Sterpenich et al., 2007; Sterpenich et al., 2009) oder ein Nachmittagsschlafdesign (Backhaus & Junghanns, 2006; Lahli, WispeI, Willigens, & Pietrowsky, 2008; Mednick, Nakayama, & Stickgold, 2003; Tucker et al., 2006). In diesen beiden Schlafdesigns können zirkadiane Einflüsse, der negative Einfluss von Schlaf auf eine darauffolgende Lernphase, sowie Müdigkeit als mögliche Störvariablen ausgeschlossen werden. Das Nachmittagsschlafdesign ist im Vergleich zum Schlafdeprivationsdesign mit mindestens zwei Erholungsnächten jedoch zeitlich ökonomischer durchzuführen. Allerdings geht die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf mit einem niedrigen Kortisolspiegel einher (Plihal & Born, 1999b; Plihal, Pietrowsky, & Born, 1999), welcher seinen Tiefpunkt in der ersten Nachhälfte während des Tiefschlafs erreicht (Born & Wagner, 2004). Dieser Tatbestand könnte die Bevorzugung der aufwendigeren Schlafdeprivationsdesigns mit mindestens zwei Erholungsnächten bewirken. Dennoch gibt es einige Studien, die einen deklarativen Schlafeffekt erfolgreich in Nachmittagsschlafstudien nachweisen konnten (Gorfine, Yeshurun, &

Zisapel, 2007; Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, Cai, Kanady, & Drummond, 2008; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; Wamsley, Tucker, Payne, & Stickgold, 2010). Lewis, Couch und Walker (2011) und Durrant, Taylor, Cairney und Lewis (2011) untersuchten darüber hinaus ihre Hypothesen immer mit einem Nacht- und einem Nachmittagsschlafdesign und kamen auf dieselben Ergebnisse.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf ein langdiskutiertes Thema ist, das allerdings in einem gut kontrollierten Schlafdesign untersucht werden sollte, um v. a. zirkadiane Einflüsse auf die Gedächtnisleistungen ausschließen zu können. Alle Experimente dieser Arbeit, welche die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, werden daher in einem Nachmittagsschlafdesign untersucht.

2 Aktueller Stand der Literatur

Trotz der zirkadianen Einwände, kam es in den 1990er Jahren durch bahnbrechende Studien von Pavlides und Wilson (1989) und Wilson und McNaughton (1994), welche eine sogenannte Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf in Ratten zeigen konnten, zu einem erneuten Aufschwung in der Schlafforschung.

2.1 Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf

Wilson und McNaughton (1994) führten Einzelzellableitungen im Hippokampus von Ratten durch und fanden heraus, dass dieselben Aktivitätsmuster, die sich während der Erkundung eines Gebiets zeigten, verstärkt in einer nachfolgenden Schlafperiode im Vergleich zu in einer vorangegangenen Schlafperiode, wiedergefunden werden konnten. Durch diese Entdeckung der Reaktivierung von Gedächtnisspuren entstand wieder verstärkt die Theorie der aktiven Rolle des Schlafs, welche annimmt, dass im Schlaf spezifische, elektrophysiologische Prozesse stattfinden, die zur Konsolidierung von Gedächtnis führen. Bisher wurde die v. a. die passive Rolle des Schlafs, welche von Jenkins und Dallenbach (1924) eingeführt wurde und postuliert, dass Schlaf aufgrund der fehlenden sensorischen Interferenz eine förderliche Funktion in der Konsolidierung von Gedächtnis ausübt, vertreten. Die Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf konnte in weiteren Tierstudien (Kudrimoti, Barnes, & McNaughton, 1999; Nadasdy, Hirase, Czurko, Csicsvari, & Buzsaki, 1999) im Tiefschlaf (Kudrimoti, et al., 1999), sowie im REM-Schlaf (Poe, Nitz, McNaughton, & Barnes, 2000) repliziert werden. Sie zeigte sich jedoch nicht nur im Hippokampus (Kudrimoti, et al., 1999), sondern auch in neokortikalen Strukturen (Hoffman & McNaughton, 2002; Ji & Wilson, 2007; Peyrache, Khamassi, Benchenane, Wiener, & Battaglia, 2009), sowie dem Striatum (Pennartz et al., 2004). Die Reaktivierung ist am Stärksten während der „sharp wave ripples“ (Nakashiba, Buhl, McHugh, & Tonegawa, 2009), verläuft zeitlich gestaucht (Euston, Tatsuno, & McNaughton,

2007), jedoch in der gleichen zeitlichen Abfolge wie in der vorangegangenen Explorationsphase (Ji & Wilson, 2007; Skaggs & McNaughton, 1996) und steht in positivem Zusammenhang mit der nachfolgenden Gedächtnisleistung (Dupret, O'Neill, Pleydell-Bouverie, & Csicsvari, 2010). Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass die Reaktivierungsraten im Hippokampus im Schlaf durch intensive, vorangegangene Explorationen in neuen Umgebungen erhöht werden können (Hirase, Leinekugel, Czurko, Csicsvari, & Buzsaki, 2001). Die Reaktivierung von Netzwerken, welche am Lernen vorangegangener Information beteiligt waren, ist jedoch nicht schlafspezifisch, sondern tritt auch in ruhigen Wachphasen auf (Carr, Jadhav, & Frank, 2011; Jadhav, Kemere, German, & Frank, 2012). Nach Diekelmann, Büchel, Born und Rasch (2011) haben Reaktivierungen in Schlaf- und in Wachphasen jedoch unterschiedliche Auswirkungen. Während sie Gedächtnis in Wachphasen wieder in einen labilen, interferenzanfälligen Zustand bringen, führen Reaktivierungen in Schlafphasen dazu, Gedächtnis zu festigen, welches in der Folge nicht mehr anfällig für Interferenz ist. Auch in Humanstudien konnten Reaktivierungen von Hirnregionen, welche beim Lernen von Aufgaben, die deklaratives (Bergmann, et al., 2012; Peigneux, et al., 2004), sowie prozedurales Gedächtnis testen (Maquet, et al., 2000; Peigneux, et al., 2003), beteiligt waren, im Schlaf gefunden werden. Die erste Studie, die Reaktivierung im Schlaf nachweisen konnte, war Maquet et al. (2000). Sie zeigte, dass der okzipitale und der prämotorische Kortex im REM-Schlaf in Probanden, die vor dem Schlaf eine serielle Reaktionszeitaufgabe durchgeführt hatten, im Vergleich zu Probanden, die vor dem Schlaf nicht gelernt hatten, verstärkt aktiviert war. Wie in den Tierstudien, welche Reaktivierungen von Gedächtnisspuren im Schlaf konstatieren, waren dies die gleichen Regionen, die auch während des Lernens der seriellen Reaktionszeitaufgabe aktiviert waren. In einer Folgestudie konnten Peigneux et al.

(2003) die von Maquet et al. (2000) gefundenen Reaktivierungsmuster im gleichen Test replizieren, zeigten jedoch darüber hinaus, dass die Reaktivierungen im REM-Schlaf lernspezifische und nicht generelle motorische Aktivität widerspiegeln. Darüber hinaus wiesen Peigneux et al. (2003) darauf hin, dass es zwischen der Reaktivierungsstärke im REM-Schlaf und der Lernleistung einen positiven Zusammenhang gibt. In einer weiteren Studie fanden Peigneux et al. (2004) auch einen positiven Zusammenhang zwischen der Reaktivierungsstärke im Schlaf und der Gedächtnisleistung nach dem Schlaf. In einer aktuellen Studie, welche funktionelle Magnetresonanz Tomographie (fMRT) und EEG-Ableitungen kombinierte, entdeckten Bergmann, Molle, Diedrichs, Born und Siebner (2012), dass die Reaktivierungen von Hirnregionen im Schlaf vor allem während der Schlafspindeln auftreten. Eine kausale Beziehung zwischen der Reaktivierung im Schlaf und der nachfolgenden Gedächtnisleistung konnte in Aufgaben, welche deklaratives (Rasch, Buchel, Gais, & Born, 2007; Rudoy, Voss, Westerberg, & Paller, 2009; E. V. Van Dongen et al., 2012) und prozedurales (Antony, Gobel, O'Hare, Reber, & Paller, 2012) Gedächtnis testen, beschrieben werden. Es konnte darüber hinaus gezeigt werden, dass im Schlaf nicht global Gedächtnis, sondern selektive Lerneinheiten reaktiviert werden (Antony, et al., 2012; Rudoy, et al., 2009). Wird eine externe Erinnerung an den Lernkontext, wie z. B. der Raumduft während der Lernphase, während des Schlafs dargeboten, wird die Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf sogar noch beschleunigt (Diekelmann, Biggel, Rasch, & Born, 2012).

Der neuronale Mechanismus hinter den Verhaltenseffekten der Reaktivierung ist jedoch größtenteils noch unbekannt. Ein mögliches Modell der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf beschreibt eine Reaktivierung von Netzwerken, welche während der vorangegangenen Lernphase aktiviert waren (Buzsaki, 1998): Während

des Tiefschlafs wird die neu enkodierte Information zusammen mit einer „sharp-wave-ripple“-Aktivität im Hippokampus reaktiviert. Die Reaktivierungen im Hippokampus treten zeitgleich mit den Deltawellen, sowie mit den neokortikalen Schlafspindeln auf (Sirota, Csicsvari, Buhl, & Buzsaki, 2003). Nach dem Modell von Buzsaki (1998) stimulieren die hippocampalen Reaktivierungen einen Transfer der neu enkodierten Information vom Hippokampus zu neokortikalen Regionen, die bereits auch in der anfänglichen Enkodierung beteiligt waren. Da laut Theorie (Buzsaki, 1998) dieser hippocampo-neokortikale Dialog an das Auftreten von Schlafspindeln gekoppelt ist, welche möglicherweise Langzeitpotenzierung fördern (Sejnowski & Destexhe, 2000), könnte eine Integration der hippocampalen Information in neokortikale Netzwerke stattfinden. Das Modell von Buzsaki (1998) erklärt die neuronalen Mechanismen der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf plausibel. Aus Humanstudien, die Reaktivierungen im Schlaf untersuchen, geht jedoch hervor, dass vor allem die Regionen, die während des Lernens der vorangegangenen Aufgabe aktiviert waren, im Schlaf reaktiviert werden (Bergmann, et al., 2012; Peigneux, et al., 2003; E. V. Van Dongen, et al., 2012), d. h. es müssen nicht immer Gedächtnisspuren im Hippokampus sein, die reaktiviert werden. Des Weiteren wird darüber debattiert, ob es im Schlaf lediglich zu einer Stabilisierung oder sogar zu einer Transformation von Gedächtnisinhalten im Schlaf kommt (Lewis & Durrant, 2011; Marshall & Born, 2007), sowie ob es eine oder mehrere Gedächtnisspuren gibt (M. Moscovitch et al., 2005).

Die Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf ist ein vielversprechender Mechanismus für die Konsolidierung von Gedächtnis. Bisher wurde Reaktivierung im Schlaf jedoch nur in bildgebenden Verfahren und nicht in zeitlich-hochauflösenden EEG-Studien gefunden. Im EEG könnte der zeitliche Aspekt der Reaktivierung, wie die zeitliche Abfolge oder die zeitliche Streckung der Reaktivierung, auch in

Humanstudien untersucht werden. Da sich Reaktivierungen im Schlaf vor allem in den Regionen zeigen, die auch während des Lernens aktiviert waren, sollte auch im EEG ein lernspezifisches Muster während des Lernens konstatiert werden, welches als Vorlage für Reaktivierungen im Schlaf dienen kann. Daher werden in dieser Arbeit spezifische Marker von Gedächtnis im EEG während einer Lernphase gesucht.

2.2 Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts

Neben spezifischen Markern von Gedächtnis im EEG, werden in dieser Arbeit die genaueren Umstände, unter denen eine Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf stattfindet, untersucht. Denn während der Schlafeffekt im prozeduralen Gedächtnis sehr konsistent ist (Fischer, Hallschmid, Elsner, & Born, 2002; Gais et al., 2008; Gais, Plihal, Wagner, & Born, 2000; Karni, Tanne, Rubenstein, Askenasy, & Sagi, 1994; Korman et al., 2007; Mednick, et al., 2003; Stickgold, James, & Hobson, 2000; Walker, Brakefield, Morgan, Hobson, & Stickgold, 2002), ist die Ergebnislage in Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, weniger konsistent: es gibt immer wieder Studien, die einen deklarativen Schlafeffekt finden (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Ellenbogen, Hulbert, Stickgold, Dinges, & Thompson-Schill, 2006; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; U. Wagner, Kashyap, Diekelmann, & Born, 2007; J. K. Wilson, Baran, Pace-Schott, Ivry, & Spencer, 2012) und solche, die keinen feststellen können (z. B. Backhaus & Junghanns, 2006; Kopasz, Loessl, Hornyak, et al., 2010; Kopasz, Loessl, Valerius, et al., 2010; Orban et al., 2006; Rauchs, et al., 2008; Sterpenich, et al., 2007; Sterpenich, et al., 2009; Voderholzer, et al., 2011). Die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf tritt mit

großer Wahrscheinlichkeit nicht unter allen Umständen auf (siehe Conte & Ficca, 2012; Diekelmann, et al., 2008 für Literaturübersichten). Unterschiede (i) in dem zu lernenden Material, (ii) in der Lern- und Abrufart, (iii) im Versuchsdesign, (iv) im Schlaf und (v) in den Eigenschaften der Probanden könnten die inkonsistenten Ergebnisse der Konsolidierung von deklarativen Gedächtnis im Schlaf zumindest teilweise aufklären.

Die experimentelle Untersuchung all dieser möglichen Einflussfaktoren (i-v) in der Konsolidierung von deklarativen Gedächtnis im Schlaf würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, daher werden Unterschiede in dem zu lernenden Material, sowie der Abrufart, als auch im Schlaf und deren Einfluss auf die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnis untersucht. In den folgenden Abschnitten sollen zunächst all die oben genannten Unterschiede (i-v) genauer beschrieben werden.

2.2.1 Lernmaterial

Schlaf begünstigt die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnis in verbalem Lernmaterial in verbundenen (Plihal & Born, 1997; Tucker, et al., 2006; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011), sowie in unverbundenen (Gorfine, et al., 2007; Mednick, et al., 2008; Tucker & Fishbein, 2008; J. K. Wilson, et al., 2012) Wortpaaren. Ein systematischer Vergleich der Gedächtnisleistung in verbundenen und unverbundenen Wortpaaren zeigt, dass die Gedächtnisleistung für beide Wortpaararten nach 24 Stunden durch eine Schlafphase verbessert wird, sich jedoch nach 12 Stunden nur ein Unterschied in der Gedächtnisleistung für die unverbundenen Wortpaare zeigt (Payne et al., 2012). Unverbundene Wortpaare sind schwieriger zu lernen als verbundene Wortpaare, da sich zwischen unverbundenen Wortpaaren erst noch eine Verknüpfung zwischen den zu lernenden Wörtern aufbauen muss. Möglicherweise wird schwierigeres Lernmaterial bevorzugt im Schlaf

konsolidiert (Kuriyama, Stickgold, & Walker, 2004; Schmidt, 2006). Auf den Einfluss der Schwierigkeit des zu lernenden Materials soll gleich noch genauer eingegangen werden. Der Schlafeffekt in nonverbalem Lernmaterial ist hingegen eher unklar: manche Studien finden einen Schlafeffekt für nonverbales Lernmaterial (z. B. Atienza & Cantero, 2008; Baran, Pace-Schott, Ericson, & Spencer, 2012; Lau, et al., 2010; Sterpenich, et al., 2007; U. Wagner, et al., 2007), wohingegen andere Studien keinen Schlafeffekt finden können (z. B. Alger, Lau, & Fishbein, 2010; Hu, Stylos-Allan, & Walker, 2006; Nishida, Pearsall, Buckner, & Walker, 2008; Sheth, Nguyen, & Janvelyan, 2009; Sterpenich, et al., 2009). Verbales Lernmaterial wird meist als Wortpaar dargeboten, nonverbales Lernmaterial jedoch als einzelnes Bild, sowie als Bild, das mit einem anderen Bild oder einem Ort assoziiert wird. Da nach einer Studie von Henke, Buck, Weber und Wieser (1997) assoziatives Gedächtnis vom Hippokampus abhängt und vor allem hippocampusabhängiges Gedächtnis vom Schlaf profitieren soll (Cai, Shuman, Gorman, Sage, & Anagnostaras, 2009; Djonlogic et al., 2009; Marshall & Born, 2007), könnte dies die inkonsistenten Ergebnisse für das nonverbale Gedächtnis erklären. Dies ist aber nicht der Fall, da es Studien gibt, die mit einzelnen Bildern einen Schlafeffekt finden (Atienza & Cantero, 2008; Baran, et al., 2012; Sterpenich, et al., 2007; U. Wagner, et al., 2007) oder auch nicht finden (Hu, et al., 2006; Nishida, et al., 2008; Sheth, et al., 2009; Sterpenich, et al., 2009), sowie Studien, die Bildassoziationen untersuchen, einen Schlafeffekt finden (Lau, et al., 2010) oder auch nicht finden (Alger, et al., 2010). Des Weiteren wird nicht in jeder nonverbalen, bildlichen Aufgabe eine sogenannte „remember-know“ (Tulving, 1985) Abfrage angeschlossen, welche überprüfen kann, ob die Erinnerung an das Bild eine kontextuelle Erinnerung miteinschließt oder nicht. Es wird angenommen, dass die Wiedererkennung mit Kontexterinnerung vom Hippokampus abhängt (Sauvage, Fortin, Owens, Yonelinas, & Eichenbaum, 2008),

wohingegen die Wiedererkennung ohne Kontext andere Strukturen des MTLs, wie den rhinalen Kortex, aktiviert (Ranganath et al., 2004). Da vor allem hippocampusabhängiges Gedächtnis vom Schlaf profitieren soll (Cai, Shuman, et al., 2009; Djonlogic, et al., 2009; Marshall & Born, 2007), könnte dies die inkonsistenten Ergebnisse für das nonverbale Gedächtnis erklären - jedoch erklärt auch dieser Sachverhalt die Inkonsistenzen in nonverbalem Lernmaterial nicht, da es Studien gibt, die eine „remember-know“-Abfrage durchführen, und nur in „remember“-Bildern einen Schlafeffekt finden (Atienza & Cantero, 2008; Sterpenich, et al., 2007), oder in „remember“-Bildern keinen Schlafeffekt finden (Hu, et al., 2006; Sterpenich, et al., 2009) und Studien, die keine „remember-know“-Abfrage durchführen und trotzdem einen Schlafeffekt finden (Lau, et al., 2010), sowie auch keinen finden (Nishida, et al., 2008; Sheth, et al., 2009). Des Weiteren wird bei Studien, die bildliches Lernmaterial untersuchen, nicht immer ein zukünftiger Abruf instruiert. Die Relevanz des Gelernten für die Zukunft ist jedoch ein wichtiger Faktor für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf (Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011). Generell zeigt jedoch emotionales (bildliches) Lernmaterial einen reliableren Schlafeffekt, als neutrales (bildliches) Lernmaterial (Hu, et al., 2006; Nishida, et al., 2008; Payne, Stickgold, Swanberg, & Kensinger, 2008; U. Wagner, Gais, & Born, 2001).

Wie bereits erwähnt, könnte der deklarative Schlafeffekt auch von der Schwierigkeit des zu lernenden Materials abhängen. Kuriyama, Stickgold und Walker (2004) untersuchten in einem Schlafdesign prozedurales Gedächtnis anhand der „finger-tapping“-Aufgabe, in der Sequenzen mit unterschiedlicher Schwierigkeit so schnell und richtig wie möglich mit den einzelnen Fingern der nicht-dominanten Hand auf einer Tastatur getippt werden sollen. Sie fanden den größten Schlafeffekt für die schwierigsten Sequenzen. Des Weiteren konnten sie zeigen, dass auch innerhalb einer Sequenz die individuell schwierigsten Passagen den größten Schlafeffekt

aufweisen. Nicht nur für nondeklaratives, sondern auch für deklaratives Gedächtnis könnte die Schwierigkeit des zu lernenden Materials entscheidend für die Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf sein: Schmidt (2006) zeigte, dass schwierige Wortlisten im Vergleich zu leichten Wortlisten, sowie im Vergleich zu einer Kontrollbedingung, einen Anstieg in den Schlafspindeln erzeugen. Dieser Anstieg in den Schlafspindeln korrelierte darüber hinaus mit der relativen Gedächtnisleistung in den schwierigen Wortlisten. Es gab jedoch keinen Verhaltensunterschied zwischen der Bedingung, in der Probanden schwierige oder leichte Wortpaare gelernt hatten.

2.2.2 Lern- und Abrufart

Sehr verwandt mit dem Einflussfaktor Schwierigkeit ist die Lernintensität der Aufgabe, welche die Schwierigkeit der Aufgabe für alle Probanden gleich machen kann. Drosopoulos, Windau, Wagner und Born (2007) variierten die Gedächtnisstärke einer Wortpaaraufgabe, indem sie Probanden in einer Bedingung die Wortpaare zu 60%, in der anderen Bedingung die Wortpaare zu 90% lernen ließen. Nur in der Gruppe, welche die Wortpaare zu 60% lernte, zeigte sich ein Schlafeffekt. In einer aktuellen Studie variierten auch Sheth, Varghese und Truong (2012) die Gedächtnisstärke in einer Wortpaaraufgabe, indem sie die Wortpaare in der Trainingsphase ein, drei oder sechsmal abrufen ließen und fanden, dass nur schwache (einmaliger Abruf) und moderate (dreimaliger Abruf) Gedächtnisspuren vom Schlaf profitieren. Auch Fischer, Diekelmann und Born (2011) fanden für Wortpaare, welche nur einmalig gezeigt wurden, den größten Schlafeffekt.

Ein weiterer wichtiger Faktor, welcher Einfluss auf die Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf nimmt, ist die Relevanz des Gelernten für die Zukunft (siehe Conte & Ficca, 2012 für eine Literaturübersicht): Sowohl die Instruktion nach dem Lernen, als auch die Erwartung, dass das zu lernende Material nach dem Schlaf

wieder abgefragt wird, ist entscheidend dafür, ob sich ein Schlafeffekt zeigt oder nicht (Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011). Neben dem Wissen, um einen zukünftigen Abruf führte auch die Instruktion nach dem Lernen von zwei motorischen Sequenzen, dass das richtige und schnelle Beherrschen einer der beiden Sequenzen zu mehr Geld führen wird, zu einer besseren Konsolidierung genau dieser Sequenz im Schlaf (Fischer & Born, 2009). Darüber hinaus bewirkt die Instruktion, ob Wörter erinnert oder vergessen werden sollen, selektiv eine bessere Erinnerung an die zu erinnerten Wörter nach einer Schlaf- im Vergleich zu einer Wachphase (Saletin, Goldstein, & Walker, 2011). Aus diesen Studien lässt sich schlussfolgern, dass Schlaf nicht alle Gedächtniseindrücke konsolidiert, sondern selektiv diese, die aus verschiedenen Gründen (wie z. B. Belohnung) für das Individuum wichtig sind. Die selektive Konsolidierung von Gedächtnis konnte bereits in Studien, die Gedächtnis reaktivieren (Antony, et al., 2012; Rudoy, et al., 2009), sowie in Studien, die einen lokalen Anstieg von Tiefschlaf in lernrelevanten Regionen postulieren, (Huber, et al., 2004), gezeigt werden.

Darüber hinaus könnte die Abrufart darüber entscheiden, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Im deklarativen Gedächtnis wird vor allem zwischen einer Wiedergabe und einer Wiedererkennung unterschieden. Während in der Wiedergabe gewöhnlich die Studienepisode wiedererinnert werden muss, reicht bei einer Wiedererkennungsabfrage lediglich das Gefühl der Vertrautheit aus. Nach Moscovitch (2005) ist episodisches Gedächtnis hippocampusabhängig. Da vor allem hippocampusabhängiges Gedächtnis vom Schlaf profitieren soll (Cai, Shuman, et al., 2009; Djonlagic, et al., 2009; Marshall & Born, 2007), lässt sich annehmen, dass Aufgaben, die mit einer Wiedergabe abgerufen werden, einen Schlafeffekt erzielen (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Talamini, Nieuwenhuis, Takashima,

& Jensen, 2008; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; Tucker, Tang, Uzoh, Morgan, & Stickgold, 2011), wohingegen Aufgaben, die die Gedächtnisleistung mit einer Wiedererkennung testen (z. B. Nishida, et al., 2008; Sheth, et al., 2009; Sterpenich, et al., 2009; Van der Helm, Gujar, Nishida, & Walker, 2011), keinen Schlafeffekt aufweisen.

2.2.3 Versuchsdesign

Ein weiterer diskutierter Faktor, welcher die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf beeinflussen könnte, ist die Zeit, die zwischen dem Lernen und dem Schlafbeginn vergeht. Es wird angenommen, dass Schlaf vor allem deklaratives Lernmaterial konsolidiert, dass direkt vor dem Schlafen gelernt wurde (Gais, et al., 2006; Payne, et al., 2012; Sheth, et al., 2012; Talamini, et al., 2008). Eine Studie jedoch fand keinen Unterschied zwischen Gruppen, die direkt nach dem Lernen oder erst 12 Stunden nach dem Lernen geschlafen hatten (Tucker, et al., 2011). In allen hier aufgeführten Studien, außer in Gais, Lucas und Born (2006), fand die Lern- und Abrupphase in der Schlaf- und Wachbedingung jedoch nicht zur gleichen Tageszeit statt, daher könnten auch zirkadiane Unterschiede zu den Ergebnissen beigetragen haben. Dennoch gibt es auch Studien, die annehmen, dass erst Zeit zwischen dem Lernen und dem Schlaf vergehen muss, damit sich ein Schlafeffekt zeigt (Alger, et al., 2010) bzw. Gedächtnis, das nicht direkt vor dem Schlafen erworben wurde im Schlaf besser konsolidiert wird (Holz, Piosczyk, Landmann, et al., 2012).

2.2.4 Schlaf

Eine breit diskutierte Frage betrifft die Quantität und die Qualität des Schlafs, welche für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis erforderlich ist. Problematisch ist, dass Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, sehr unterschiedliche Studiendesigns und Lernparadigmen verwenden

(siehe Conte & Ficca, 2012; Diekelmann, et al., 2008 für Literaturübersichten), welche kaum miteinander verglichen werden können. Eine der überraschendsten Studien war jedoch die von Lahl, WispeI, Willigens und Pietrowsky (2008), welche zeigen konnten, dass bereits sechs Minuten Schlaf ausreichen, damit sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Neben der generellen Schlafdauer, wird vor allem die Schlafdauer in verschiedenen Schlafphasen, wie dem Tiefschlaf (Diekelmann, et al., 2012; Diekelmann & Born, 2010) oder dem Schlafstadium 2 (Van der Helm, et al., 2011), sowie die Mikrostruktur von Schlaf, wie die Schlafspindeln⁶ und die Deltapower bzw. die Tiefschlafaktivität⁷, in Zusammenhang mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis gebracht.

2.2.5 Eigenschaften der Probanden

Tucker und Fishbein (2008) und Wamsley, Tucker, Payne und Stickgold (2010) fanden nur einen deklarativen Schlafeffekt in guten Lernern. Gute Lerner können entweder intelligenter oder motivierter Personen sein. Schabus et al. (2008) zeigten, dass intelligenter Personen zwar generell mehr Schlafspindeln aufweisen, sich jedoch weder in der relativen Spindelaktivität (=Veränderung der Spindelaktivität in einer Nacht, in der zuvor gelernt zu einer Nacht, in der zuvor eine Kontrollaufgabe durchgeführt wurde) noch in der relativen Gedächtnisleistung (=Veränderung in der Wiedergabeleistung in einem Abruf vor zu nach dem Schlaf) von weniger intelligenten Personen unterscheiden. Dennoch könnte das gleiche Lernmaterial für intelligenter Personen leichter sein und eine andere Anstrengung als in weniger intelligenten Personen erzeugen. Dies könnte jedoch durch ein Lernkriterium ausgeglichen werden. Der wichtigere Punkt ist die aktuelle Motivation des Probanden

⁶ Für eine genauere Beschreibung der Schlafspindeln siehe auch 1.1.3 *Schlafstadien Schlafstadium 2*

⁷ Für eine genauere Beschreibung der Deltapower bzw. der Tiefschlafaktivität siehe auch 1.1.3 *Schlafstadien Schlafstadium 3 & 4, Tiefschlaf*

während der Studiendurchführung. Motivation kann einerseits durch den Probanden selbst, andererseits durch die Untersuchungssituation erzeugt werden. Motivierte Personen sehen für sich einen Sinn in dem zu lernenden Material, sind während des Lernens aufmerksamer, strengen sich mehr an und verwenden möglicherweise Lernstrategien. Aber auch Umweltfaktoren, wie die Compliance, sowie generelles Wohlfühlen in der Lernumgebung (Hitze, Lärm, saubere Zimmer, bequeme Betten) erhöhen die Motivation in Probanden und dürfen nicht unterschätzt werden. Wie Wilhelm et al. (2011) bereits experimentell gezeigt haben, ist die Relevanz des Gelernten dafür entscheidend, ob sich ein Schlafeffekt zeigt oder nicht. Ob die Relevanz für die Zukunft durch die Instruktion, dass das gelernte Material später wieder abgefragt wird (Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011), oder durch die aktuelle Motivation des Probanden während der Studiendurchführung entsteht, macht möglicherweise keinen Unterschied.

Die folgenden zwei Kapitel beschäftigen sich u. a. mit den genaueren Umständen der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf: verschiedene Typen von deklativem Gedächtnis, sowie der Einfluss von Erregung während des Lernens sollen untersucht werden.

3 Experimentelle Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts

3.1 Einleitung

In diesem Kapitel wurde untersucht, (i) ob der deklarative Schlafeffekt durch unterschiedliches deklaratives Lernmaterial bzw. durch die Abrufart beeinflusst wird, (ii) welche Rolle Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt, sowie (iii) wie die Makro- und Mikrostruktur des Schlafs mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis in Zusammenhang steht.

Nach dem Erwerb von neuen Informationen, müssen die anfänglich labilen Gedächtnisspuren in einer Konsolidierungsphase gefestigt werden (Müller, 1900), damit sie nicht mehr anfällig für Interferenz sind. Im Schlaf kann die Konsolidierung von Gedächtnis stattfinden (siehe Born & Wilhelm, 2012; Diekelmann & Born, 2010; Diekelmann, et al., 2008; Walker & Stickgold, 2006 für Literaturübersichten), v. a. prozedurales Gedächtnis wird im Schlaf besser konsolidiert als in einer Wachphase (z. B. Fischer, et al., 2002; Gais, et al., 2008; Gais, et al., 2000; Karni, et al., 1994; Korman, et al., 2007; Mednick, et al., 2003; Stickgold, et al., 2000; Walker, et al., 2002). Für manche prozedurale Aufgaben, wie dem Sakkadenparadigma⁸, ist Schlaf sogar notwendig, damit Gedächtnis konsolidiert wird (Gais, et al., 2008). Obwohl die Beziehung zwischen dem Schlaf und der Konsolidierung von Gedächtnis ein sehr altes Thema ist (Ekstrand, 1977; Heine, 1914; Maquet, 2001; Van Ormer, 1932), gibt es immer noch fundamentale Fragen, die unbeantwortet sind. Es ist z. B. noch nicht geklärt, welche Arten von deklarativem Gedächtnis vom Schlaf beeinflusst werden (siehe Diekelmann, et al., 2008 für eine Literaturübersicht), sowie ob die Abrufart entscheidend dafür ist, dass sich ein Schlafeffekt zeigt (siehe Conte & Ficca, 2012 für

⁸ In dem Sakkadenparadigma mussten Probanden ein Fixationskreuz auf dem Bildschirm fixieren, welches nach ca. 1 Sekunde wieder verschwand. Nach einer kurzen Pause erschien ein Zielstimulusreiz an einer neuen Position des Bildschirms. Je nach Aufgabe sollten die Probanden eine Sakkade dem Zielstimulus zugewandt oder dem Zielstimulus abgewandt, eine sogenannte Antisakkade, tätigen. Die jeweiligen Latenzen der Augenbewegungen wurden gemessen und für die Analyse herangezogen.

eine Literaturübersicht). Es ist auch noch unklar, ob die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis auch durch eine interferenz-reduzierte Wachbedingung begünstigt wird (siehe Ellenbogen, Payne, & Stickgold, 2006 für eine Literaturübersicht). Des Weiteren wird noch darüber diskutiert, welche Struktur im Schlaf für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis entscheidend ist (siehe Ficca & Salzarulo, 2004 für eine Literaturübersicht): Ist es lediglich die Zeit, die in verschiedenen Schlafphasen verbracht wird, oder ist es die Mikrostruktur, wie die Deltapower oder die Schlafspindeln, die relevant für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis ist?

Der Einfluss von Aufgaben, welche unterschiedliches deklaratives Gedächtnis testen, sowie unterschiedlicher Abrufarten auf den deklarativen Schlafeffekt

Wie bereits unter 2.2 *Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts* erwähnt, untersuchen zahlreiche Studien die Auswirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis (siehe Diekelmann, et al., 2008; Stickgold, 2005; Walker & Stickgold, 2004 ; 2006 für Literaturübersichten). Die Ergebnisse sind jedoch weniger konsistent als im prozeduralen Gedächtnis (siehe Stickgold, 2005; Walker & Stickgold, 2004 für Literaturübersichten). Es gibt immer wieder Studien, die einen deklarativen Schlafeffekt finden (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Ellenbogen, Hulbert, et al., 2006; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; U. Wagner, et al., 2007; J. K. Wilson, et al., 2012), und solche, die keinen deklarativen Schlafeffekt feststellen können (z. B. Backhaus & Junghanns, 2006; Kopasz, Loessl, Hornyak, et al., 2010; Kopasz, Loessl, Valerius, et al., 2010; Orban, et al., 2006; Rauchs, et al., 2008; Sterpenich, et al., 2009; Voderholzer, et al., 2011). Bisher ist unklar, ob alle Typen von deklarativem Gedächtnis, wie z. B. verbales und

nonverbales Lernmaterial, vom Schlaf profitieren, sowie, ob der deklarative Schlafeffekt von der Abrufart abhängig ist. Wie bereits in der Einleitung in 2.2.1 *Lernmaterial* erwähnt, zeigt Schlaf einen reliablen Schlafeffekt für verbales Lernmaterial: sowohl die Gedächtnisleistung für verbundene (Payne, et al., 2012; Plihal & Born, 1997; Tucker, et al., 2006; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011) als auch für unverbundene Wortpaare (Gorfine, et al., 2007; Mednick, et al., 2008; Payne, et al., 2012; Tucker & Fishbein, 2008; J. K. Wilson, et al., 2012) wird durch den Schlaf begünstigt. Es gibt aber auch Studien, die keinen Schlafeffekt für verbundene Wortpaare finden (Backhaus & Junghanns, 2006; Voderholzer, et al., 2011). Der Schlafeffekt in nonverbalem Lernmaterial ist eher unklar. Manche Studien stellen einen deklarativen Schlafeffekt für neutrales, visuelles Lernmaterial (z. B. Atienza & Cantero, 2008; Baran, et al., 2012; Lau, et al., 2010; Sterpenich, et al., 2007; U. Wagner, et al., 2007) fest, wohingegen andere Studien keinen Schlafeffekt finden können (z. B. Alger, et al., 2010; Nishida, et al., 2008; Sheth, et al., 2009; Sterpenich, et al., 2009). Neben verbalem und nonverbalem Lernmaterial, können Aufgaben, welche deklaratives Gedächtnis prüfen, auch darin unterscheiden werden, ob sie als Einzelitem oder gepaart gelernt werden. Van der Helm, Gujar, Nishida und Walker (2011) ließen Probanden zwei Listen mit einzelnen Wörtern lernen, welche sie je mit einem Kontext verknüpfen sollten. Sie fanden nur für die Kontexterinnerung, jedoch nicht für die einzelnen Wörter der Listen, einen Schlafeffekt. Des Weiteren könnte, wie in der Einleitung unter 2.2.2 *Lern- und Abrufart* bereits beschrieben, die Abrufart dafür entscheidend sein, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. In Aufgaben, welche deklaratives Gedächtnis untersuchen, werden gewöhnlich zwei verschiedene Abrufarten verwendet, die Wiedergabe und die Wiedererkennung. Die Wiedererkennung kann wiederum auf einer expliziten Erinnerung an die vorangegangene Studienepisode oder auf einem impliziten Vertrautheitsgefühl

beruhen. Wiedererkennung per se braucht also nicht unbedingt eine Kontexterinnerung (siehe Diana, Yonelinas, & Ranganath, 2007 für eine Literaturübersicht), in der Wiedergabe wird jedoch gewöhnlich der Kontext wiedererinnert (siehe Mitchell & Johnson, 2009 für eine Literaturübersicht). Es zeigte sich vor allem in Aufgaben, die mit einer Wiedergabe abgerufen wurden, ein Schlafeffekt (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Talamini, et al., 2008; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; Tucker, et al., 2011), wohingegen in Aufgaben, die mit einer Wiedererkennung abgerufen wurden, kein Schlafeffekt festgestellt werden konnte (z. B. Nishida, et al., 2008; Sheth, et al., 2009; Sterpenich, et al., 2009; Van der Helm, et al., 2011).

Die Rolle von Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis

Neben der Frage nach bevorzugten Aufgaben, welche deklaratives Gedächtnis testen, sowie dem Einfluss der Abrufart auf den deklarativen Schlafeffekt, ist noch nicht abschließend klar, ob der deklarative Schlafeffekt auf einer aktiven oder passiven Rolle des Schlafs gründet (siehe Ellenbogen, Payne, et al., 2006 für eine Literaturübersicht). Die Theorie der aktiven Rolle des Schlafs geht davon aus, dass im Schlaf spezifische, elektrophysiologische, neuromodulatorische, sowie hormonelle Prozesse stattfinden, die für die Konsolidierung von Gedächtnis förderlich sind. Die Theorie der passiven Rolle des Schlafs postuliert, dass Schlaf aufgrund der reduzierten, sensorischen Verarbeitung lediglich einen interferenz-reduzierten Zustand darstellt, welcher unser Gedächtnis schützt. Um den Einfluss von Interferenz auf die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnis zu untersuchen, sollte die Gedächtnisleistung in einer interferenz-reduzierten Wachgruppe mit der in einer Schlafbedingung verglichen werden. Im prozeduralen Gedächtnis wurde die

Gedächtnisleistung schon in mehreren interferenz-reduzierte Wachkontrollgruppen untersucht und mit der in einer Schlafgruppe verglichen: Walker, Brakefield, Morgan, Hobson und Stickgold (2002) ließen ihre Probanden eine „finger-tapping“-Aufgabe lernen, und stabilisierten beide Hände in einer Gruppe nach dem Lernen mit Fäustlingen. So konnten sie untersuchen, ob die fehlende motorische Aktivität nach dem Lernen in dieser Gruppe die anschließende motorische Leistung in dieser Aufgabe beeinflusst. Sie fanden jedoch, dass nach dem Schlaf im Vergleich zu dieser interferenz-reduzierten Wachkontrollgruppe, sowie im Vergleich zu einer aktiven Wachkontrollgruppe, die Sequenzen signifikant schneller und richtiger gespielt werden konnten. Mednick et al. (2002) untersuchten, ob die Leistung in einer visuellen Diskriminationsaufgabe allein durch die Abwesenheit von visueller Stimulation erklärt werden könnte und führte eine zusätzliche Gruppe ein, der nach dem Lernen die Augen verbunden wurden. Jedoch schnitt die Gruppe, der nach dem Lernen die Augen verbunden wurde, ähnlich wie die aktive Wachkontrollgruppe ab, wohingegen die Schlafgruppe die wenigsten Leistungseinbußen in der visuellen Diskriminationsaufgabe aufwies. In einer weiteren Studie untersuchten Mednick, Makovski, Cai und Jiang (2009) implizites Gedächtnis in einer visuellen Suchaufgabe und führten wiederum neben einer Schlaf- und einer aktiven Wachbedingung eine zusätzliche Gruppe ein, die nach dem Lernen ruhig in einem komfortablen Stuhl verweilte, während ihr Bewusstseinszustand mit EEG-Ableitungen kontrolliert wurde. Diesmal fanden sie jedoch keinen Unterschied in der Gedächtnisleistung zwischen der Schlaf- und der interferenz-reduzierten Wachgruppe. Es gab aber einen Unterschied in der Gedächtnisleistung zwischen der Schlaf- und der aktiven Wachgruppe und zwischen der interferenz-reduzierten und der aktiven Wachgruppe. Sie schlussfolgerten daraus, dass die Gedächtnisleistung in dieser Aufgabenart nicht

vom Schlaf abhinge, wohl aber durch proaktive Interferenz während einer aktiven Wachphase verschlechtert werden würde.

Nach meinem Wissen wurde bisher keine interferenz-reduzierte Wachkontrolle in deklarativem Gedächtnis untersucht. Darüber hinaus ist eine interferenz-reduzierte Wachkontrolle in deklarativem Gedächtnis noch bedeutsamer als in prozedurellem Gedächtnis, da allein das rein mechanische Wiederholen des gelernten Materials die Wiedergabeleistung verbessern kann (Woodward, Bjork, & Jongeward, 1973). Eine interferenz-reduzierte Wachkontrolle für deklaratives Gedächtnis benötigt zunächst die Reduktion aller äußerer sensorischen Reize. Dies kann dadurch erreicht werden, dass der Proband in einen dunklen, geräuschisolierten Raum gebracht und ähnlich wie in Mednick et al. (2009) durch EEG-Ableitungen kontrolliert wird. Weitaus schwieriger ist sicherzustellen, dass der Proband das gelernte Material nicht kontinuierlich innerlich wiederholt. Einfache Instruktionen wie „In der folgenden Zeit, sollst du dich entspannen und NICHT über die Aufgabe nachdenken“ können genau das Gegenteil bewirken (Wegner & Erber, 1992). Eine Möglichkeit den Gedankenfluss zu kontrollieren ist jedoch Konzentration (Wenzlaff & Bates, 2000). Konzentrationsfähigkeit ist sehr stark in Personen mit Meditationserfahrung ausgeprägt, da sie gelernt haben sich lange Zeit auf eine Sache wie z. B. den Atem zu konzentrieren (Lutz, Slagter, Dunne, & Davidson, 2008). Daher wurde eine erfahrende Meditationsgruppe als interferenz-reduzierte Wachkontrollgruppe eingeführt, um die Rolle von Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis zu untersuchen. Es sprechen bereits viele Mechanismen, wie die Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf, sowie die Tiefschlafaktivität und die Schlafspindeln, welche mit einer besseren Gedächtnisleistung in Zusammenhang gebracht werden können, dafür, dass Schlaf eine aktive Rolle in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt.

Makro- und Mikrostruktur im Schlaf in Zusammenhang mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis

Neben der Rolle von Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis wird immer noch stark diskutiert, welche Struktur im Schlaf wichtig für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis ist (siehe Ficca & Salzarulo, 2004 für eine Literaturübersicht). Wie bereits in *1.1.3 Schlafstadien Schlafstadium 2* und in *2.1 Reaktivierung von Gedächtnisspuren* - im Modell der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf von Buszaki (1998) dargestellt - sind Schlafspindeln ein vielversprechender Mechanismus in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf: Eine aktuelle Studie fand eine verstärkte hippocampale-neokortikale Konnektivität, welche für die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf essentiell zu sein scheint, während der Schlafspindeln in Schlafstadium 2 (Andrade et al., 2011). Des Weiteren wird angenommen, dass Reaktivierungen von Hirnregionen im Schlaf, welche für das Lernen der Aufgabe wichtig waren, mit dem Auftreten von Schlafspindeln gekoppelt sind (Bergmann, et al., 2012). Neben Gais et al. (2002) und Schabus et al. (2004) konnten weitere Studien Korrelationen zwischen der Spindelaktivität und der absoluten bzw. der relativen Gedächtnisleistung finden (Clemens, Fabo, & Halasz, 2005; Genzel, et al., 2009; Van der Helm, et al., 2011; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011). Aber nicht nur die Schlafspindeln, sondern auch die Tiefschlafaktivität (Huber, et al., 2004; Marshall, et al., 2006; Marshall, et al., 2004) wird als entscheidender Mechanismus in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf angesehen.

Eine andere verbreitete Theorie ist, dass die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf mit der Zeit, die in verschiedenen Schlafstadien verbracht wird, in Zusammenhang steht (z. B. Lau, et al., 2010; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et

al., 2006; U. Wagner, et al., 2007). Es wird von manchen Autoren angenommen, dass die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen hauptsächlich vom Tiefschlaf abhängt (z. B. Alger, Lau, & Fishbein, 2012; Diekelmann, et al., 2012; Diekelmann & Born, 2010). Es gibt aber auch die Theorie, dass die Zeit, die in Schlafstadium 2 verbracht wird, mit der nachfolgenden Leistung in deklarativen Gedächtnissen in Zusammenhang gebracht werden kann (Van der Helm, et al., 2011). Eine aktuelle Studie postuliert, dass sowohl Schlafstadium 2, als auch der Tiefschlaf für die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen im Schlaf förderlich sind, dass jedoch nur der Tiefschlaf Schutz vor Interferenz nach dem Schlaf bietet, sowie die langfristige Speicherung von Gedächtnissen ermöglicht (Alger, et al., 2012). Es ist also umstritten, ob lediglich die Zeit, die in verschiedenen Schlafstadien verbracht wird, oder die Mikrostruktur von Schlaf, wie z. B. die Schlafspindeln und / oder die Tiefschlafaktivität, den positiven Effekt von Schlaf in der Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen erklären.

In diesem Kapitel wurden die offenen Fragen bezüglich der Natur des deklarativen Schlafeffekts systematisch in einer Reihe von Experimenten bearbeitet. In Experiment 1 und 2 wurde untersucht, ob verschiedene Tests und Abrufarten, welche deklaratives Gedächtnis prüfen, einen Einfluss auf den deklarativen Schlafeffekt ausüben. Hierfür wurde eine standardisierte Testbatterie aus der deutschen Leistungsdiagnostik verwendet, welche verschiedene Typen von deklarativen Gedächtnissen, sowie Abruftypen, testet. Da auch die Makro- und Mikrostruktur von Schlaf, welche mit der Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen zusammenhängt, untersucht werden sollte, schließt eine Gruppe am Nachmittag (Experiment 1) und die andere Gruppe am frühen Morgen (Experiment 2), um sowohl genügend Tiefschlaf, als auch REM-Schlaf, welcher v. a. die frühen Morgenstunden dominiert (Endo, et al., 1981), in diesen kurzen Schlafperioden zu erhalten. Um zu

untersuchen, ob Schlaf eine aktive Rolle in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt, wurde ein zusätzliches Experiment (Experiment 3) durchgeführt, in dem eine aktive und eine interferenz-reduzierte Wachgruppe, sowie eine Schlafgruppe mit der gleichen standardisierten Testbatterie wie in Experiment 1 und 2 untersucht wurde.

Es wurde erwartet, dass (i) verbales Lernmaterial im Schlaf besser konsolidiert wird als nonverbales Lernmaterial; (ii) Lernmaterial, das gepaart gelernt wird, im Schlaf besser konsolidiert wird als Lernmaterial, das einzeln gelernt wird; (iii) Untertests des LGT-3⁹, welche mit einer Wiedergabe abgefragt werden einen Schlafeffekt zeigen; (iv) Schlaf eine aktive Rolle in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt; (v) die Mikrostruktur des Schlafs, wie die Schlafspindeln und die Tiefschlafaktivität, mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf zusammenhängt.

3.2 Methoden

Probanden

Siebenundfünfzig Versuchsteilnehmer, welche in der Ludwig-Maximilians-Universität München, sowie in verschiedenen buddhistischen Zentren in München rekrutiert wurden, nahmen insgesamt an den drei Experimenten teil. Die Teilnehmer nahmen freiwillig an den Experimenten teil und wurden für ihre Teilnahme finanziell entschädigt. Sie waren zwischen 18 und 55 Jahren alt, waren Nichtraucher, verfügten über keine Türkischkenntnisse, nahmen keine Medikamente, sowie keinen Alkohol und kein Koffein am Untersuchungstag ein. Alle Probanden hatten einen regelmäßigen Schlafrhythmus zwischen 6 und 10 Stunden Schlaf pro Nacht und in den letzten sechs Wochen vor den Experimenten keine schweren Störungen ihres

⁹ Lern-und Gedächtnistest unter 3.2 Methoden Gedächtnisaufgabe genauer beschrieben

Schlaf-Wach Rhythmus (z. B. Schichtarbeit oder Überseeflug). Damit ein mäßiger Schlafdruck aufgebaut wurde, standen die Probanden am Untersuchungstag, sowie einen Tag vorher, eine Stunde früher als gewohnt auf.

Versuchsdesign

In allen drei Experimenten lernten die Probanden zunächst eine Testbatterie bestehend aus verschiedenen Tests, welche deklaratives Gedächtnis prüfen. Die verschiedenen Tests der Testbatterie wurden mit unterschiedlichen Abrufarten, entweder mit einer Wiedergabe oder einer Wiedererkennung, abgefragt. Im Anschluss schließen die Probanden für zwei Stunden oder waren dieselbe Zeit wach. Drei Stunden nach dem Lernbeginn wurde das gelernte Material in Experiment 1 und 3 abgefragt. In Experiment 2 fand der Abruf acht Stunden nach dem Lernen statt. In Experiment 1 wurde eine Schlaf- mit einer Wachbedingung verglichen, welche am Nachmittag stattfand. In Experiment 2 wurde eine Schlaf- mit einer Wachbedingung verglichen, welche am frühen Vormittag stattfand. In Experiment 3 wurde eine Schlaf- mit einer Wach-, sowie mit einer interferenz-reduzierten Wachbedingung (Meditation) verglichen, welche am Nachmittag stattfand. In Experiment 1 und 2 spielten die Probanden Brettspiele oder schauten sich neutrale Filme, wie z. B. Tierdokumentationen, in der Wachbedingung an. Es war immer ein Versuchsleiter anwesend. In Experiment 3 handelte es sich kaum um studentische, junge Teilnehmer, daher wurde auf Brettspiele verzichtet und stattdessen ein Gespräch bei Tee mit dem Versuchsleiter in der Wachbedingung geführt. Alle drei Experimente waren als Design mit Messwiederholung konzipiert, das heißt, jeder Teilnehmer nahm an allen Versuchsbedingungen teil. Daher wurde den Teilnehmern vor den jeweiligen Terminen gesagt, in welcher Versuchsbedingung sie teilnehmen würden.

Zwischen den verschiedenen Versuchsbedingungen lag mindestens eine Woche, höchstens jedoch vier Wochen.

Gedächtnisaufgabe

Um deklaratives Gedächtnis zu testen wurde eine standardisierte Testbatterie aus der deutschen Leistungsdiagnostik, der sogenannte „Lern- und Gedächtnistest“ (LGT-3; Baeumler, 1974) verwendet. Der LGT-3 wurde als Papier- und Bleistifttest durchgeführt. Der LGT-3 prüft deklaratives Langzeitgedächtnis und ist als Parallelversion, A und B¹⁰ mit gleicher Schwierigkeit, angelegt. Jede dieser Parallelversionen bestand aus sechs Untertests: Einem Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte, sowie Zeichen. Für dieses Experiment wurden die sechs Untertests wiederrum in verbales Lernmaterial (türkische Vokabeln, Inhalte einer Kurzgeschichte), in nonverbales Lernmaterial (Stadtplan, Zeichen), in einzeln (Objekte) oder gepaart gelerntes Material (türkische Vokabeln, Telefonnummern, Zeichen), in Tests, welche mit einer Wiedergabe (Stadtplan, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte), oder einer Wiedererkennung (türkische Vokabeln, Zeichen), einer freien Wiedergabe (Stadtplan, Objekte, Inhalte einer Kurzgeschichte) oder einer Wiedergabe mit Hinweisreiz (Telefonnummern) abgerufen wurden, eingeteilt. Hier wurden jeweils die Mittelwerte aus den Untertests in den Klammern berechnet. Des Weiteren wurde ein Gesamtwert berechnet, welcher sich aus dem Summenwert aller sechs t-transformierten und gewichteten¹¹ Untertests zusammensetzte. Da der LGT-3 ein Geschwindigkeitstest ist, hatten alle Untertests beim Lernen, sowie in der

¹⁰ Für das Experiment 3 wurde eine dritte Parallelversion C des LGT-3, welche in einem Vorexperiment mit 10 Personen getestet wurde, und sich in allen sechs Untertests in der Schwierigkeit von der Version A und B nicht unterschied, entworfen.

¹¹ Die Gewichtungen werden von dem LGT-3 Manual vorgegeben

Wiedergabe eine zeitliche Beschränkung. Nach der standardisierten Instruktion des LGT-3 wird das Material direkt nach dem Lernen abgefragt. In den hier aufgeführten Experimenten fand der Abruf jedoch erst drei Stunden nach dem Lernen statt. Im Folgenden sollen die Untertests genauer beschrieben werden.

Stadtplan

Ein komplexer Pfad von der Wohnung zur Arbeitsstätte soll innerhalb von einer Minute gelernt werden. Im Abruf soll dieser Weg innerhalb von zwei Minuten wieder in den Stadtplan eingezeichnet werden (siehe Abbildung 4)



Abbildung 4. Lern- und Abrufmaterial des Stadtplans der ähnlichen Version C

Türkische Vokabeln

Zwanzig türkische Vokabeln mit deutscher Übersetzung sollen innerhalb von einer Minute gelernt werden. Im Abruf werden die türkischen Vokabeln (in einer anderen Reihenfolge als beim Lernen) mit fünf möglichen deutschen Übersetzungen präsentiert, und der Proband soll innerhalb von vier Minuten die jeweilige richtige Übersetzung ankreuzen (siehe Abbildung 5).

Lernen			Abruf					
Grenze	=	hudut	1 lang	uzun	inek	spor	önsezi	buse
Werk	=	eser	2 nein	domuz	cam	yok	bez	can
unbewusst	=	bilinçaltı	3 springen	bilek	atlamak	yemek	coban	okuyucu
Hafen	=	liman	4 Hafen	liman	kahve	hala	eser	kupa
Verstand	=	akıl	5 Kette	dalga	öksürük	zincir	heyhat	önsezi
eilig	=	acul	6 Werk	eser	yemek	akıl	evren	sual
nein	=	yok	7 Zentrum	heyhat	tasarruf	merkez	ahbap	pasta
Topf	=	kavanoz	8 Frage	yemek	yok	gezi	nine	sual
Meister	=	usta	9 Aussage	köpek	yürek	koyun	tasarruf	ifade
Herz	=	yürek	10 Denkmal	bacak	dudak	hasret	abide	yemek
springen	=	atlamak	11 Amsel	karatavuk	domuz	hudut	dalga	yapma
Aussage	=	ifade	12 Meister	önsezi	usta	köpük	ciklet	dost
Vesuch	=	deneme	13 unbewusst	bilek	ebebeyn	bilinçaltı	karaciger	duymak
Denkmal	=	abide	14 eilig	gezi	acul	kroki	tasit	kita
Kette	=	zincir	15 Kamm	tezayüt	araba	tarak	yapma	deneme
Kamm	=	tarak	16 Verstand	tasarruf	köpek	tutkal	tezayüt	akıl
Amsel	=	karatavuk	17 Topf	kavanoz	liman	kismet	kartal	dudak
Frage	=	sual	18 Vesuch	deneme	garip	eşitlik	makas	makarna
lang	=	uzun	19 Herz	sual	sevda	tutkal	yürek	ifade
Zentrum	=	merkez	20 Grenze	tezayüt	hudut	eser	dudak	özürlü

Abbildung 5. Lern- und Abrufmaterial der türkischen Vokabeln der ähnlichen Version C

Objekte

Zwanzig einfache Zeichenobjekte sollen innerhalb von einer Minute gelernt werden.

Im Abruf sollen diese Objekte innerhalb von zwei Minuten wieder erinnert und aufgeschrieben werden. Die Wiedergabereihenfolge spielt hier keine Rolle (siehe Abbildung 6).

Lernen



Abruf

1.	_____
2.	_____
3.	_____
4.	_____
5.	_____
6.	_____
7.	_____
8.	_____
9.	_____
10.	_____
...	
19.	_____
20.	_____

Abbildung 6. Lern- und Abrufmaterial der Gegenstände der ähnlichen Version C

Telefonnummern

Dreizehn dreistellige Telefonnummern, welche unterschiedlichen Abteilungen, wie z. B. dem Finanzamt oder der Gemeinde, zugeordnet sind, sollen innerhalb von zwei Minuten gelernt werden. Im Abruf werden nur die Abteilungen (in einer anderen Reihenfolge als beim Lernen) angegeben und die richtigen Nummern sollen an der richtigen Stelle innerhalb von zwei Minuten aufgeschrieben werden (siehe Abbildung 7).

Lernen	Abruf
Schwimmbad.....	220
1. Finanzamt	
Gemeinde.....	200
2. Masseur	
Finanzamt.....	777
3. Galerie	
Apotheke.....	191
4. Kindergarten	
Galerie.....	300
5. Versicherung	
Masseur.....	551
6. Restaurant	
Flughafen.....	622
7. Altenheim	
Versicherung.....	333
8. Schule	
Schule.....	952
9. Flughafen	
Kindergarten.....	656
10. Apotheke	
Altenheim.....	999
11. Schwimmbad	
Restaurant.....	949
12. Gemeinde	
Frisör.....	748
13. Frisör	

Abbildung 7. Lern- und Abrufmaterial der Telefonnummern der ähnlichen Version C

Inhalte einer Kurzgeschichte

Es sollen so viele Details wie möglich aus einer Kurzgeschichte über z. B. den Bau einer Bibliothek innerhalb von einer Minute behalten werden. Im Abruf werden vierzehn Fragen zu den Namen und den Zahlen, welche in der Kurzgeschichte

vorkamen, gestellt und diese sollen innerhalb von vier Minuten beantwortet werden (siehe Abbildung 8).

Lernen	Abruf
Geplant ist der Bau einer Bibliothek mit einem Fassungsvermögen von 850 000 Bänden. Die Bibliothek soll den Namen des vor 130 Jahren in der Stadt geborenen Schriftstellers Friedrich Welter tragen.	1. Vorname und Name des Schriftstellers? 2. Vorname und Name des Grundstücksbesitzers?
Die Gesamtkosten der Bibliothek werden auf 11 Millionen Mark geschätzt. Ein Teil davon wird durch Stiftungen aufgebracht. Stifter sind folgende 8 Unternehmen: eine Schuhfabrik, eine Bank, eine Automobilfirma, ein Elektrizitätswerk, eine Porzellanfabrik, eine Tageszeitung, eine Transportgesellschaft und eine Uhrenfabrik.	3. Name der Straße, an der das Grundstück liegt? 4. Der Nachname des Architektenhepaars? 5. Die Vornamen des Architektenhepaars?
Als Baugelände ist ein 7300 qm großes Grundstück an der Waldstraße Nr. 16 vorgesehen. Kaufpreis 90 Mark pro Quadratmeter. Derzeitiger Besitzer: Martin Schulz.	6. Fassungsvermögen der Bibliothek? (Zahl der Bände) 7. Vor wieviel Jahren wurde der Schriftsteller geboren?
Den Architekturwettbewerb gewann das Ehepaar Eva und Hans Neumann.	8. Wieviel Millionen Mark kostet der Bau? 9. Wieviel Quadratmeter umfaßt das Baugelände?
Die Bibliothek wird insgesamt 72 Räume umfassen, darunter 6 Leseräume.	10. Welche Hausnummer hat das Anwesen? 11. Wie hoch ist der Quadratmeterpreis des Grundstücks? 12. Wieviel Räume umfaßt die Bibliothek? 13. Wieviel Leseräume hat die Bibliothek?
	14. bis 21. Welche 8 Unternehmen beteiligen sich an der Stiftung?

Abbildung 8. Lern- und Abrufmaterial der Kurzgeschichte der ähnlichen Version C

Zeichen

Zwanzig Firmenzeichen und ihre Umrahmungen sollen innerhalb von einer Minute gelernt werden. Im Abruf werden nur die Firmenzeichen und vier mögliche Umrahmungen angegeben. Innerhalb von vier Minuten soll jeweils die richtige Umrahmung angekreuzt werden (siehe Abbildung 9).

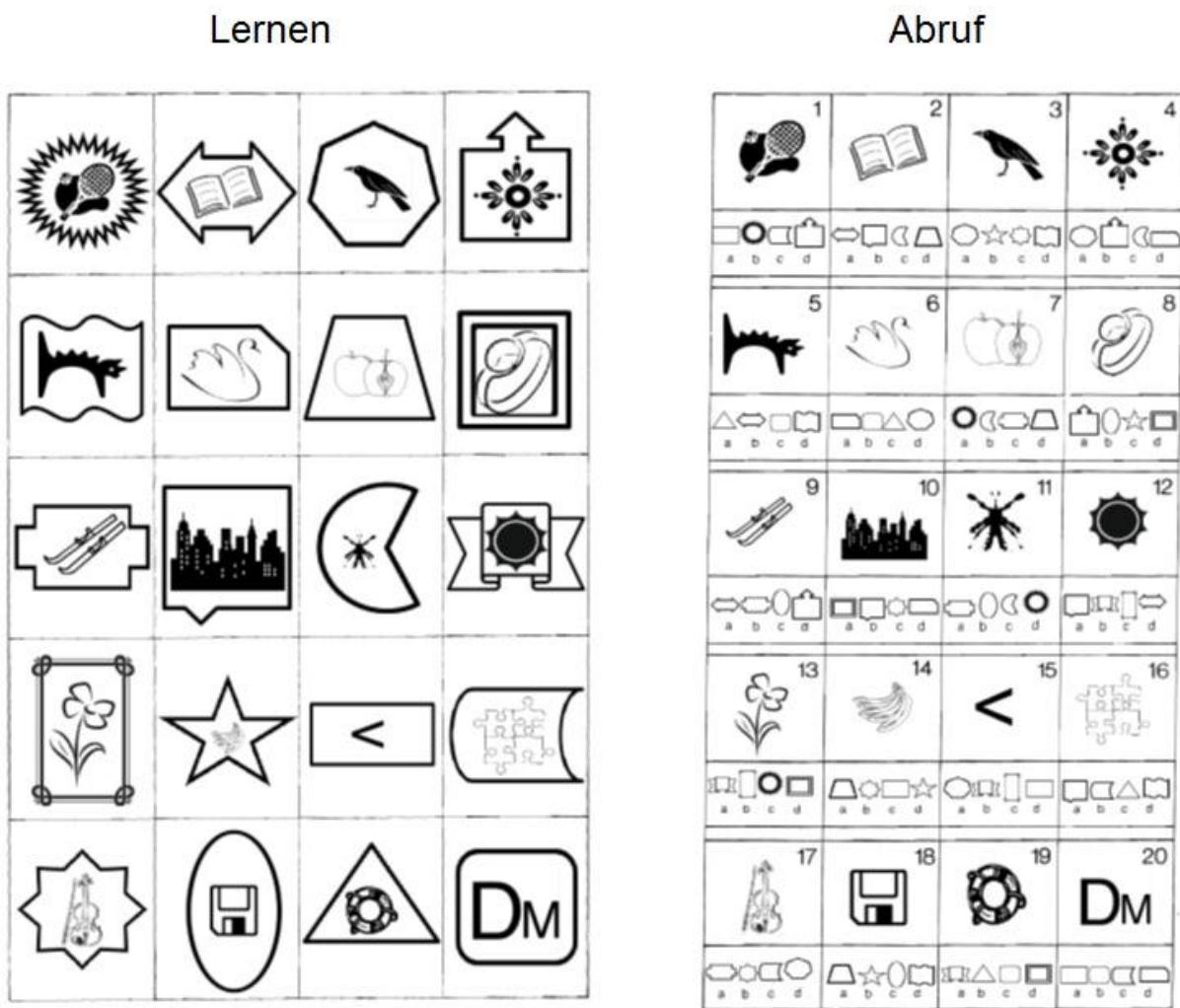


Abbildung 9. Lern- und Abrufmaterial der Firmenzeichen der ähnlichen Version C

Experiment 1

Zwanzig Studenten (10 Männer) zwischen 18 und 30 Jahren nahmen am Experiment 1 teil. Ein Proband musste ausgeschlossen werden, da er in der Schlafbedingung nicht schlafen konnte. Bei einem anderen Probanden fehlte der Wert in den türkischen Vokabeln und damit auch der Gesamtwert, sowie der Wert für das verbale Lernmaterial, für das gepaart gelernte Material, als auch für das Material, das mit der Wiedererkennung abgerufen wurde. Die EEG-Aufzeichnungen fehlten für zwei Probanden aufgrund technischer Probleme während der Aufzeichnungen. Die Probanden kamen jeweils um 13 Uhr in das Schlaflabor der Martiusstraße 4 in

München, lernten den LGT-3 (Dauer ca. 15 Minuten), schliefen oder waren wach (Dauer 2 Stunden), wurden abgefragt (Dauer ca. 30 Minuten) und verließen das Schlaflabor um 17 Uhr wieder.

Experiment 2

Zwanzig Studenten (7 Männer) zwischen 20 und 30 Jahren nahmen am Experiment 2 teil. Zwei Probanden mussten ausgeschlossen werden, da sie in der Schlafbedingung nicht schlafen konnten. Die Probanden kamen jeweils um 8 Uhr in das Schlaflabor der Martiusstraße 4 in München, lernten den LGT-3 (Dauer ca. 15 Minuten), schliefen oder waren wach (Dauer 2 Stunden) und verließen das Schlaflabor gegen 11:30 Uhr wieder und kehrten um 16:30 Uhr für den Abruf des LGT-3 (Dauer ca. 30 Minuten) zurück und verließen das Schlaflabor um 17 Uhr wieder. Zwischen 11:30 Uhr und 16:30 Uhr trugen die Probanden Aktimeter. Ein Aktimeter wird wie eine Armbanduhr getragen und registriert die Aktivitätsmuster einer Person, welche mit einer Software ausgelesen werden. Wird über längere Zeit keine Bewegungsaktivität angezeigt, könnte dies darauf hindeuten, dass die Person in dieser Zeit geschlafen hat.

Experiment 3

Siebzehn Probanden (14 Männer) zwischen 24 und 55 Jahren mit einer Meditationserfahrung von mindestens zwei Jahren mit mindestens 20 minütiger täglicher Praxis nahmen am Experiment 3 teil. Während der interferenz-reduzierten Wachbedingung meditierten die Probanden. Sie richteten dabei ihren Aufmerksamkeitsfokus auf das Objekt ihrer Praxis, wie z. B. den Atem oder ein Mantra. Zwei Probanden mussten ausgeschlossen werden, da sie in der Schlafbedingung nicht schlafen konnten, ein Proband wurde ausgeschlossen, da er während der Meditation eingeschlafen ist. Für einen Probanden fehlte der Wert des

Stadtplans und damit auch der Gesamtwert, sowie der Wert für das nonverbale Lernmaterial, als auch für das Material, welches mit der Wiedergabe und der freien Wiedergabe abgerufen wurde. Die Probanden kamen zwischen 12 Uhr und 17 Uhr in das Schlaflabor der Martiusstraße 4 in München, lernten den LGT-3 (Dauer ca. 15 Minuten), schliefen, meditierten oder waren wach (Dauer 2 Stunden), wurden abgefragt (Dauer ca. 30 Minuten) und verließen das Schlaflabor vier Stunden nach Versuchsbeginn wieder. Jeder Proband wurde in allen drei Versuchsbedingungen zur gleichen Tageszeit getestet.

Polysomnographisches EEG

Das EEG wurde von zwei Schädelelektroden (C3, C4) nach dem internationalen 10-20 System (Jasper, 1958) gegen eine Referenz an der Nase mit einer Aufzeichnungsrate von 500 Hz mit dem Brain Vision Recorder (Brain Products, Gilching, Deutschland) aufgezeichnet. Je ein bipolares EOG und ein EMG wurden darüber hinaus aufgenommen. Der Schlaf wurde von zwei unabhängigen Beurteilern nach den Standardkriterien (Rechtschaffen & Kales, 1968) klassifiziert und bei Unstimmigkeiten von einem dritten Beurteiler überprüft.

Spektrale Leistungsdichte

Die EEG-Aufzeichnungen wurden im Brain Vision Analyzer 2.0.1 (Brain Products, Gilching, Deutschland) in einsekündige Abschnitte aufgeteilt und in MATLAB 7.12.0 (R2011a, the Mathworks, Inc., München, Deutschland) exportiert. Für die Artefaktkorrektur wurden die EEG-Daten zunächst mit einem Hochpassfilter von 0.7 Hz und einem Tiefpassfilter von 40 Hz gefiltert. Anschließend wurden die EEG-Daten mit einem Algorithmus nach Muskelartefakten und Sprüngen durchsucht. Wurde ein bestimmter Richtwert überschritten, wurde eine EEG-Epoche als unbrauchbar markiert und nicht für die weitere Analyse verwendet. Die spektrale Leistungsdichte

wurde mit der Welch's Methode mit einer Fenstergröße von 250 ms und einer Überschneidungsrate von 50% berechnet. Logtransformierte¹² durchschnittliche spektrale Leistungsdichten wurden für die verschiedenen Schlafstadien: Schlafstadium 2-4, REM-Schlaf, Tiefschlaf (SWS; Schlafstadium 3+4) und NREM-Schlaf für die folgenden Frequenzen berechnet: Delta (1 bis 4 Hz), Theta (4 bis 8 Hz), Alpha (8 bis 12 Hz), Sigma (12 bis 16 Hz) und Beta (16 bis 30 Hz).

Schlafspindeln

Die Schlafspindeln wurden mit einem Algorithmus berechnet (Molle, et al., 2002). Die Schlafspindelermittlung wurde in 30sekündigen, artefaktfreien NREM-Epochen, welche über der C3 und C4 aufgenommen wurden, getätigt. Für jeden Proband wurde ein individuelles Spindelband definiert: der individuelle höchste Ausschlag im jeweiligen Leistungsspektrum ± 1.5 Hz. Die EEG-Daten wurden im individuellen Spindelband zunächst gefiltert. Anschließend wurde der „root mean square“ berechnet. Damit eine Schlafspindel ermittelt wurde (i) musste ein Grenzwert von 1.5 der Standardabweichung des „root mean squares“ überschritten werden und (ii) musste die Grenzwertüberschreitung für mindestens 0.5 Sekunden höchstens jedoch für 3 Sekunden andauern. Fiel die Grenzwertüberschreitung für 0.5 Sekunden unter den Grenzwert, wurden zwei Schlafspindeln detektiert. Es wurde die Schlafspindelanzahl (=Gesamtanzahl an Schlafspindeln), sowie die Schlafspindelaktivität [Dauer*Amplitude*(Gesamtanzahl/Epochen)] berechnet.

¹² Die Logtransformation wurde gewählt, damit die Unterschiede zwischen den kleinen und den großen Werten der Frequenzbänder nicht zu groß waren.

Statistik

Alle Daten wurden in PASW Statistics 18 (PASW, Chicago, IL, USA) berechnet.

Für jedes Experiment 1 bis 3

Um eine Vergleichbarkeit zwischen den Rohwerten der einzelnen Untertests sicherzustellen, wurden alle Rohwerte der Untertests des LGT-3 z-transformiert. Es wurden Varianzanalysen mit den zwei Messwiederholungsfaktoren BEDINGUNG (Schlaf vs. Wach) und MATERIAL (verbales vs. nonverbales Lernmaterial, einzeln vs. gepaart gelerntes Material, Material, welches mit Wiedergabe vs. Material, welches mit Wiedererkennung abgerufen wurde, Material, welches mit freier Wiedergabe vs. Material, welches mit Wiedergabe mit Hinweisreiz abgerufen wurde) berechnet. Des Weiteren wurde eine Varianzanalyse mit den zwei Messwiederholungsfaktoren BEDINGUNG (Schlaf vs. Wach) und TEST (Stadtplan vs. türkische Vokabeln vs. Objekte vs. Telefonnummern vs. Inhalte einer Kurzgeschichte vs. Zeichen) berechnet. Post hoc t-tests für verbundene Stichproben (zweiseitig) klärten jeweils signifikante Unterschiede auf.

Für die zusammengefassten Daten der Experimente 1 bis 3

Schlafdauer

Es wurden Korrelationen zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und der Dauer der einzelnen Schlafstadien (Schlafstadium 2-4, REM-Schlaf, SWS, NREM-Schlaf) berechnet.

Logtransformierte, durchschnittliche Leistungsdichte

Es wurden Korrelationen zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und folgenden logtransformierten, durchschnittlichen Leistungsdichten [Delta (1 bis 4 Hz), Theta (4

bis 8 Hz), Alpha (8 bis 12 Hz), Sigma (12 bis 16 Hz) und Beta (16 bis 30 Hz)] getrennt für Schlafstadium 2-4, REM-Schlaf, SWS und NREM-Schlaf berechnet.

Schlafspindeln

Es wurden Korrelationen zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und den Schlafspindeln (Schlafspindelanzahl und Schlafspindelaktivität) getrennt für Schlafstadium 2, SWS und NREM-Schlaf berechnet.

3.3 Ergebnisse

Experiment 1

Schlafdaten

Die Probanden verbrachten durchschnittlich 10.41 (Standardabweichung (SD) \pm 9.66) Minuten in Schlafstadium 1, 48.26 (SD \pm 18.24) Minuten in Schlafstadium 2, 9.32 (SD \pm 4.46) Minuten in Schlafstadium 3, 15.50 (SD \pm 15.33) Minuten in Schlafstadium 4, 6.00 (SD \pm 8.40) Minuten im REM-Schlaf.

Verhaltensdaten

Verbales vs. Nonverbales Lernmaterial

Ein Vergleich des verbalen und nonverbalen Lernmaterials ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=6.06, p<.05$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.03, p=.86$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=0.73, p=.41$]. Verbales und nonverbales Lernmaterial wurde nicht unterschiedlich in der Schlaf- oder Wachbedingung konsolidiert. Jedoch erzielten Probanden in der Schlafbedingung (Mittelwert (M)=0.18, SD \pm 0.64) generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung (M=-0.16, SD \pm 0.60).

Einzeln und gepaart gelerntes Material

Ein Vergleich des einzeln und gepaart gelernten Materials ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=6.11, p<.05$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.01, p=.94$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=0.86, p=.37$]. Einzeln und gepaart gelerntes Material wurde nicht unterschiedlich in der Schlaf- oder Wachbedingung konsolidiert. Jedoch erlangten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.16, SD\pm 0.79$) generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.13, SD\pm 0.71$).

Wiedergabe vs. Wiedererkennung

Ein Vergleich der Abrufarten Wiedergabe und Wiedererkennung ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=10.31, p<.01$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.00, p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=1.24, p=.28$]. Die Abrufarten Wiedergabe und Wiedererkennung nahmen keinen Einfluss darauf, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Jedoch erzielten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.19, SD\pm 0.64$) generell bessere Leistungen als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.16, SD\pm 0.64$).

Freie Wiedergabe vs. freie Wiedergabe mit Hinweisreiz

Ein Vergleich der Abrufarten freie Wiedergabe und Wiedergabe mit Hinweisreiz ergab keinen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,18)=1.75, p=.20$], sowie keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,18)=0.00, p=1.00$], als auch keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,18)=0.00, p=.97$]. Die Abrufarten freie Wiedergabe und Wiedergabe mit

Hinweisreiz übten keinen Einfluss darauf aus, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt.

Das unterschiedliche deklarative Lernmaterial, sowie die Abrufarten, welche im LGT-3 getestet wurden, übten keinen Einfluss darauf aus, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Es zeigte sich jedoch, dass Probanden, die nach dem Lernen schliefen, generell bessere Leistungen erbrachten, als Probanden, die nach dem Lernen wach waren.

Vergleich von allen Untertests des LGT-3 (Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte und Zeichen)

Es ergab sich ein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=8.12$, $p<.05$], jedoch kein signifikanter Haupteffekt für den TEST [$F(5,85)=0.02$, $p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem TEST [$F(5,85)=0.51$, $p=.72$]. Die diversen Untertests des LGT-3 wurden nicht unterschiedlich in einer Schlaf- und einer Wachphase konsolidiert. Jedoch erbrachten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.17$, $SD\pm0.64$) generell bessere Leistungen als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.14$, $SD\pm0.57$).

Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte und Zeichen

Da die meisten Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, nur einen Test verwenden, wurden auch die einzelnen Untertests des LGT-3 nach Unterschieden zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung untersucht. Hier wurden die Rohwerte der einzelnen Untertests miteinander verglichen. Des Weiteren wurde der Gesamtwert des LGT-3 untersucht. T-tests für verbundene Stichproben (zweiseitig) ergaben signifikante Unterschiede

zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in den Zeichen [$t(18)=2.27, p<.05$] und dem Gesamtwert des LGT-3 [$t(17)=2.58, p<.05$]. Probanden in der Schlafbedingung (Zeichen: $M=12.90, SD\pm2.58$; Gesamtwert des LGT-3: $M=47.72, SD\pm10.81$) erzielten bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung (Zeichen: $M=11.16, SD\pm3.32$; Gesamtwert des LGT-3: $M=42.50, SD\pm11.03$) (siehe Abbildung 10 und Abbildung 13).

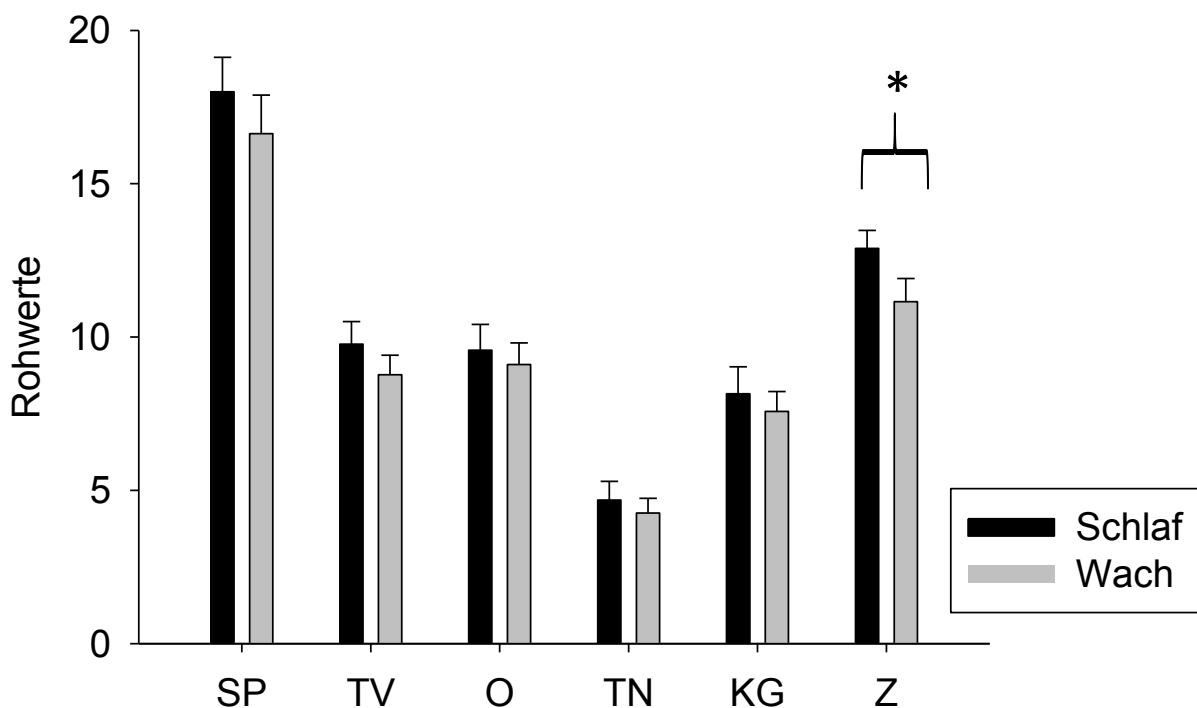


Abbildung 10. Rohwerte des LGT-3 für den Stadtplan (SP), die türkischen Vokabeln (TV), die Objekte (O), die Telefonnummern (TN), die Inhalte der Kurzgeschichte (KG) und die Zeichen (Z) nach Schlaf- und Wachbedingung getrennt. Die Rohwerte in den Zeichen unterschieden sich signifikant (*) zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung ($p<.05$).

Experiment 2

Schlafdaten

Die Probanden verbrachten durchschnittlich 15.00 ($SD \pm 7.39$) Minuten in Schlafstadium 1, 53.69 ($SD \pm 16.85$) Minuten in Schlafstadium 2, 6.39 ($SD \pm 6.32$) Minuten in Schlafstadium 3, 3.08 ($SD \pm 7.00$) Minuten in Schlafstadium 4, 11.39 ($SD \pm 8.26$) Minuten im REM-Schlaf.

Verhaltensdaten

Verbales vs. Nonverbales Lernmaterial

Ein Vergleich des verbalen und nonverbalen Lernmaterials ergab keinen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=1.170, p=.30$], sowie keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.00, p=1.00$], als auch keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=2.00, p=.18$]. Verbales und nonverbales Lernmaterial wurde nicht unterschiedlich in einer Schlaf-oder einer Wachphase konsolidiert.

Einzeln und gepaart gelerntes Material

Ein Vergleich des einzeln und gepaart gelernten Materials ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=11.44, p<.01$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.00, p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=2.22, p=.16$]. Einzeln und gepaart gelerntes Material wurde nicht unterschiedlich in der Schlaf- oder Wachbedingung konsolidiert. Jedoch erlangten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.22, SD \pm 0.64$) generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.22, SD \pm 0.66$).

Wiedergabe vs. Wiedererkennung

Ein Vergleich der Abrufarten Wiedergabe und Wiedererkennung ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=4.88, p<.05$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.00, p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=2.51, p=.13$]. Die Abrufarten Wiedergabe und Wiedererkennung nahmen keinen Einfluss darauf, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Jedoch erzielten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.12, SD\pm0.63$) generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.12, SD\pm0.59$).

Freie Wiedergabe vs. freie Wiedergabe mit Hinweisreiz

Ein Vergleich der Abrufarten freie Wiedergabe und Wiedergabe mit Hinweisreiz ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=5.54, p<.05$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,17)=0.00, p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,17)=0.60, p=.45$]. Die Abrufarten freie Wiedergabe und Wiedergabe mit Hinweisreiz übten keinen Einfluss darauf aus, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Jedoch erbrachten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.21, SD\pm0.79$) generell bessere Leistungen als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.21, SD\pm0.57$).

Das unterschiedliche deklarative Lernmaterial, sowie die Abrufarten, welche im LGT-3 getestet wurden, Einfluss darauf aus, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Es zeigte sich jedoch, dass Probanden, die nach dem Lernen schliefen, generell bessere Leistungen erbrachten, als Probanden, die nach dem Lernen wach waren.

Vergleich von allen Untertests des LGT-3 (Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte und Zeichen)

Es ergab sich ein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,17)=6.69, p<.05$], jedoch kein signifikanter Haupteffekt für den TEST [$F(5,85)=0.00, p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem TEST [$F(5,85)=1.74, p=.14$]. Kein einzelner Untertest des LGT-3 wurde bevorzugt im Schlaf konsolidiert. Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.14, SD\pm0.63$) erzielten jedoch generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.14, SD\pm0.58$).

Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte und Zeichen

Da die meisten Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, nur einen Test verwenden, wurden auch die einzelnen Untertests des LGT-3 nach Unterschieden zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung untersucht. Hier wurden die Rohwerte der einzelnen Untertests miteinander verglichen. Des Weiteren wurde der Gesamtwert des LGT-3 untersucht. T-tests für verbundene Stichproben (zweiseitig) ergaben signifikante Unterschiede zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in den türkischen Vokabeln [$t(17)=2.19, p<.05$], sowie in den Objekten [$t(17)=3.06, p<.01$] und dem Gesamtwert des LGT-3 [$t(17)=2.37, p<.05$]. Probanden in der Schlafbedingung (türkische Vokabeln: $M=9.17, SD\pm3.22$; Objekte: $M=7.44, SD\pm2.60$; Gesamtwert des LGT-3: $M=39.56, SD\pm9.78$) erzielten bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung (türkische Vokabeln: $M=8.11, SD\pm3.31$; Objekte: $M=5.67, SD\pm2.72$; Gesamtwert des LGT-3: $M=35.67, SD\pm9.00$) (siehe Abbildung 11 und Abbildung 13).

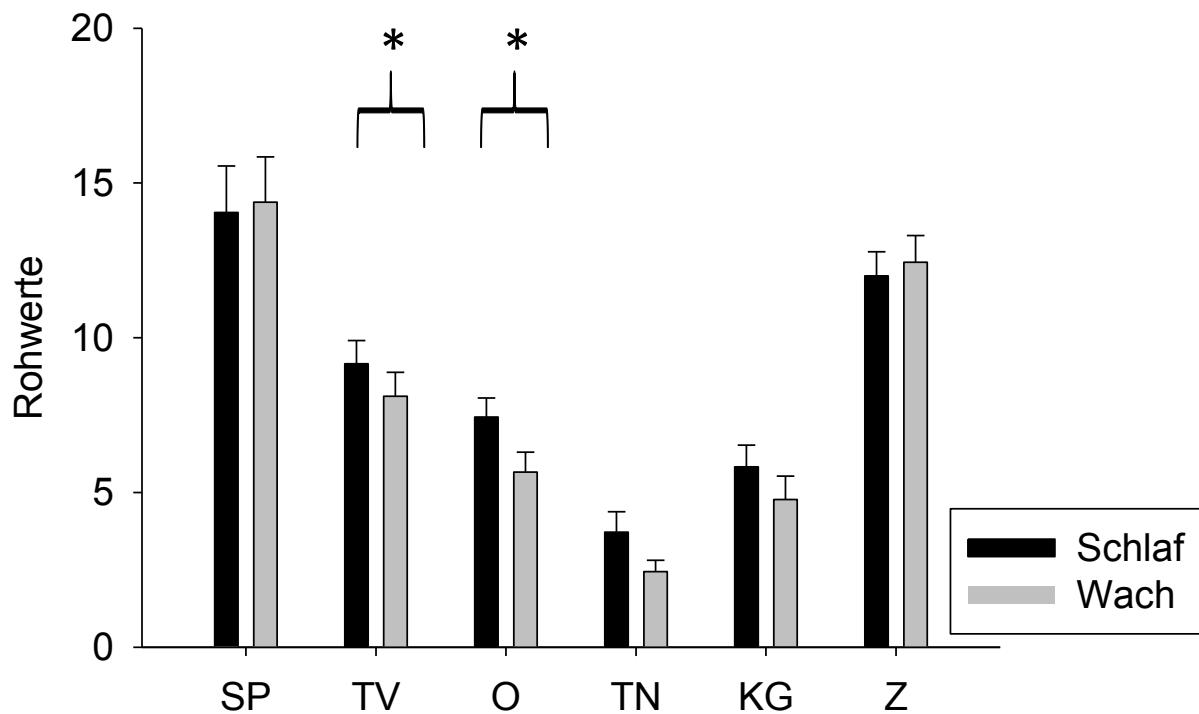


Abbildung 11. Rohwerte des LGT-3 für den Stadtplan (SP), die türkischen Vokabeln (TV), die Objekte (O), die Telefonnummern (TN), die Inhalte der Kurzgeschichte (KG) und die Zeichen (Z) nach Schlaf-und Wachbedingung getrennt. Die Rohwerte in den türkischen Vokablen und den Objekten unterschieden sich signifikant (*) zwischen der Schlaf-und der Wachbedingung ($p < .05$).

Experiment 3

Schlafdaten

Die Probanden verbrachten durchschnittlich 12.32 ($SD \pm 9.32$) Minuten in Schlafstadium 1, 42.12 ($SD \pm 21.01$) Minuten in Schlafstadium 2, 6.25 ($SD \pm 7.02$) Minuten in Schlafstadium 3, 2.89 ($SD \pm 5.42$) Minuten in Schlafstadium 4, 4.43 ($SD \pm 9.63$) Minuten im REM-Schlaf.

Verhaltensdaten

Verbales vs. Nonverbales Lernmaterial

Ein Vergleich des verbalen und nonverbalen Lernmaterials ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,12)=5.53, p<.05$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,12)=0.03, p=.87$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,12)=3.20, p=.10$]. Verbales und nonverbales Lernmaterial wurde nicht unterschiedlich in der Schlaf- oder Wachbedingung konsolidiert. Jedoch erzielten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.20, SD\pm0.76$) generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.22, SD\pm0.58$).

Einzeln und gepaart gelerntes Material

Ein Vergleich des einzeln und gepaart gelernten Materials ergab eine Tendenz für die BEDINGUNG [$F(1,13)=3.64, p=.08$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,13)=0.00, p=1.00$], als auch keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,13)=0.07, p=.80$]. Einzeln und gepaart gelerntes Material wurde nicht unterschiedlich in der Schlaf- oder Wachbedingung konsolidiert. Jedoch erzielten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.15, SD\pm0.78$) tendenziell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.15, SD\pm0.60$).

Wiedergabe vs. Wiedererkennung

Ein Vergleich der Abrufarten Wiedergabe und Wiedererkennung ergab einen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,12)=4.65, p<.05$], jedoch keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,12)=0.04, p=.85$], als auch keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL.

[$F(1,12)=0.00, p=1.00$]. Die Abrufarten Wiedergabe und Wiedererkennung nahmen keinen Einfluss darauf, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Jedoch erzielten Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.18, SD\pm0.73$) bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.17, SD\pm0.51$).

Freie Wiedergabe vs. freie Wiedergabe mit Hinweisreiz

Ein Vergleich der Abrufarten freie Wiedergabe und Wiedergabe mit Hinweisreiz ergab keinen signifikanten Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,12)=1.55, p=.24$], sowie keinen signifikanten Haupteffekt für das MATERIAL [$F(1,12)=0.01, p=.92$], als auch keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem MATERIAL [$F(1,12)=3.00, p=.11$]. Die Abrufarten freie Wiedergabe und Wiedergabe mit Hinweisreiz übten keinen Einfluss darauf aus, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt.

Das unterschiedliche deklarative Lernmaterial, sowie die Abrufarten, welche im LGT-3 getestet wurden, übten keinen Einfluss darauf aus, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt. Es zeigte sich jedoch, dass Probanden, die nach dem Lernen schliefen, bessere Leistungen erbrachten, als Probanden, die nach dem Lernen wach waren.

Vergleich von allen Untertests des LGT-3 (Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte und Zeichen)

Es ergab sich ein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,12)=5.78, p<.05$], jedoch kein signifikanter Haupteffekt für den TEST [$F(5,60)=0.06, p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem TEST [$F(5,60)=1.05, p=.40$]. Die diversen Untertests des LGT-3 wurden nicht unterschiedlich in einer Schlaf- und einer Wachphase konsolidiert. Jedoch erbrachten

Probanden in der Schlafbedingung ($M=0.19$, $SD\pm0.71$) generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.17$, $SD\pm0.50$).

Stadtplan, türkische Vokabeln, Objekte, Telefonnummern, Inhalte einer Kurzgeschichte und Zeichen

Da die meisten Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, nur einen Test verwenden, wurden auch die einzelnen Untertests des LGT-3 nach Unterschieden zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung untersucht. Hier wurden die Rohwerte der einzelnen Untertests miteinander verglichen. Des Weiteren wurde der Gesamtwert des LGT-3 untersucht. T-tests für verbundene Stichproben (zweiseitig) ergaben signifikante Unterschiede zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in dem Gesamtwert des LGT-3 [$t(12)=2.22$, $p<.05$]. Probanden in der Schlafbedingung ($M=39.62$, $SD\pm11.55$) erzielten generell bessere Ergebnisse als Probanden in der Wachbedingung ($M=34.08$, $SD\pm7.59$) (siehe Abbildung 12 und Abbildung 13).

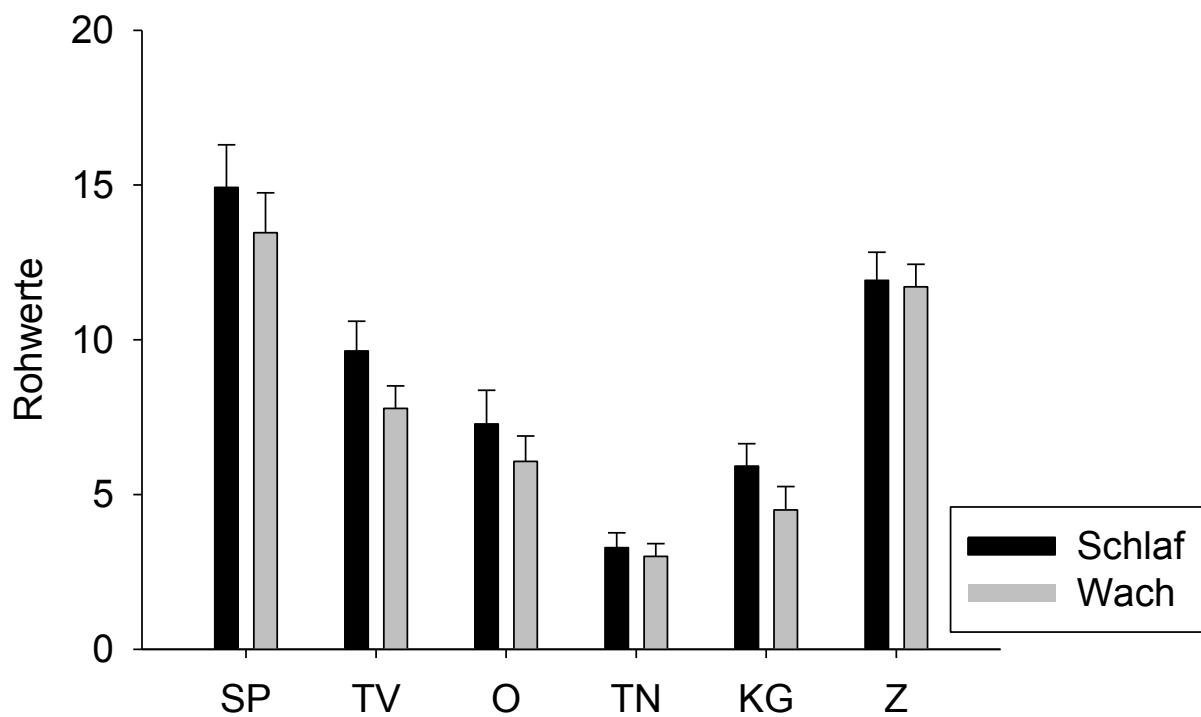


Abbildung 12. Rohwerte des LGT-3 für den Stadtplan (SP), die türkischen Vokabeln (TV), die Objekte (O), die Telefonnummern (TN), die Inhalte der Kurzgeschichte (KG) und die Zeichen (Z) nach Schlaf-und Wachbedingung getrennt.

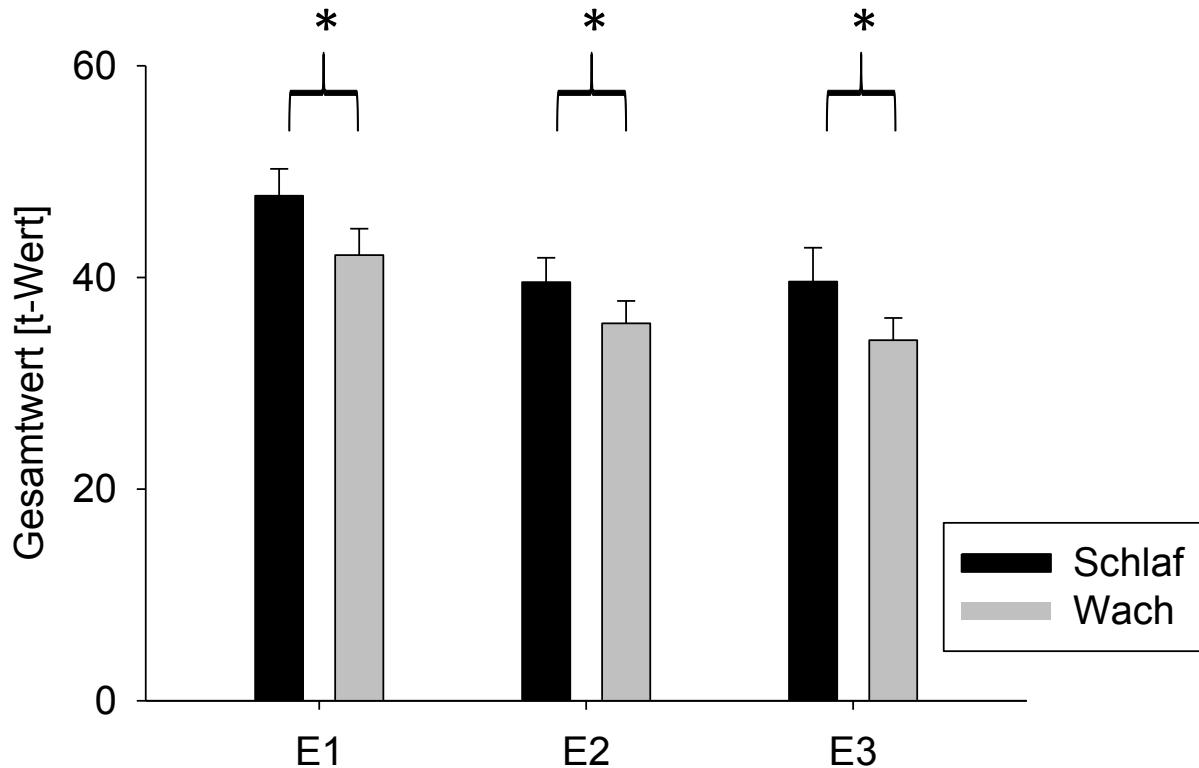


Abbildung 13. Der Gesamtwert des LGT-3 getrennt für Experiment 1 (E1), Experiment 2 (E2) und Experiment 3 (E3) für die Schlaf- und die Wachbedingung. Die Schlafbedingung unterschied sich signifikant (*) von der Wachbedingung in allen drei Experimenten ($p<.05$).

Verhaltensdaten mit interferenz-reduzierter Wachkontrolle

Um eine Vergleichbarkeit zwischen den Rohwerten der einzelnen Untertests sicherzustellen, wurden alle Rohwerte der Untertests des LGT-3 z-transformiert. Eine Varianzanalyse wurde für die zwei Messwiederholungsfaktoren BEDINGUNG (Schlaf vs. Wach vs. Meditation) und TEST (Stadtplan vs. türkische Vokabeln vs. Objekte vs. Telefonnummern vs. Inhalte einer Kurzgeschichte vs. Zeichen) berechnet. Post hoc t-tests (zweiseitig) für verbundene Stichproben klärten signifikante Unterschiede auf.

Es ergab sich ein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(2,24)=4.24$, $p<.05$], jedoch kein signifikanter Haupteffekt für den TEST [$F(5,60)=0.04$, $p=1.00$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und dem TEST

$[F(10,120)=1.17, p=.32]$. Die Schlafbedingung unterschied sich signifikant von der Wachbedingung [$t(12)=2.48, p<.05$] und der interferenz-reduzierten Wachbedingung [$t(12)=2.78, p<.05$]. Es gab jedoch keinen Unterschied zwischen der Wachbedingung und der interferenz-reduzierten Wachbedingung [$t(12)=-0.26, p=.80$] (siehe Abbildung 14). Probanden erzielten nach einer Schlafphase ($M=0.24, SD\pm 0.72$) generell bessere Ergebnisse als nach einer Wachphase ($M=-0.13, SD\pm 0.50$), sowie nach einer interferenz-reduzierten Wachphase ($M=-0.09, SD\pm 0.57$).

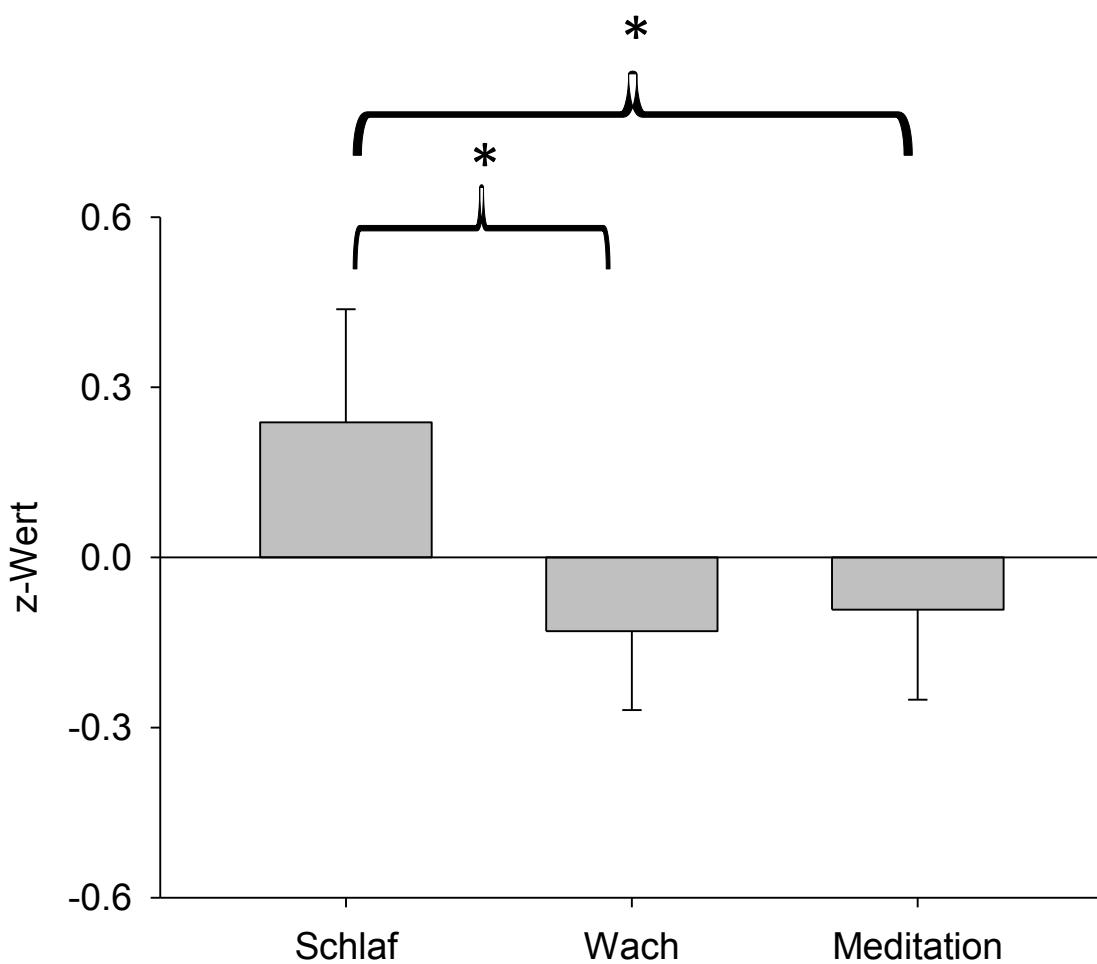


Abbildung 14. Gemittelte z-Werte über alle Untertests des LGT-3 für die Schlaf-, die Wach- und die interferenz-reduzierte Wachbedingung, die Meditation. Es gab einen signifikanten (*) Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung und der Schlaf- und der interferenz-reduzierten Wachbedingung ($p<.05$).

EEG-Parameter für die zusammengefassten Daten der Experimente 1 bis 3

Schlafdauer

Es gab keine signifikante Korrelation zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und der Dauer im (i) Schlafstadium 2 [$r(45)=0.08, p=.58$], (ii) Schlafstadium 3 [$r(45)=0.14, p=.36$], (iii) Schlafstadium 4 [$r(45)=0.21, p=.15$], (iv) REM-Schlaf [$r(45)=-0.11, p=.47$], (v) SWS [$r(45)=0.23, p=.12$], sowie (vi) NREM-Schlaf [$r(45)=0.21, p=.15$]. Es gab keinen Zusammenhang zwischen der Schlafdauer in den einzelnen Schlafstadien und dem Gesamtwert das LGT-3.

Logtransformierte, durchschnittliche Leistungsdichte

Es ergab sich eine signifikante Korrelation zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und der logtransformierten, durchschnittlichen Leistungsdichte im Sigmaband in Schlafstadium 2 [$r(45)=.32, p<.05$] (siehe Abbildung 15). Des Weiteren ergab sich eine Tendenz zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und der logtransformierten, durchschnittlichen Leistungsdichte im Deltaband im SWS [$r(35)=.31, p=.07$]. Je höher die logtransformierte, durchschnittliche Leistungsdichte im Sigmaband in Schlafstadium 2 in Probanden war, desto besser war ihre Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3.

Schlafspindeln

Es ergab sich eine signifikante Korrelation zwischen dem Gesamtwert des LGT-3 und der Spindelaktivität in Schlafstadium 2 [$r(45)=.28, p<.05$], sowie der Gesamtanzahl an Schlafspindeln in SWS [$r(32)=.35, p<.05$] (siehe Abbildung 16 und Abbildung 17). Je höher die Spindelaktivität in Schlafstadium 2 in Probanden war, desto besser war ihre Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3. Sowie, je mehr

Schlafspindeln die Probanden im SWS hatten, desto besser war ihre Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3.

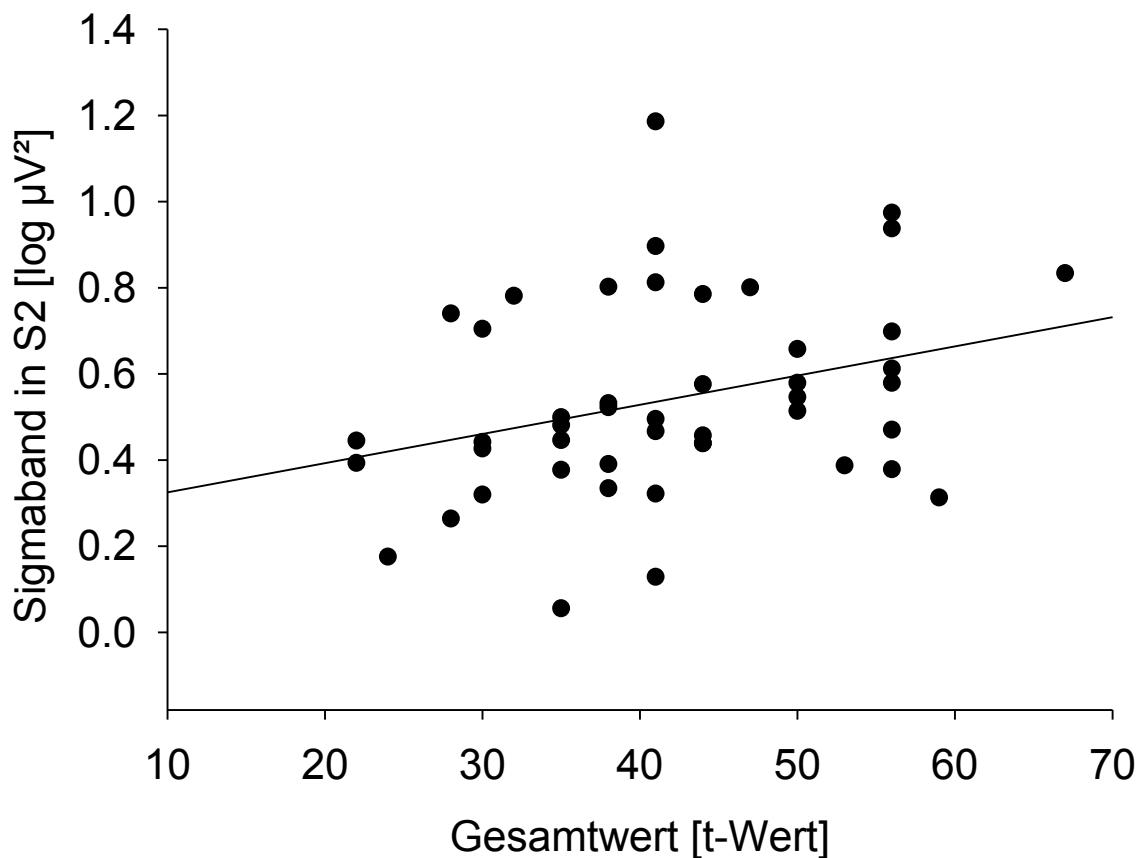


Abbildung 15. Zusammenhang zwischen der logtransformierten, durchschnittlichen Leistungsdichte im Sigmaband in Schlafstadium 2 (S2) und dem Gesamtwert des LGT-3 [$r(45)=.32, p<.05$].

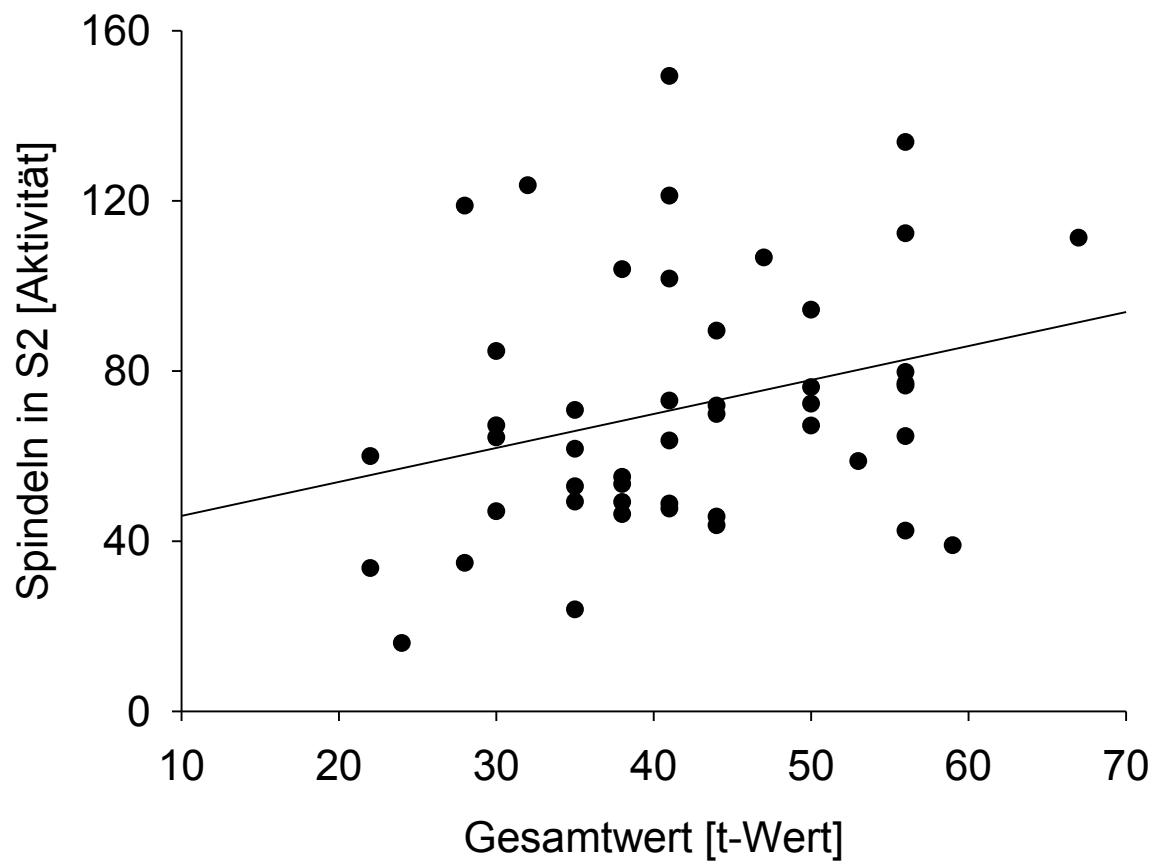


Abbildung 16. Zusammenhang zwischen der Schlafspindelaktivität in Schlafstadium 2 (S2) und dem Gesamtwert des LGT-3 [$r(45)=.28, p<.05$].

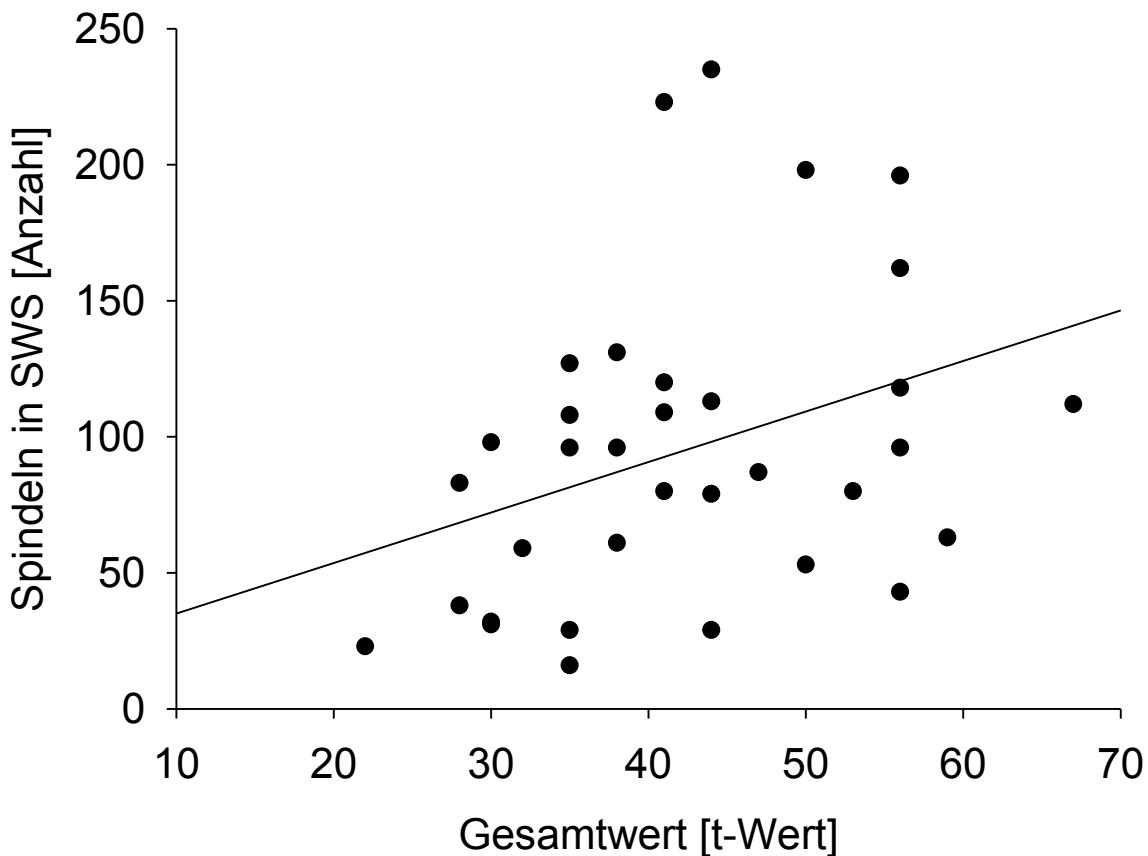


Abbildung 17. Zusammenhang zwischen der Gesamtanzahl an Schlafspindeln im Tiefschlaf (SWS) und dem Gesamtwert des LGT-3 [$r(32)=.35, p<.05$].

3.4 Diskussion

In diesem Kapitel wurde untersucht, (i) ob der deklarative Schlafeffekt durch unterschiedliches deklaratives Lernmaterial bzw. durch die Abrufart beeinflusst wird und es wurde ein konsistenter, genereller, deklarativer Schlafeffekt gefunden, jedoch keine Bevorzugung eines deklarativen Untertestes des LGT-3, sowie kein Einfluss der Abrufart auf den deklarativen Schlafeffekt; (ii) welche Rolle der Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt und es wurde eine aktive Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis festgestellt; sowie (iii) welche Makro- und Mikrostruktur im Schlaf am besten mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis korreliert und es wurde ein

Zusammenhang mit den Schlafspindeln im NREM-Schlaf und ein schwacher nicht signifikanter Zusammenhang mit der logtransformierten, durchschnittlichen Leistungsdichte im Deltaband im Tiefschlaf gefunden.

Der Einfluss von Aufgaben, welche unterschiedliches deklaratives Gedächtnis testen, sowie unterschiedlicher Abrufarten auf den deklarativen Schlafeffekt

Ziel war es, die genauen Umstände aufzuklären, unter denen im Schlaf eine Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis stattfindet. Anders als erwartet, klärte das unterschiedliche deklarative Lernmaterial, welches im LGT-3 getestet wurde, nicht die Inkonsistenzen in der Literatur, welche die Auswirkungen von Schlaf auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis untersucht, auf: In drei unabhängigen Experimenten wurde verbales Lernmaterial nicht besser als nonverbales Lernmaterial, sowie gepaart gelerntes Material nicht besser als einzeln gelerntes Material im Schlaf konsolidiert. Des Weiteren spielte die Abrufart der Untertests in allen drei Experimenten keine Rolle, ob sich ein deklarativer Schlafeffekt zeigt: Es gab keinen Unterschied in der Schlaf- und in der Wachbedingung zwischen den Untertests des LGT-3, welche mit einer Wiedergabe und einer Wiedererkennung, sowie zwischen den Untertests des LGT-3, welche mit einer freien Wiedergabe und einer Wiedergabe mit Hinweisreiz abgerufen wurden. Dennoch zeigte sich ein konsistenter, genereller deklarativer Schlafeffekt in allen drei Experimenten.

Da die meisten Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, nur einen Test verwenden, wurden auch die einzelnen Untertests des LGT-3 nach Unterschieden zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in allen drei Experimenten getrennt voneinander untersucht. Interessanterweise ergab sich ein sehr inkonsistentes Bild: In Experiment 1 waren die Zeichen, in Experiment 2 waren die türkischen Vokabeln und die Objekte und in

Experiment 3 war keiner der Untertests signifikant. In allen drei Experimenten war jedoch die Leistung im Gesamtwert des LGT-3 in der Schlafbedingung signifikant besser als in der Wachbedingung. Daraus lässt sich schließen, dass es einen konsistenten, deklarativen Schlafeffekt in allen drei Experimenten gab, welcher jedoch nicht immer auf die gleichen Untertests zurückgeführt werden kann. Dieses inkonsistente Bild spiegelt im Kleinen das inkonsistente Gesamtbild in der aktuellen Literatur, welche die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersucht, wieder. Es muss nach weiteren Umständen gesucht werden, welche die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf beeinflussen.

Die Rolle von Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis

Neben dem Einfluss von unterschiedlichem, deklarativem Lernmaterial, sowie unterschiedlicher Abrufarten auf den deklarativen Schlafeffekt, wurde auch die Rolle von Schlaf untersucht, die er in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis einnimmt (siehe Ellenbogen, Payne, et al., 2006 für eine Literaturübersicht). Durch die Einführung einer interferenz-reduzierten Wachkontrolle konnte untersucht werden, ob die förderliche Funktion von Schlaf in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis von einer passiven oder aktiven Rolle röhrt. Als interferenz-reduzierten Wachkontrolle wurde eine Bedingung eingeführt, in der Probanden mit langjähriger Meditationserfahrung meditierten. Die Gedächtnisleistung im LGT-3 wurde in Meditierenden nach einer zweistündigen Schlaf-, Wach- oder interferenz-reduzierten Wachphase verglichen. Die Gedächtnisleistung im LGT-3 war in der Schlafbedingung signifikant besser als in der Wach- und in der interferenz-reduzierten Wachbedingung; zwischen der Wach- und der interferenz-reduzierten Wachbedingung gab es keine Unterschiede. Daraus lässt sich eine aktive Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis ableiten. Eine aktive

Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von Gedächtnis wird von zahlreichen bildgebenden Studien, welche eine Reaktivierung von Hirnregionen im Schlaf postulieren (Bergmann, et al., 2012; Maquet, et al., 2000; Peigneux, et al., 2004; Peigneux, et al., 2003; Rasch, et al., 2007; Rudoy, et al., 2009; E. V. Van Dongen, et al., 2012), sowie von Studien, die eine funktionelle Rolle des Tiefschafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf zeigen konnten (Marshall, et al., 2006; Marshall, et al., 2004), unterstützt.

Makro- und Mikrostruktur im Schlaf in Zusammenhang mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis

Die elektrophysiologischen Daten dieser Arbeit stützten auch die aktive Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis. Das Sigmaband in Schlafstadium 2, welches einen Index für die Spindelaktivität darstellt (Holz, Piosczyk, Feige, et al., 2012), stand in positiven Zusammenhang mit der Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3. Dieser Zusammenhang wurde durch die Korrelation zwischen der Spindelaktivität in Schlafstadium 2 und der Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3 unterstützt. Des Weiteren gab es einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Gesamtzahl an Schlafspindeln in SWS und der Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3. Generell stehen Schlafspindeln im NREM Schlaf in positivem Zusammenhang mit der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf (z. B. Clemens, et al., 2005; Gais, et al., 2002; Genzel, et al., 2009; Schabus, et al., 2004; Schabus, et al., 2008; Schmidt, 2006; Van der Helm, et al., 2011; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011). Schlafspindeln treten zeitgleich mit den hippocampalen „sharp-wave-ripples“ auf (Clemens et al., 2011). Diese koordinierte „spindle-ripple“-Aktivität wird als ein wichtiger Mechanismus für den Austausch zwischen dem Hippokampus und dem Neokortex

im Schlaf gesehen, welcher zu einer Integration von neuer Information in bereits bestehende neuronale Netzwerke führen soll (siehe Marshall & Born, 2007 für eine Literaturübersicht).

Des Weiteren wurde ein schwacher, nicht signifikanter Zusammenhang zwischen der logtransformierten, durchschnittlichen Leistungsdichte im Deltaband im SWS und der Gedächtnisleistung im Gesamtwert des LGT-3 gefunden. Die Tiefschlafaktivität soll laut Marshall, Helgadottir, Molle und Born (2006) funktionell in der Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen sein: Deltawellen gruppieren in ihren Hochphasen „sharp-wave-ripples“ und Schlafspindeln, welche für die Reaktivierung und für die Langzeitpotenzierung von Gedächtnisinhalten eine entscheidende Rolle spielen sollen (Marshall, et al., 2006; Marshall, et al., 2004).

Nach den Ergebnissen dieses Kapitels ist es nicht die Makrostruktur, sondern die Mikrostruktur von Schlaf, nämlich die Schlafspindeln im NREM-Schlaf, die entscheidend für die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen ist.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass der deklarative Schlafeffekt nicht von verschiedenem Lernmaterial, sowie von den Abrufarten, welche im LGT-3 getestet wurden, beeinflusst wurde. Generell zeigte sich jedoch ein konsistenter, deklarativer Schlafeffekt in allen drei Experimenten. Des Weiteren kann aus dem Daten geschlossen werden, dass Schlaf eine aktive Rolle in der Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen ausübt, welche wahrscheinlich mit der Spindelaktivität im NREM-Schlaf in Zusammenhang steht.

Im folgenden Kapitel sollen weitere Umstände untersucht werden, welche die Konsolidierung von deklarativen Gedächtnissen im Schlaf beeinflussen könnten.

4 Auswirkung von Erregung während des Lernens auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf

4.1 Einleitung

Die Erkenntnis, dass sich Schlaf förderlich auf die Konsolidierung von Gedächtnis auswirkt, ist fast 90 Jahre alt (Jenkins & Dallenbach, 1924). Die förderliche Wirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von prozedurellem Gedächtnis ist sehr konsistent (z. B. Fischer, et al., 2002; Gais, et al., 2008; Gais, et al., 2000; Karni, et al., 1994; Walker et al., 2003). Im deklarativen Gedächtnis tritt die gewinnbringende Funktion von Schlaf jedoch nicht immer auf, sondern ist u. a. von der Gedächtnisstärke (siehe Conte & Ficca, 2012; Diekelmann, et al., 2008 für Literaturübersichten) abhängig. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass im Schlaf nicht alle zuvor gelernten Gedächtnisinhalte gefestigt werden, sondern dass der Schlaf selektiv Lernmaterial, das Relevanz für die Zukunft hat, konsolidiert (Fischer & Born, 2009; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011). Aufgrund der Ergebnisse von Einzelzellableitungen lässt sich auch annehmen, dass im Schlaf nicht alle vorangegangenen Eindrücke reaktiviert werden (Gupta, van der Meer, Touretzky, & Redish, 2010), sondern nur selektiv Eindrücke, welche wichtig für das Individuum sind (siehe Dudai, 2012 für eine Literaturübersicht).

Möglicherweise spielt auch der physiologische Erregungszustand des Probanden während des Lernens eine Rolle in der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf. Vor über 100 Jahren fanden Yerkes und Dodson (1908) in einem Tierexperiment heraus, dass die kognitive Leistungsfähigkeit und der physiologische Erregungszustand eine umgekehrte U-Funktion beschreiben. Die optimalste Lernleistung wurde in einem mittleren Erregungsniveau erzielt. Erregung wurde bei Yerkes und Dodson (1908) einerseits durch die Aufgabenschwierigkeit, andererseits durch die Schockintensität erzeugt. Auch in Humanstudien fand man diesen Zusammenhang zwischen der physiologischen Erregung während des Lernens und

der anschließenden Gedächtnisleistung. Stauffacher (1937) ließ seine Probanden einen Dynamometer pressen, welcher Muskelanspannung erzeugte, während sie Listen von sinnlosen Silben lernten. Im Vergleich zu einer Ruhebedingung erinnerten die Probanden die sinnlosen Silben, die unter Muskelanspannung unterschiedlicher Intensität gelernt wurden, signifikant besser. Courts (1939) replizierte die Ergebnisse von Stauffacher (1937), zeigte jedoch ähnlich dem „Yerkes-Dodson“-Gesetz (Yerkes & Dodson, 1908), dass eine mittlere Muskelanspannung von 25 bis 50% der individuellen, maximalen Muskelanspannung während des Lernens die beste Wiedergabeleistung in den sinnlosen Silben erzielte. Wood und Hokanson (1965) fügten hinzu, dass die Muskelanspannung in positivem Zusammenhang mit der Herzrate stand. Die Herzrate kann wiederum mit der Noradrenalinausschüttung in Zusammenhang gebracht werden: wird Noradrenalin (NA) systemisch verabreicht, erhöht es die Herzrate in Ratten, wird es jedoch intraventrikular gegeben, erniedrigt sich die Herzrate (De Jong, 1979). Der Zusammenhang von Muskelanspannung und kognitiver Leistungsfähigkeit wird heutzutage kaum untersucht. Stattdessen wird v. a. die Auswirkung von emotionaler Erregung auf die Merkfähigkeit untersucht. Emotional erregende Ereignisse werden besser erinnert als neutrale Ereignisse (siehe Cahill & McGaugh, 1998 für eine Literaturübersicht). In Tier- und Humanstudien wurde gezeigt, dass die Verarbeitung von emotionaler Information u. a. durch den Neurotransmitter NA vermittelt wird, welcher am basolateralen Kern der Amygdala bindet (siehe McGaugh, 2000 für eine Literaturübersicht; Van Stegeren, et al., 2005). Die Amygdala wiederum moduliert Gedächtnisprozesse in anderen Hirnregionen, wie dem Hippokampus, dem Striatum und dem Neokortex (siehe Cahill & McGaugh, 1998 für eine Literaturübersicht). Die Amygdala scheint jedoch selektiv die Bildung von emotionalem, nicht von neutralem, deklarativem Gedächtnis zu stützen (Cahill et al., 1996). Werden NA-Rezeptoren während der Enkodierung von

emotionalen Stimuli blockiert, führt dies zu einer schlechteren Wiedergabeleistung dieser emotionalen Stimuli (z. B. Cahill, et al., 1994; Maheu, Joober, Beaulieu, & Lupien, 2004; O'Carroll, et al., 1999; Van Stegeren, Everaerd, Cahill, McGaugh, & Gooren, 1998; Van Stegeren, et al., 2005). Auch bildgebende Studien zeigen, dass Stimuli, die emotionale Erregung induzieren, die Amygdala aktivieren, und dass die Höhe der Amygdalaaktivierung mit der Wiedergabeleistung dieser Stimuli korreliert (siehe Cahill & McGaugh, 1998 für eine Literaturübersicht). Emotion und Schlaf beeinflussen also die Konsolidierung von Gedächtnis (Nishida, et al., 2008). Daher haben einige Studien auch die beiden Konzepte kombiniert und die Auswirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von emotional erregendem Lernmaterial untersucht (Baran, et al., 2012; Hu, et al., 2006; Nishida, et al., 2008; Payne, et al., 2008; U. Wagner, et al., 2001). Wagner, Gais und Born (2001) untersuchten die Auswirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von emotionalem und neutralem Lernmaterial in einer Halben-Nacht-Prozedur¹³. Die erste Nachthälfte ist tiefschlafdominiert, wohingegen die zweite Nachthälfte v. a. durch den REM-Schlaf geprägt ist. Sie zeigten, dass Probanden, die in der zweiten Nachthälfte geschlafen haben, emotionales Lernmaterial signifikant besser erinnerten, als Probanden, die in der zweiten Nachthälfte wach waren. Des Weiteren erinnerten Probanden, die in der zweiten Nachthälfte geschlafen haben, emotionales Lernmaterial signifikant besser als neutrales Lernmaterial. Darüber hinaus erinnerten Probanden, die nach dem Lernen geschlafen haben, emotionales Lernmaterial auch noch vier Jahre später besser als Probanden, die nach dem Lernen wach waren (U. Wagner, Hallschmid, Rasch, & Born, 2006). Nishida, Pearsall, Buckner und Walker (2008) untersuchten die Auswirkung von einem Nachmittagsschlaf auf die Konsolidierung von neutralen und emotionalen Lernmaterial und zeigten auch, dass Schlaf selektiv das Gedächtnis

¹³ Für eine genauere Beschreibung der Halben-Nacht-Prozedur siehe 1.3.3 *Das optimale Schlafdesign*

für emotionales Lernmaterial im Vergleich zu einer Wachgruppe verbessert. Payne, Stickgold, Swanberg und Kensinger (2008) fanden heraus, dass Schlaf bevorzugt emotionale Details konsolidiert. Jedoch gibt es nach einer Studie von Lewis, Cairney, Manning und Critchley (2011) keinen Unterschied in der Konsolidierung von emotionalen und neutralen Kontexten im Schlaf. Eine aktuelle Studie zeigte auch, dass im Schlaf sowohl emotionales als auch neutrales Lernmaterial besser konsolidiert wird als in einer Wachphase (Baran, et al., 2012).

Das vorliegende Experiment griff den Zusammenhang zwischen der kognitiven Leistungsfähigkeit und der physiologischen Erregung von Stauffacher (1937) und Courts (1939) wieder auf und verknüpfte sie mit der Konsolidierung im Schlaf. Es wurde untersucht, ob im Schlaf Lernmaterial, dass mit Erregung gelernt wurde, besser konsolidiert wird, als Lernmaterial, das ohne Erregung gelernt wurde bzw. ob Lernmaterial, das mit Erregung gelernt wurde im Schlaf besser als in einer Wachphase konsolidiert wird. Es konnte bereits gezeigt werden, dass es einen Zusammenhang zwischen der Gedächtnisstärke während des Lernens und der Reaktivierungsstärke in den Hirnregionen im Schlaf gibt (Peigneux, et al., 2003). Wie in *1.2.4 Auswirkungen von Noradrenalin auf die Enkodierung* bereits erwähnt könnte Erregung das zu lernende Material markieren, wodurch die Wahrscheinlichkeit der Wiederholung genau dieser markierten Gedächtnisspur im Schlaf ansteigen könnte. Es wurden verschiedene Arten der Erregung als kurze Unterbrechungen innerhalb einer Lerneinheit eingeführt: ähnlich wie dem Dynamometer in Stauffacher (1937), welches Muskelanspannung erzeugte, machten die Probanden innerhalb einer Lerneinheit wiederholt einige Kniebeugen und fuhren anschließend mit dem Lernen fort. Da NA v. a. in einer sogenannten Kampf-oder-Flucht-Reaktion ausgeschüttet wird, welche dann auftritt, wenn wir Angst haben (Kopin, 1984), wurden Probanden in einer weiteren Lerneinheit während des Lernens durch hochemotionale Bilder mit

passendem Ton erschreckt. Aufgrund einer Studie von Lundqvist, Carlsson und Hilmersson (2009) soll sich die Emotion von Musik auf den Hörer übertragen. Daher wurde auch eine Lerneinheit mit anregender Musik gestaltet, um Anspannung im Probanden zu erzeugen. In dieser Lerneinheit wurden darüber hinaus wiederholt Spielblöcke eingestreut, welche Konzentration, sowie sehr häufige und schnelle Reaktionen benötigten. Als Kontrollbedingung zu den Erregungseinheiten in diesem Experiment gab es eine Lerneinheit ohne Erregung. Während des Lernens wurde durchgehend ein Elektrokardiogramm (EKG) aufgenommen, um auch die individuelle physiologische, stimulusbezogene Erregung zu messen. Es wurde beides, emotionales und neutrales Lernmaterial in einer Bild-Orts-Assoziationsaufgabe, welche Schlafabhängigkeit gezeigt hat (Talamini, et al., 2008), untersucht. Des Weiteren wurde die zeitliche Reihenfolge der Bilder abgefragt, eine Aufgabe, die auch schlafabhängig ist (Drosopoulos, Windau, et al., 2007; Griessenberger et al., 2012). Da eine aktuelle Studie darauf hinweist, dass der deklarative Schlafeffekt bei Frauen nur in einer bestimmten Phase ihres Zyklus auftaucht, sowie mit ihren Östrogenwerten korreliert (Genzel et al., 2012), wurde die Auswirkung von Erregung während des Lernens auf die Konsolidierung im Schlaf nur in Männern untersucht, da Frauen zur gleichen Zeit ihres Zyklus getestet werden müssen.

Es wurde erwartet (i) dass sowohl neutrales, als auch emotionales Lernmaterial, das mit Erregung gelernt wird, im Schlaf besser konsolidiert wird als in einer Wachphase; (ii) dass die Bild-Orts-Assoziationen nach einer Schlafphase besser als nach einer Wachphase abgerufen werden können; (iii) dass die zeitliche Reihenfolge der Bilder besser nach dem Schlaf als nach der Wachphase erinnert wird; (iv) dass emotionales Material im Schlaf besser konsolidiert wird als in einer Wachphase; (v) dass sich Erregung während des Lernens unterschiedlich auf die Wiedererinnerung von neutralem und emotionalem Lernmaterial auswirkt: während Erregung die

Wiedererinnerung von neutralem Lernmaterial verbessert, verschlechtert Erregung die Wiedererinnerung von emotionalem Lernmaterial; (vi) dass emotionales Lernmaterial besser als neutrales Lernmaterial erinnert wird.

4.2 Methoden

Probanden

Vierunddreißig männliche Studenten zwischen 18 und 30 Jahren nahmen an dem Experiment teil. Sie bekamen entweder eine finanzielle Entschädigung von 8 € pro Stunde oder Versuchspersonenstunden für die Dauer ihrer Teilnahme. Voraussetzungen für die Teilnahme an dem Experiment waren: Deutsche Muttersprache, Nichtraucher, keine Hörprobleme, keine Einnahme von Medikamenten, die auf das zentrale Nervensystem wirken, ein regelmäßiger Schlafrhythmus von 6 bis 10 Stunden, keine Schichtarbeit bzw. keinen transmeridianen Flug mit Jetlag innerhalb sechs Wochen vor der Studienteilnahme, sowie keine Teilnahme an einer Studie, die emotionale Bilder präsentierte hat. Waren all diese Voraussetzungen erfüllt, wurde den Studieninteressenten ein Probandenaufklärungsbogen per E-Mail zugesandt. In dem Probandenaufklärungsbogen wurde das Recht der Probanden, den Versuch jeder Zeit ohne Angabe von Gründen abzubrechen, sowie auf den Ablauf des Experiments verwiesen. Des Weiteren wurden die Probanden darauf hingewiesen, dass sie nicht an der Studie teilnehmen sollten, falls sie sich nicht sportlich betätigten, sowie keine emotional aufwühlenden Bilder präsentierte bekommen wollten. Waren Probanden mit den dort aufgeführten Punkten einverstanden, brachten sie die unterschriebene Einverständniserklärung, welche Voraussetzung für die Studienteilnahme war, am Untersuchungstag mit. Am Untersuchungstag selbst waren Alkohol- und Koffeinkonsum untersagt. Um den Schlafdruck in den Probanden zu erhöhen, sollten

die Probanden am Untersuchungstag, sowie einen Tag früher, jeweils eine Stunde früher als gewohnt aufstehen. Dies wurde in einem zuvor per E-Mail zugesandten Schlaftagbuch dokumentiert, welches auch am Untersuchungstag dem Versuchsleiter mitgebracht wurde. Probanden sollten sich bequeme Kleidung und einen kleinen Snack mitbringen. Der Versuch dauerte immer von 14 Uhr bis 21 Uhr.

Versuchsdesign

Da es sich um ein Design ohne Messwiederholung handelte, kamen die Probanden nur einmal in das Schlaflabor der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München. Sie erfuhren erst nach der Lern- und der ersten Abrupphase, ob sie der Schlaf- oder der Wachbedingung zugelost worden waren. Es waren insgesamt 18 Probanden in der Schlaf- und 16 Probanden in der Wachgruppe. Es wurden immer zwei Probanden parallel getestet. Es wurde mit dem Lernen begonnen, welches in etwa eine Stunde dauerte. Im Anschluss gab es den ersten Abruf (Dauer ca. 30 Minuten), gefolgt von einer Schlaf- oder Wachphase. Wenn die Probanden der Schlafgruppe zugelost waren, wurde ihnen eine polysomnographische Schlafableitung angebracht. Im Anschluss hatten die Probanden in der Schlafgruppe die Möglichkeit, drei Stunden zu schlafen. Die Wachprobanden konnten für die gleiche Zeit das Schlaflabor verlassen und bekamen zur Kontrolle ein Aktimeter ausgehändigt. Während der Wachphase konnten die Probanden spazieren gehen, telefonieren, aufräumen u. a. leichte Tätigkeiten ausführen, sollten sich jedoch nicht hinlegen, keinen Sport betreiben, nichts Lernen, nicht Fernsehen oder Computerspiele spielen, sowie keine schweren Mahlzeiten zu sich nehmen. Die Wachprobanden dokumentierten ihre Aktivitäten in der Wachphase stichwortartig alle 30 Minuten. 15 Minuten nach dem Aufwecken der

Schlafprobanden, führten beide Probandengruppen zeitgleich den zweiten Abruf durch (Dauer ca. 30 Minuten).

Gedächtnisaufgabe

Stimuli

120 Bilder von 465 Bildern des Internationalen Affektiven Bilder Systems (IAPS; Lang, 1997) wurden als Stimulusmaterial verwendet. Zur Auswahl der Bilder wurden die Beurteilungen von männlichen Probanden von Lang (1997) herangezogen und 92 neutrale, sowie 28 emotionale (leicht negative) Bilder aus den Kategorien Menschen, Tiere, Natur und Gegenstände ausgewählt. Der Durchschnitt aller 92 neutralen Bilder hatte eine Valenz von 5.57 ± 1.37 und eine Erregung von 3.41 ± 2.01 . Der Durchschnitt aller 28 emotionalen Bilder hatte eine Valenz von 3.80 ± 1.67 und eine Erregung von 4.38 ± 2.09 . Die Skalen Valenz und Erregung beschreiben jeweils Werte von 1 bis 9, wobei bei Valenz 1 unangenehm und 9 angenehm und bei Erregung 1 ruhig und 9 aufregend bedeutet. Ein Bild hatte jeweils 1024x768 Pixel. Aus dem Bilderpool von 120 Bildern wurden 4 Bilderblöcke mit jeweils 7 emotionalen und 23 neutralen Bildern mit ungefähr gleicher Anzahl an Bildern aus den vier Kategorien gebildet (siehe Tabelle 1).

	Neutral		Emotional	
	Valenz	Erregung	Valenz	Erregung
	M±SD	M±SD	M±SD	M±SD
Block 1	5.47 ± 1.31	3.32 ± 2.06	3.85 ± 1.58	4.57 ± 2.16
Block 2	5.61 ± 1.38	3.30 ± 1.90	3.86 ± 1.66	4.36 ± 2.11
Block 3	5.61 ± 1.44	3.48 ± 2.03	3.72 ± 1.75	4.32 ± 2.05
Block 4	5.55 ± 1.34	3.47 ± 2.04	3.80 ± 1.69	4.28 ± 2.04

Tabelle 1. Durchschnittliche Valenz und Erregung für die neutralen und für die emotionalen Bilder für Block 1, 2, 3 und 4; M=Mittelwert, SD=Standardabweichung.

Lernen

Das Lernen dauerte ca. eine Stunde und bestand aus vier Lerneinheiten, welche randomisiert dargeboten wurden. Die Lerneinheiten gliederten sich in einen Block ohne Erregung (Kontrollblock) und drei verschiedene Erregungsblöcke: einen Block, in dem Probanden erschreckt wurden (Erschreckensblock), einen Block, in dem Probanden wiederholt Sporteinheiten betrieben (Sportblock), sowie einen Block, in dem Probanden durchgehend Musik hörten und wiederholt ein Computerspiel spielten (Spielblock). Zwischen den Lerneinheiten wurden jeweils zwei Minuten Pause gemacht. Jede Lerneinheit bestand aus 30 Stimuli welche mit MATLAB (R2011a, the Mathworks, Inc., München, Deutschland) dargeboten wurden.

Genauer Ablauf der einzelnen Stimuli

Zunächst wurde ein graues, zentrales Fixationskreuz auf schwarzem Hintergrund für 2 Sekunden präsentiert. Im Anschluss erschien für 2 Sekunden ein Bild in der Mitte des Bildschirms, um das kreisförmig 6 graue Kreise angeordnet waren (jeweils rechts oben / Mitte / unten, sowie links oben / Mitte / unten). Danach färbte sich einer der sechs grauen Kreise rot und die Aufgabe der Probanden war es, das Bild mit der Maus an den jeweiligen Ort zu verschieben. Sobald das Bild an den richtigen Ort mit der Maus verschoben war, erschien ein weißer Rahmen um das Bild. Brauchten die Probanden länger als 5 Sekunden, wurde das Bild automatisiert an den richtigen Ort verschoben. Nachdem das Bild für 2 Sekunden an diesem Ort gezeigt wurde, erschien ein schwarzer Bildschirm für 2 Sekunden (siehe Abbildung 18).

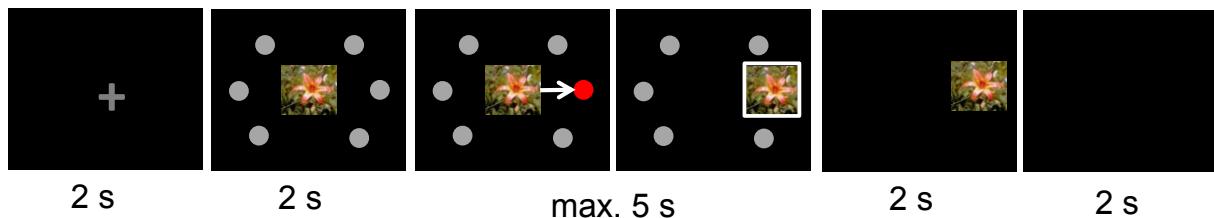


Abbildung 18. Schematische Darstellung eines Stimulus während des Lernens

Aufgabe der Probanden war es, sich den Ort des Bildes, sowie die zeitliche Reihenfolge der Bilder zu merken. Sie wurden informiert, dass sie sich nicht die Reihenfolge aller 120 Bilder merken müssen, sondern nur die Reihenfolge der 2 bis 8 Bildeinheiten, die zwischen den Unterbrechungen innerhalb einer Lerneinheit (siehe *4.2 Methoden Genaue Beschreibung der vier Lerneinheiten*) gezeigt wurden. Bevor das eigentliche Lernen begann, machten die Probanden einen Probendurchlauf, welcher aus 5 Bildern bestand.

Genaue Beschreibung der vier Lerneinheiten

Im Kontrollblock, wurde jeweils nach 7 Bildern für 5 Sekunden eine Pause gemacht. Den Probanden erschien ein schwarzer Bildschirm auf dem „Kurze Pause“ stand.

Im Erschreckensblock wurde alle 2 bis 8 Bilder ein stark emotionales Bild (Schlange, Hund, Hai, Pistole und Frau mit Messer am Hals) aus den IAPS Bildern (Lang, 1997) mit durchschnittlicher Valenz von 3.73 ± 2.09 und durchschnittlicher Erregung von 6.69 ± 1.98 mit passendem Ton für 2 Sekunden eingeblendet. Die Reihenfolge der Darbietung der stark emotionalen Bilder erfolgte randomisiert.

Im Sportblock machten die Probanden jeweils nach 7 Bildern, sowie gleich zu Beginn des Blocks, 20 Kniebeugen mit je 1 kg Gewicht in jeder Hand, welches sie im 90 Grad Winkel vom Körper wegstreckten.

Im Spielblock hörten die Probanden durchgehend Musik von David Garrett aus dem Album „Encore“: die Lieder „Smooth Criminal“, „Brahms Hungarian Dance N 5“ und „Thunderstruck“ wurden in Dauerwiederholung mit 80 dB mit Kopfhörern, welche in die Ohrmuschel eingesetzt wurden, dargeboten. Die Pausen zwischen den Liedern wurden herausgeschnitten. Des Weiteren spielten sie jeweils nach 7 Bildern, sowie zu Beginn des Blocks, ein Computerspiel mit dem Namen „Schlag den Maulwurf“. In diesem Computerspiel war ein Quadrat mit 11 kreisrunden Öffnungen aufgezeichnet. Aus diesen Öffnungen kamen in kurzen zeitlichen Abständen Maulwurfsköpfe heraus und verschwanden wieder in der Öffnung. Aufgabe des Probanden war es, die Maulwurfsköpfe, wenn sie aus der Öffnung herausschauten, mit der Maus zu treffen. Jeder getroffene Maulwurfskopf ergab einen Punkt, jeder verpasste Maulwurfskopf einen Punktabzug. Die Zeit, die Treffer und die Punktabzüge wurden immer online angezeigt. Das Spiel dauerte eine Minute. Den Probanden wurde gesagt, dass die besten drei Teilnehmer der Studie 10 € mehr ausgezahlt bekommen würden. Die Punkte errechneten sich aus dem Summenwert aller vier Spieleinheiten.

Erster, sowie zweiter Abruf

Im ersten (Abruf direkt nach dem Lernen), sowie im zweiten Abruf (nach der Schlaf- oder Wachphase) wurden alle Bild-Orts-Assoziationen, sowie die zeitlichen Reihenfolgen der Bilder abgefragt. Beim Abruf wurden die 120 Bilder aus den 4 Lerneinheiten randomisiert abgefragt. Jeder einzelne Stimulus wurde folgendermaßen dargeboten. Zunächst erschien ein graues, zentrales Fixationskreuz auf schwarzem Hintergrund für 2 Sekunden. Dann wurde eines der gelernten Bilder, sowie die kreisförmig angeordneten 6 grauen Kreise um das Bild (jeweils rechts oben / Mitte / unten, sowie links oben / Mitte / unten) angezeigt. Aufgabe der Probanden

war es, das Bild mit der Maus an den gelernten Ort zu ziehen. Sobald sich das Bild über einem der 6 Orte befand, erschien ein weißer Rahmen. Ließ der Proband die gedrückte Maustaste los, wurde das Bild noch für 100ms an diesem Ort gezeigt (siehe Abbildung 19).

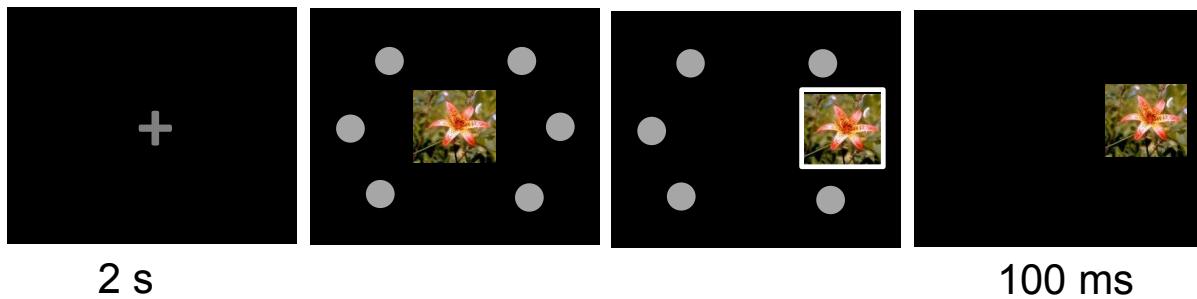


Abbildung 19. Schematische Darstellung eines Stimulus während des Abrufs

Nachdem für alle 120 Bilder der Ort abgefragt wurde, wurden Untergruppen von 2 bis 8 Bildern innerhalb einer Lerneinheit randomisiert dargeboten und die Aufgabe der Probanden war es, diese Bilder in die richtige Reihenfolge zu bringen. Es handelte sich hierbei jeweils um die Bilder, die zwischen Unterbrechungen in den vier Lerneinheiten (den Pauseneinheiten im Kontrollblock, den Erschreckensbildern im Erschreckensblock, den Spieleinheiten im Spielblock und den Sporteinheiten im Sportblock) dargeboten wurden. Es kam bei dieser Aufgabe auf die Relation der Bilder an, d. h. wenn Bild A vor B positioniert wurde, gab das einen Punkt. Die zu ordnenden Bilder wurden zusammen mit der Frage „In welcher Reihenfolge wurden dir die Bilder vorhin (während des Lernens) gezeigt?“ dargeboten. Die Probanden konnten die Bilder mit der Maus an die Position ziehen (angezeigt durch die grauen Kästchen), an der sie das Bild zeitlich einordnen würden. Die Probanden hatten die Möglichkeit, die Bilder auf grauer Ebene nochmals umzusetzen. Doch sobald sie das

letzte Bild auf die grauen Kästchen gezogen hatten, ging es mit der nächsten Abfrage der zeitlichen Reihenfolge weiter (siehe Abbildung 20).



Abbildung 20. Schematische Darstellung der Abfrage der zeitlichen Reihenfolge der Bilder, Beispiel mit 4 Bildern

Polysomnographisches EEG

Das EEG wurde von zwei Schädelelektroden (C3, C4) nach dem internationalen 10-20 System (Jasper, 1958) gegen eine Referenz an der Nase mit einer Aufzeichnungsrate von 500 Hz mit dem Brain Vision Recorder (Brain Products, Gilching, Deutschland) aufgezeichnet. Je ein bipolares EOG und ein EMG wurden darüber hinaus aufgenommen. Der Schlaf wurde von zwei unabhängigen Beurteilern nach den Standardkriterien (Rechtschaffen & Kales, 1968) klassifiziert und bei Unstimmigkeiten von einem dritten Beurteiler überprüft.

Berechnung der Werte und Benennung

Die Gedächtniswerte der Bild-Orts-Assoziation bzw. die Ortsabfrage der Bilder wurden in Prozentwerten angegeben. In der zeitlichen Reihenfolge der Bilder bekam jedes Bild je einen Punkt, wenn es in der Sequenz relativ zu einem anderen Bild richtig eingeordnet wurde. In einer 4-er Bilderreihe z. B. gab es maximal 6 Punkte.

Wenn die richtige Reihenfolge ABDC war und die Probanden die Bilder genau in dieser Reihenfolge ordneten, bekamen sie für die richtige Position von Bild A 3 Punkte, für die richtige Position von Bild B 2 Punkte und für die richtige Position von Bild D 1 Punkt. Die Gesamtpunktzahl wurde durch die maximale Punktzahl geteilt, minus 0.5 und mal 2 gerechnet, so dass sich dann Werte von -1 bis 1 ergaben. Die Zufallswahrscheinlichkeit lag bei 0. Höhere positive Werte spiegelten eine bessere Gedächtnisleistung wieder.

Da es sich um ein Design mit Messwiederholung handelte, wurde in der Ortsabfrage, sowie in der Abfrage der zeitlichen Reihenfolge der Bilder, wenn die beiden Bedingungen Schlaf und Wach miteinander verglichen wurden, der Differenzwert der Gedächtniswerte (Post – Prä Test) herangezogen. Die drei Lerneinheiten mit Erregung: der Erschreckensblock, der Sportblock und der Spielblock, wurden unter dem allgemeinen Begriff „Erregung“ geführt und beinhalteten den Mittelwert der Gedächtniswerte aus diesen drei Lerneinheiten. Der Kontrollblock wurde unter dem Begriff „ohne Erregung“ geführt.

Statistik

Alle Daten wurden in PASW Statistics 18 (PASW, Chicago, IL, USA) berechnet. Für die Variablen ABFRAGE (Ortsabfrage und zeitliche Reihenfolge der Bilder¹⁴) und BILDTYP (neutral, emotional, alle¹⁵) wurden jeweils einzelne Varianzanalysen mit den zwei Messwiederholungsfaktoren ERREGUNG (Erregung vs. ohne Erregung) und dem Gruppenfaktor BEDINGUNG (Schlaf vs. Wach) berechnet.

¹⁴ Für die zeitliche Reihenfolge der Bilder gab es keine Trennung zwischen emotionalen und neutralen Bildern, da die zeitlichen Abfolgen beide, emotionale und neutrale Bilder, gemischt beinhalteten

¹⁵ Alle (Bilder) beschreibt die Summe aus neutralen und emotionalen Bildern

Ein t-test für unabhängige Stichproben (zweiseitig) wurde zwischen der Schlaf- und der Wachgruppe für die Differenz der Ortsgedächtniswerte der Bilder in der Lerneinheit „ohne Erregung“ berechnet.

Ein t-test für unabhängige Stichproben (zweiseitig) wurde zwischen der Schlaf- und der Wachgruppe für die Differenz der Gedächtniswerte der zeitlichen Reihenfolge der Bilder in der Lerneinheit „ohne Erregung“ berechnet.

Eine Varianzanalyse mit dem Messwiederholungsfaktor EMOTIONALITÄT (neutrale vs. emotionale Bilder) und dem Gruppenfaktor BEDINGUNG (Schlaf vs. Wach) wurde für die Differenz der Ortsgedächtniswerte in der Lerneinheit „ohne Erregung“ berechnet.

Eine Korrelation zwischen der REM-Schlaf Dauer und der Differenz der Ortsgedächtniswerte für emotionale Bilder in der Lerneinheit „ohne Erregung“ wurde für die Schlafbedingung berechnet.

Eine Varianzanalyse mit den zwei Messwiederholungsfaktoren ERREGUNG (Erregung vs. ohne Erregung) und EMOTIONALITÄT (neutrale vs. emotionale Bilder) wurde für die Differenz der Ortsgedächtniswerte berechnet.

4.3 Ergebnisse

Schlafdaten

Die Probanden befanden sich von den drei Stunden Schlaf durchschnittlich 19.94 Minuten ($SD \pm 13.55$) in Schlafstadium 1, 55.16 Minuten ($SD \pm 26.32$) in Schlafstadium 2, 16.77 Minuten ($SD \pm 12.83$) in Schlafstadium 3, 9.05 Minuten ($SD \pm 8.43$) in Schlafstadium 4 und 20.55 Minuten ($SD \pm 13.32$) im REM-Schlaf.

Verhaltensdaten

Die Annahme, dass Erregung während des Lernens Gedächtnisinhalte im Schlaf besser als im Wach konsolidiert, konnte nicht bestätigt werden (siehe Tabelle 2 und Abbildung 21). Es ergab sich jedoch ein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG in der zeitlichen Reihenfolge der Bilder (siehe Tabelle 2 und Abbildung 22). In der Schlafbedingung erinnerten sich die Probanden signifikant besser an die zeitliche Reihenfolge der Bilder als in der Wachbedingung (siehe Tabelle 3).

BILDTYP	ABFRAGE			
	Ort		zeitliche Reihenfolge	
	F	p	F	p
alle				
Erregung	2.73	.11	3.22	.08
Bedingung	0.07	.78	6.67	.02*
E x B	0.10	.75	1.28	.27
emotional				
Erregung	0.73	.40		
Bedingung	2.20	.15		
E x B	0.91	.35		
neutral				
Erregung	1.83	.19		
Bedingung	0.52	.48		
E x B	0.03	.86		

Tabelle 2. Tabellarische Darstellung der F und p -Werte der Varianzanalysen mit df=32. Es ergab sich ein signifikanter Haupteffekt (*) für die zeitliche Reihenfolge der Bilder zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung. E x B stellt die Interaktion zwischen der Erregung und der Bedingung dar.

BILDTYP	LERNEINHEIT	Ortsabfrage												
		Prä				Post				Differenz				
		Schlaf		Wach		Schlaf		Wach		Schlaf		Wach		
M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	
alle	ohne Erregung	0.48	0.19	0.49	0.19	0.49	0.20	0.50	0.19	0.01	0.07	0.00	0.08	
		0.46	0.21	0.44	0.15	0.45	0.20	0.42	0.15	-0.01	0.04	-0.01	0.05	
emotional	Erregung	0.56	0.28	0.51	0.25	0.61	0.26	0.48	0.23	0.06	0.19	-0.03	0.15	
		0.48	0.21	0.50	0.14	0.48	0.20	0.48	0.19	0.00	0.07	-0.02	0.10	
neutral	ohne Erregung	0.46	0.17	0.49	0.19	0.46	0.20	0.50	0.20	0.00	0.08	0.01	0.07	
		0.46	0.21	0.42	0.16	0.44	0.21	0.41	0.15	-0.02	0.05	-0.01	0.06	
zeitliche Reihenfolge														
Prä				Post				Differenz						
Schlaf		Wach		Schlaf		Wach		Schlaf		Wach				
M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	
alle	ohne Erregung	0.34	0.28	0.31	0.28	0.32	0.28	0.17	0.32	-0.02	0.17	-0.14	0.16	
		0.11	0.15	0.16	0.21	0.11	0.16	0.13	0.21	0.00	0.83	-0.03	0.13	

Tabelle 3. Tabellarische Darstellung der Mittelwerte (M) und der Standardabweichungen (SD) für den BILDTYP (alle, emotional und neutral) und für die LERNEINHEIT mit oder ohne Erregung (Erregung, ohne Erregung) vor der Intervention (Prä) und nach der Intervention (Post), sowie deren Differenz (Post-Prä), für die Gedächtniswerte in der Ortsabfrage und der zeitlichen Reihenfolge der Bilder getrennt für die Schlaf- ($N=18$) und die Wachbedingung ($N=16$).

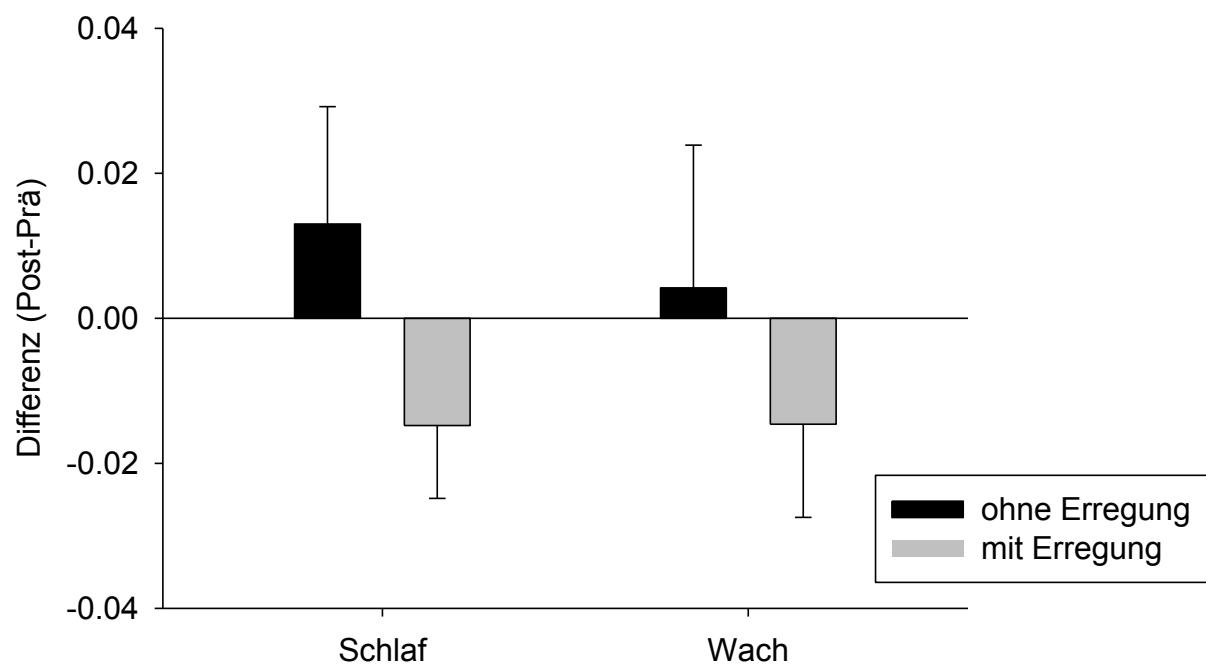


Abbildung 21. Ortsabfrage aller Bilder, getrennt für die Schlaf- und die Wachbedingung, sowie für die Lerneinheit mit und ohne Erregung.

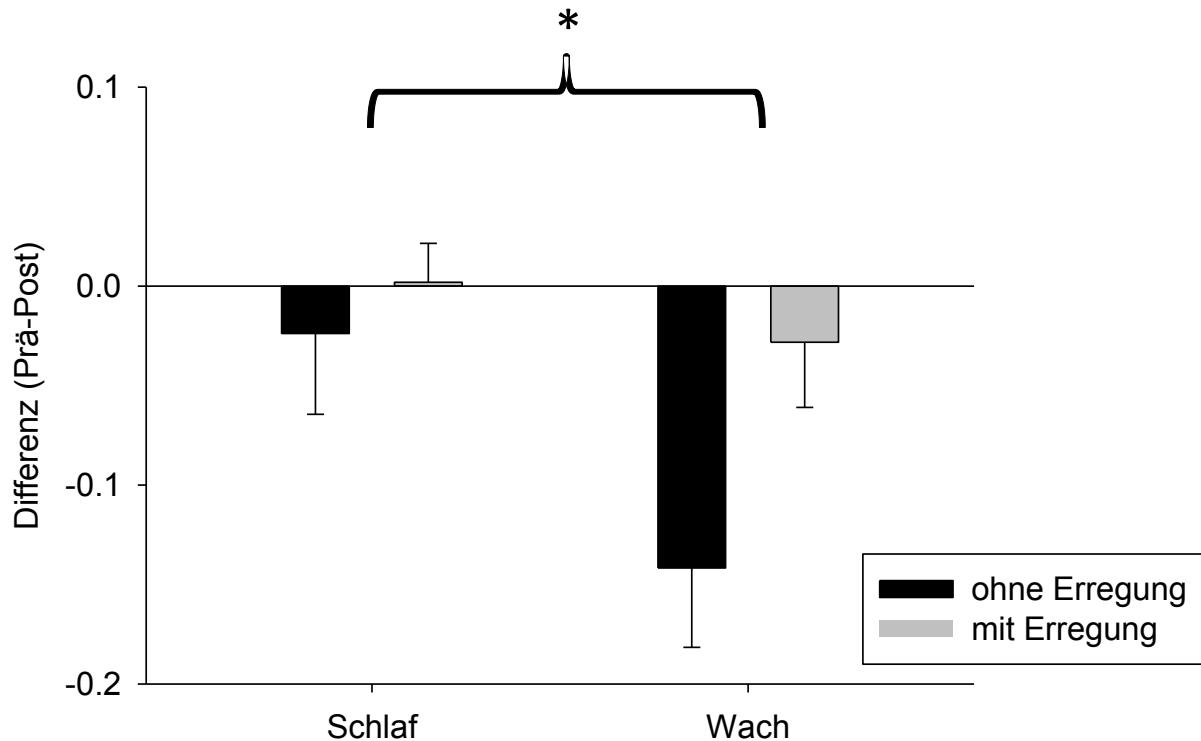


Abbildung 22. Abfrage der zeitlichen Reihenfolge der Bilder, getrennt für die Schlaf- und die Wachbedingung, sowie für die Lerneinheit mit und ohne Erregung. Es gab einen signifikanten (*) Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung ($p<.05$). In der Schlafbedingung erinnern sich die Probanden generell besser an die zeitliche Reihenfolge der Bilder als in der Wachbedingung.

Es gab keinen Unterschied zwischen der Schlafbedingung ($M=0.01$, $SD\pm 0.07$) und der Wachbedingung ($M=0.00$, $SD\pm 0.08$) in der Wiedererinnerungsrate an die Bild-Orts-Assoziation in der Lerneinheit „ohne Erregung“ [$t(32)=0.35$, $p=.73$] (siehe Abbildung 23). Die Bild-Orts-Assoziation war nicht schlafabhängig.

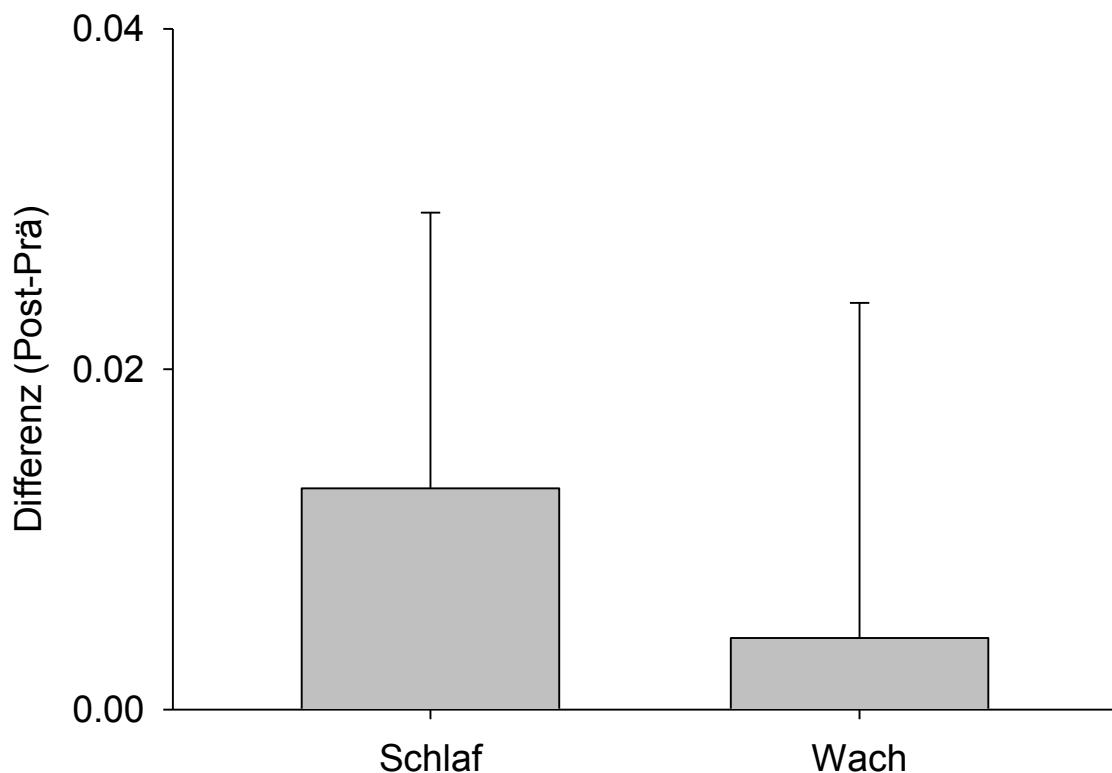


Abbildung 23. Ortsabfrage der Bilder, getrennt für die Schlaf- und die Wachbedingung in der Lernbedingung „ohne Erregung“.

In der Schlafbedingung ($M=-0.02$, $SD\pm 0.17$) erinnerten sich die Probanden signifikant besser an die Reihenfolge der Bilder als in der Wachbedingung ($M=-0.14$, $SD\pm 0.16$) in der Lerneinheit „ohne Erregung“ [$t(32)=2.06$, $p<.05$] (siehe Abbildung 24). Die zeitliche Reihenfolge der Bilder war schlafabhängig.

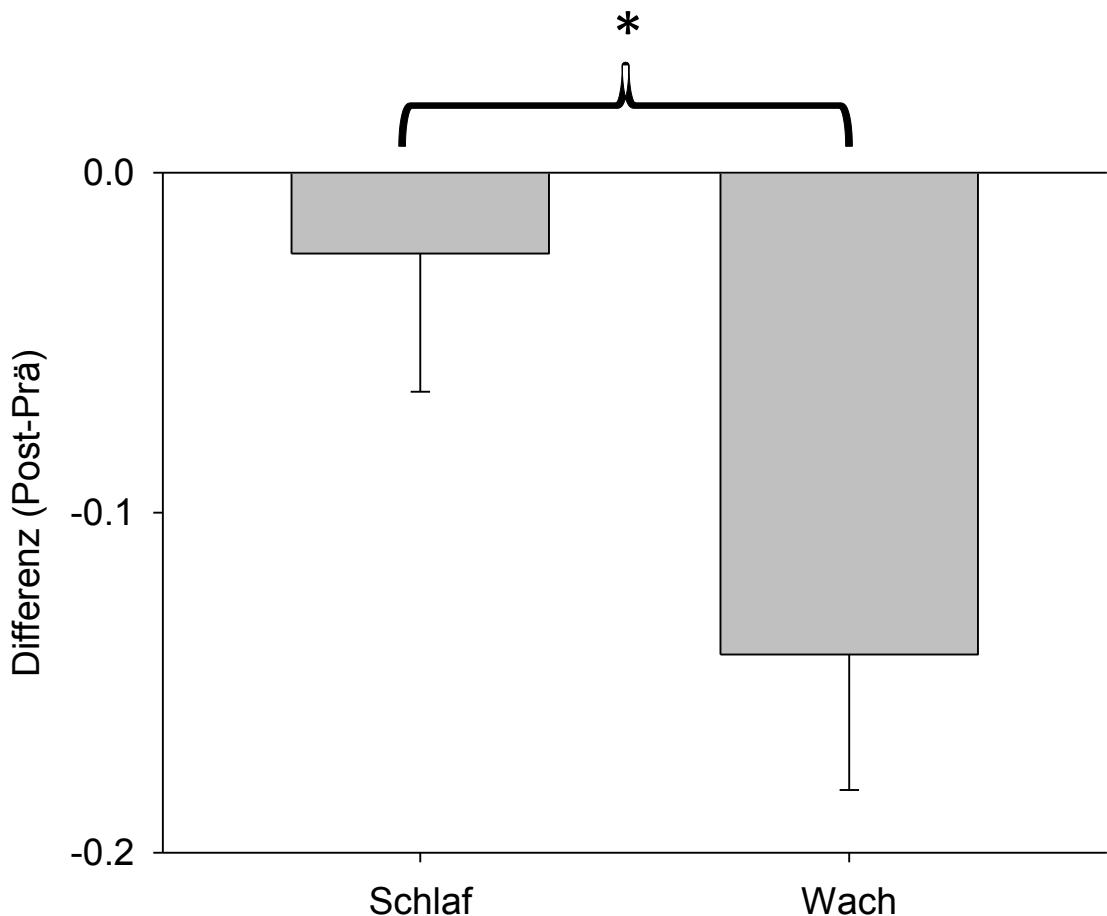


Abbildung 24. Abfrage der zeitlichen Reihenfolge der Bilder, getrennt für die Schlaf- und die Wachbedingung in der Lerneinheit „ohne Erregung“. Es gab einen signifikanten (*) Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung ($p<.05$). In der Schlafbedingung erinnern sich die Probanden signifikant besser an die zeitliche Reihenfolge der Bilder als in der Wachbedingung.

In der Ortsabfrage der Bilder ergab sich für die beiden Haupteffekte EMOTIONALITÄT [$F(1,32)=0.06, p=.81$] und BEDINGUNG [$F(1,32)=1.05 p=.31$], sowie für die Interaktion zwischen der EMOTIONALITÄT und der BEDINGUNG [$F(1,32)=2.38 p=.13$] für die Lerneinheit „ohne Erregung“ kein signifikanter Effekt (siehe Abbildung 25). Die Gedächtnisleistung für die Bild-Orts-Assoziation von emotionalen und neutralen Bildern war in der Schlaf- und in der Wachbedingung nicht unterschiedlich.

Die Korrelation zwischen der REM-Schlafdauer und der Differenz der Ortsgedächtniswerte für emotionale Bilder in der Schlafbedingung in der Lerneinheit „ohne Erregung“ war nicht signifikant [$r(16)=.05, p=.86$]. Es gab keinen Zusammenhang zwischen der REM-Schlafdauer und der Ortsgedächtniswerte für emotionale Bilder in der Lerneinheit „ohne Erregung“.

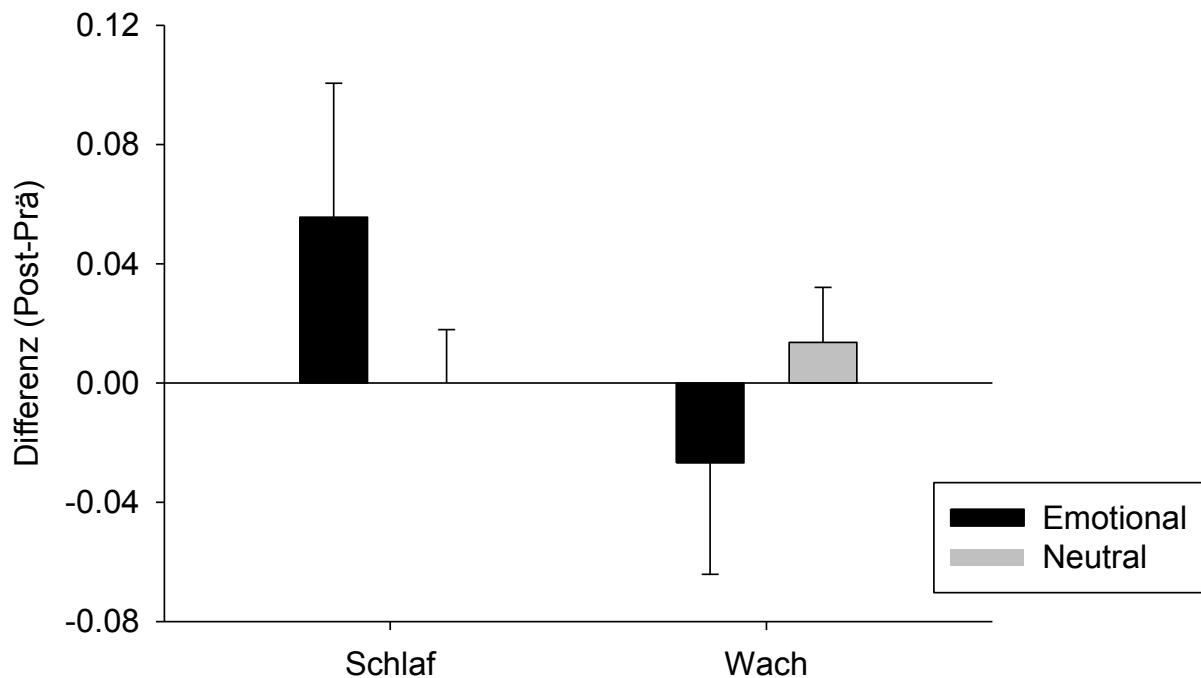


Abbildung 25. Ortsabfrage der Bilder in der Lerneinheit „ohne Erregung“, getrennt für die Schlaf- und die Wachbedingung, sowie für neutrale und emotionale Bilder.

Für die Ortsabfrage der Bilder ergab sich für den Haupteffekt ERREGUNG [$F(1,33)=5.24, p<.05$] und für den Haupteffekt EMOTIONALITÄT [$F(1,33)=12.90, p<.01$] ein signifikanter Effekt. Die Interaktion zwischen der ERREGUNG und der EMOTIONALITÄT [$F(1,33)=0.21, p=.65$] ergab jedoch keinen signifikanten Effekt. Es gab keine Unterschiede in der Wiedererinnerungsrate der Bild-Orts-Assoziation für emotionale und neutrale Bilder, wenn sie mit oder ohne Erregung gelernt wurden. „Ohne Erregung“ ($M=50.86, SD\pm19.69$) wurden die Bild-Orts-Assoziationen jedoch

besser gelernt als mit Erregung ($M=45.67$ $SD\pm17.64$) (siehe Abbildung 26), sowie die Bild-Orts-Assoziationen von emotionalen Bildern ($M=49.69$, $SD\pm18.15$) besser gelernt wurden als die Bild-Orts-Assoziationen von neutralen Bildern ($M=44.24$, $SD\pm17.23$) (siehe Abbildung 27).

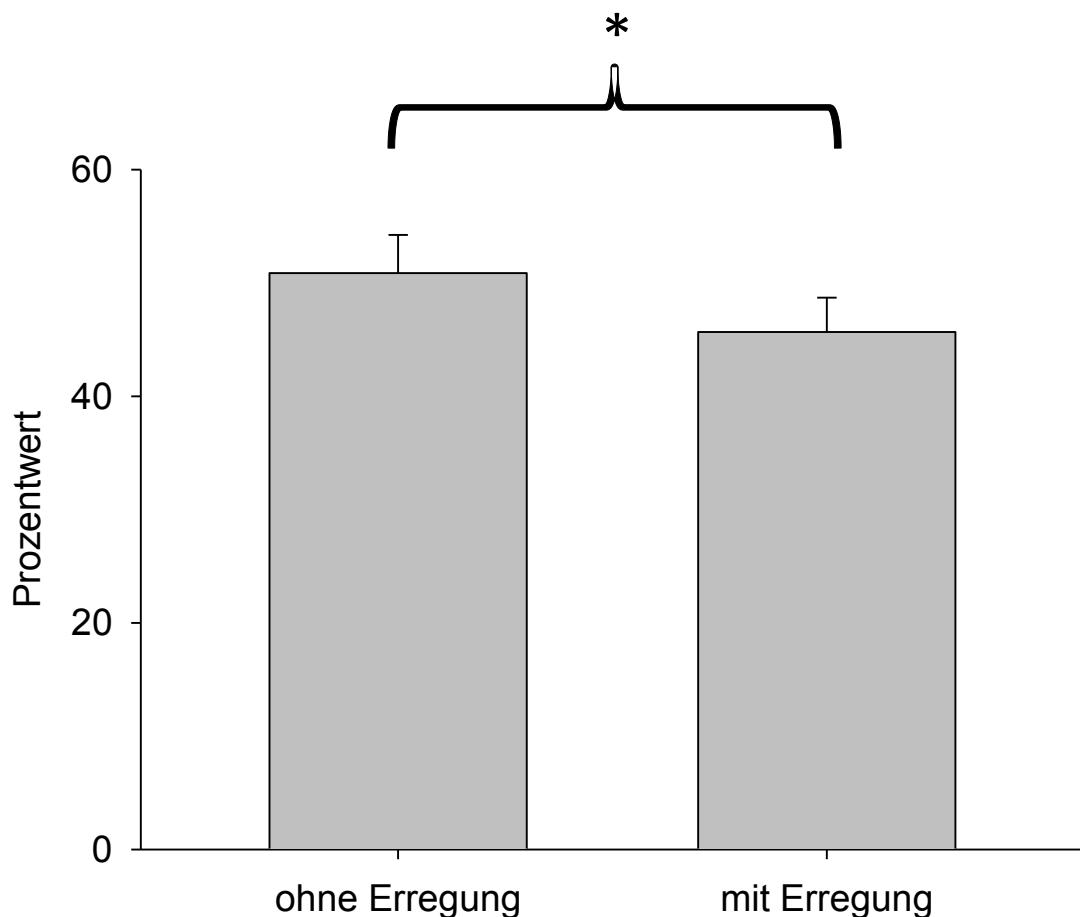


Abbildung 26. Ortsabfrage der Bilder mit und ohne Erregung. Es gab einen signifikanten (*) Unterschied zwischen den Lerneinheiten ohne und mit Erregung ($p<.05$). „Ohne Erregung“ wurden die Bild-Orts-Assoziationen besser gelernt als mit Erregung.

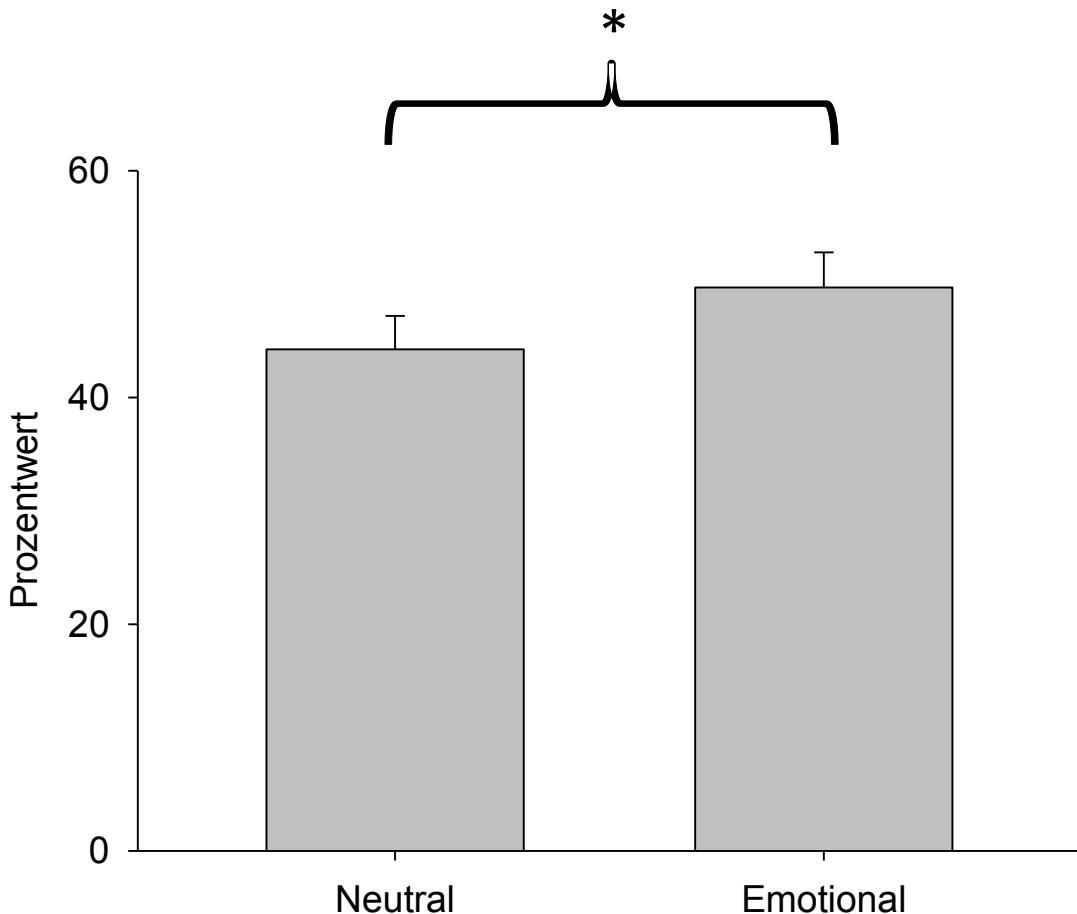


Abbildung 27. Ortsabfrage der Bilder für neutrale und emotionale Bilder. Es gab einen signifikanten (*) Unterschied zwischen den neutralen und den emotionalen Bildern in dem Bild-Orts-Assoziationslernen ($p<.05$). Bild-Orts-Assoziation mit emotionalen Bildern wurden besser gelernt als Bild-Orts-Assoziation mit neutralen Bildern.

4.4 Diskussion

Die Haupthypothese, dass Lernmaterial, das mit Erregung gelernt wurde, im Schlaf besser konsolidiert wird als in einer Wachphase, konnte nicht bestätigt werden. Weder in der Ortsabfrage der Bilder, noch in der zeitlichen Reihenfolge der Bilder, zeigte sich hierfür ein Effekt. Des Weiteren war die Bild-Orts-Assoziation nicht schlafabhängig. Jedoch konnte der Schlafeffekt in der zeitlichen Reihenfolge der Bilder repliziert werden (Drosopoulos, Windau, et al., 2007; Griessenberger, et al., 2012): Probanden, die geschlafen hatten, erinnerten sich besser an die zeitliche

Reihenfolge der Bilder als Probanden, die wach waren. Die Hypothese, dass emotionales Lernmaterial im Schlaf besser als in einer Wachphase konsolidiert wird (Nishida, et al., 2008; U. Wagner, et al., 2001), konnte jedoch nicht repliziert werden. Die Annahme, dass die Wiedererinnerung an emotionales und neutrales Lernmaterial unterschiedlich von Erregung während des Lernens beeinflusst wird, konnte nicht bestätigt werden. Es zeigte sich jedoch, dass mit Erregung generell schlechter gelernt wurde als ohne Erregung. Des Weiteren konnte die allgemeine Hypothese, dass emotionales Lernmaterial besser als neutrales Lernmaterial wiedererinnert wird (siehe Cahill & McGaugh, 1998 für eine Literaturübersicht), bestätigt werden.

Die Annahme, dass Erregung während des Lernens ein entscheidender Faktor für die Konsolidierung im Schlaf sei, konnte nicht bestätigt werden. Weder in den Gedächtniswerten der Ortsabfrage der Bilder, noch in den Werten der zeitlichen Reihenfolge zeigte sich hierfür ein Effekt. Die Erregung, die in diesem Experiment induziert wurde, bewirkte (in der Ortsabfrage der Bilder) sogar den gegenteiligen Effekt. Die Lerneinheiten, die mit Erregung gelernt wurden, wurden generell schlechter gelernt als die Lerneinheit, die ohne Erregung gelernt wurde. Die Erregung hat von der eigentlichen Aufgabe, den Ort der Bilder zu lernen, abgelenkt. Daraus lässt sich schlussfolgern, dass eine einfache Muskelanspannung mit dem Dynamometer (Stauffacher, 1937) während des Lernens weniger ablenkend ist, als eingestreute Sport- oder Spieleinheiten. Eine andere Möglichkeit ist, dass Probanden in den Lerneinheiten mit Erregung zu erregt waren und sich schon wieder in dem leistungsabfallenden Bereich der umgekehrten U-Funktion des „Yerkes-Dodson“-Gesetz (Yerkes & Dodson, 1908) befanden. Außerdem wurden in diesem Experiment verschiedene Formen der Erregung induziert und diese haben vermutlich das generelle Rauschen in der Erregungsbedingung erhöht. Des Weiteren wurde Erregung während des Lernens größtenteils stimulusunassoziiert dargeboten, d. h.

die Erregung war zeitlich und inhaltlich nicht mit dem zu lernenden Material verknüpft. Stauffacher (1937) hat jedoch seine Probanden zeitgleich mit den sinnlosen Silben das Dynamometer drücken lassen. Auch pharmakologische Studien zeigen, wenn sie einen Betablocker kurz vor dem Lernen von neutralem und emotionalem Lernmaterial verabreichen, lediglich eine Verschlechterung für das emotionale Lernmaterial (Cahill, et al., 1994). Möglicherweise muss die Erregung während des Lernens stimulusgekoppelt sein, um eine bessere Wiedererinnerung des Lernmaterials zu erzeugen. Eine weitere Möglichkeit, warum kein Effekt von der Erregung während des Lernens auf die Konsolidierung im Schlaf gefunden wurde, könnte sein, dass die Erregung während des Lernens interindividuell sehr unterschiedlich gewirkt hat. Manche Probanden wurden z. B. durch die plötzlichen, emotionalen Bilder mit korrespondierendem Ton sehr erschreckt, während andere diese wiederrum weniger erschreckend fanden. In folgenden Analysen soll daher die Herzratenvariabilität mitausgewertet werden. Maheu, Joober, Beaulieu und Lupien (2004) finden z. B. nur ab einer bestimmten Dosis (80mg, jedoch nicht 40mg) von Betablockern, welche kurz vor dem Lernen verabreicht werden, eine Verschlechterung der Wiedererinnerung an emotionales Lernmaterial. Möglicherweise muss die Erregung während des Lernens ein bestimmtes Niveau erreichen, damit das Lernmaterial besser wiedererinnert wird. Generell ist die Erregung während des Lernens jedoch eine komplexere Angelegenheit. Einige Studien postulieren eine Interaktion zwischen der Erregung während des Lernens und dem Kortisolspiegel in der Konsolidierungsphase (Cahill, Gorski, & Le, 2003; Kuhlmann & Wolf, 2006; Maheu, et al., 2004). Cahill, Gorski und Le (2003) zeigen, dass emotionales Lernmaterial nur dann besser wiedererinnert wurde, wenn das Kortisolniveau in der Konsolidierungsphase hoch war. Während erhöhte Kortisolwerte in Wachphasen förderlich für die Konsolidierung von Gedächtnis sind,

zeigen sie im Schlaf jedoch konsolidierungs hemmende Wirkungen (Wilhelm, Wagner, & Born, 2011).

Die Bild-Orts-Assoziationsaufgabe war in diesem Experiment nicht schlafabhängig. Talamini, Nieuwenhuis, Takashima und Jensen (2008) haben ihre Studie in einem Nachtschlafdesign untersucht, sowie weniger Stimuli (20 Gesichter) benutzt und diese wiederholt (drei Mal) während des Lernens dargeboten. Des Weiteren haben sie acht und nicht sechs Orte verwendet. Diese Studienunterschiede erklären den hier ausbleibenden Schlafeffekt vermutlich jedoch nicht. Es gibt zunächst genug Studien, die den deklarativen Schlafeffekt auch in Nachmittagsschlafstudien finden (siehe Ficca, Axelsson, Mollicone, Muto, & Vitiello, 2010 für eine Literaturübersicht; Lahl, et al., 2008; Mednick, et al., 2003; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006). Jedoch gibt es auch immer wieder Studien, die einen Schlafeffekt im deklarativen Gedächtnis finden (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Ellenbogen, Hulbert, et al., 2006; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; U. Wagner, et al., 2007; J. K. Wilson, et al., 2012) und solche, die keinen finden (z. B. Backhaus & Junghanns, 2006; Kopasz, Loessl, Hornyak, et al., 2010; Kopasz, Loessl, Valerius, et al., 2010; Orban, et al., 2006; Rauchs, et al., 2008; Sterpenich, et al., 2009; Voderholzer, et al., 2011). Es gibt sogar Studien, die unabhängig voneinander genau die gleiche Aufgabe, welche deklaratives Gedächtnis prüft, untersuchen und gegenteilige Ergebnisse erzielen (Backhaus & Junghanns, 2006; Tucker, et al., 2006). Daher muss es weitere „whats and whens“ (siehe Diekelmann, et al., 2008 für eine Literaturübersicht) in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf geben, die bisher noch unbekannt sind.

Wie auch in Griessenberger et al. (2012) und Drosopoulos et al. (2007) wurde in diesem Experiment ein Schlafeffekt in der Konsolidierung von der zeitlichen Reihenfolge der Bilder gefunden. Der Schlafeffekt für die zeitliche Reihenfolge scheint zunächst stabiler, da er in drei unterschiedlichen Laboren gefunden wurde. Die zeitliche Reihenfolge ist neben der räumlichen Orientierung ein essentieller Bestandteil von episodischem Gedächtnis (Tulving, 1972). Episodisches Gedächtnis ist mit großer Wahrscheinlichkeit hippocampusabhängig (M. Moscovitch, et al., 2005). Einige Studien zeigen, dass v. a. hippocampusabhängiges Gedächtnis im Schlaf konsolidiert wird (Djonlogic, et al., 2009; siehe Marshall & Born, 2007 für eine Literaturübersicht). Dennoch war die hier verwendete Bild-Orts-Assoziationsaufgabe mit großer Wahrscheinlichkeit auch hippocampusabhängig, erzielte jedoch keinen Schlafeffekt.

Des Weiteren konnten andere Studien (Nishida, et al., 2008; U. Wagner, et al., 2001) die zeigen, dass emotionales Lernmaterial besser im Schlaf als in einer Wachphase konsolidiert wird, nicht repliziert werden. Die Ergebnisse dieses Experiments gehen jedoch tendenziell in die gleiche Richtung ($p=.13$). Möglicherweise bedarf es einer größeren Stichprobe, um signifikante Ergebnisse zu erzielen. Nishida et al. (2008) verwendeten in ihrer Nachmittagschlafstudie zwar auch IAPS-Bilder als Stimuli, jedoch hatten ihre emotionalen Bilder einen Durchschnitt von 5.77 auf der Erregungsskala, während die hier verwendeten Bilder nur einen Durchschnitt von 4.38 auf der Erregungsskala aufwiesen. Möglicherweise waren die hier verwendeten emotionalen Bilder nicht erregend genug. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre, dass die Probanden dieses Experiments nicht sensibel genug waren, derartige Stimuli zu verarbeiten - hier könnte auch die Herzratenvariabilitätsanalyse Klarheit verschaffen. Darüber hinaus finden beide Studien (Nishida, et al., 2008; U. Wagner, et al., 2001) einen Zusammenhang

zwischen der Dauer des REM-Schlafs und der Wiedererinnerung an das emotionale Lernmaterial. Nishida et al. (2008) untersuchten ihre Probanden, wie in diesem Experiment, in einem Nachmittagsschlafdesign. Obwohl die durchschnittliche REM-Schlafdauer in diesem Experiment doppelt so lang war (20.5 Minuten) wie bei Nishida et al. (2008 ; 10.2 Minuten), wurde kein Zusammenhang zwischen der REM-Schlafdauer und der Differenz der Ortsgedächtniswerte in den emotionalen Bildern in der Schlafbedingung festgestellt. Nishida et al. (2008) verwendeten jedoch keine Bild-Orts-Assoziationsaufgabe, sondern eine Wiedererkennungsaufgabe.

Darüber hinaus wurde keine unterschiedliche Wirkung von Erregung auf das Bild-Orts-Assoziationslernen bei emotionalen und neutralen Bildern festgestellt. Die Annahme, aufbauend auf dem „Yerkes-Dodson“-Gesetz (Yerkes & Dodson, 1908) und der umgekehrten U-Funktion von kognitiver Leistungsfähigkeit und physiologischer Erregung, dass neutrale Bilder, wenn sie mit Erregung gelernt werden, in einen optimalen Erregungszustand übergeführt werden, in dem sich die beste Leistung zeigt, dass jedoch emotionale Bilder, die mit zusätzlicher Erregung gelernt werden, wieder in einen leistungsabfallenden Zustand geraten, konnte nicht bestätigt werden. Anstatt dessen zeigte sich, dass in Lerneinheiten mit Erregung signifikant schlechter gelernt wurde, als in der Lerneinheit ohne Erregung. Die Erregung, so sie in diesem Experiment induziert wurde, lenkte die Probanden von der eigentlichen Aufgabe ab. Manche Probanden beschrieben das auch in einem Post-Interview.

Des Weiteren wurde die weitverbreitete Annahme, dass emotionales Lernmaterial besser als neutrales Lernmaterial wiedererinnert (siehe Cahill & McGaugh, 1998 für eine Literaturübersicht) wird, in dem Lernen der Bild-Orts-Assoziationsaufgabe bestätigt. Neu war, dass nicht emotionale Bilder per se besser

als neutrale Bilder wiedererinnert wurden (Sterpenich, et al., 2009), sondern dass die Bild-Orts-Assoziation der emotionalen Bilder besser als die der neutralen Bilder wiedererinnert wurde.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Erregung während des Lernens keine Auswirkung auf die Konsolidierung im Schlaf gezeigt hat. Erregung, so wie sie hier induziert wurde, lenkte sogar von der eigentlichen Lernaufgabe ab. Jedoch konnte der Schlafeffekt in der Aufgabe, welche die zeitliche Reihenfolge der Bilder prüft, repliziert werden. Für die Gedächtnisleistung in der Bild-Orts-Assoziation, sowie für die Gedächtnisleistung der Bild-Orts-Assoziation der emotionalen Bilder wurde kein Schlafeffekt gefunden. Die Annahme, dass die Gedächtnisleistung für emotionales und neutrales Lernmaterial unterschiedlich von Erregung beeinflusst wird, konnte nicht bestätigt werden. Jedoch konnte in diesem Experiment bestätigt werden, dass emotionales Lernmaterial besser erinnert wird als neutrales Lernmaterial.

Im nächsten Kapitel soll eine andere mögliche Funktion des Schlafs, die Semantifizierung von episodischen Gedächtnisinhalten, untersucht werden.

5 Semantifizierung im Schlaf

5.1 Einleitung

Wie bereits in *2.1 Reaktivierung von Gedächtnisspuren im Schlaf* erwähnt, wird debattiert, ob es im Schlaf lediglich zu einer Stabilisierung oder sogar zu einer Transformation von Gedächtnisinhalten im Schlaf kommt (Lewis & Durrant, 2011; Marshall & Born, 2007). Lewis und Durrant (2011) beschreiben in ihrem Modell, wie Reaktivierungen von neu gelernten Informationen im Schlaf zur Ausbildung eines Schemas führen können. Auch Walker und Stickgold (2010) postulieren, dass die Abstraktion von Mustern und Regeln vom Schlaf profitieren könnte. Daher wurde in diesem Experiment die Auswirkung von Schlaf auf die Semantifizierung von episodischen Gedächtnisinhalten untersucht.

Neu erworbene Gedächtnisspuren müssen gefestigt werden, um zu einem späteren Zeitpunkt wieder abrufbar zu sein (Müller, 1900). Schlaf stellt einen Zustand dar, der diese anfänglich labilen Gedächtnisspuren in einen stabilen Zustand überführen kann, so dass diese anschließend weniger anfällig für zukünftige Interferenzen sind (siehe Born & Wilhelm, 2012; Diekelmann & Born, 2010; Diekelmann, et al., 2008; Walker & Stickgold, 2006 für Literaturübersichten). Dieser Prozess der Stabilisierung von Gedächtnisspuren wird (zusammen mit der Transformierung von Gedächtnisspuren) allgemein als Konsolidierung von Gedächtnis bezeichnet (siehe Born, et al., 2006 für eine Literaturübersicht). Die positive Auswirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von Gedächtnis wurde in zahlreichen Verhaltensstudien bestätigt (siehe Born & Wilhelm, 2012; Diekelmann & Born, 2010 für Literaturübersichten). Insbesondere die Auswirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von prozedurellem Gedächtnis gilt als unumstritten (z. B. Fischer, et al., 2002; Gais, et al., 2008; Gais, et al., 2000; Karni, et al., 1994; Walker, et al., 2003). Generell wird eine quantitative Veränderung von Gedächtnis im Schlaf

angenommen, so dass nach einer Schlafphase im Vergleich zu einer Wachphase z. B. weniger Wortpaare vergessen werden (Ellenbogen, et al., 2009 ; Aufgabe, welche deklaratives Gedächtnis prüft), oder es z. B. zu einer Verbesserung von Fingergeschwindigkeiten und weniger Fehlern in der „finger-tapping“-Aufgabe kommt (Walker, et al., 2002; Aufgabe, welche prozedurales Gedächtnis prüft). Seltener werden qualitative Veränderungen von Gedächtnis im Schlaf untersucht (siehe Born & Wilhelm, 2012 für eine Literaturübersicht; Cai, Mednick, Harrison, Kanady, & Mednick, 2009; Djondagic, et al., 2009; Dumay & Gaskell, 2007; Durrant, et al., 2011; Ellenbogen, Hu, Payne, Titone, & Walker, 2007; Fischer, Drosopoulos, Tsen, & Born, 2006; Gomez, Bootzin, & Nadel, 2006; Lau, et al., 2010; U. Wagner, Gais, Haider, Verleger, & Born, 2004; Yordanova et al., 2008). Studien, die qualitative Veränderungen von Gedächtnis im Schlaf untersuchen, zeigen, dass Schlaf im Vergleich zu einer Wachphase eine positive Auswirkung auf die Extraktion von explizitem Wissen (=Einsicht in eine versteckte, abstrakte Regel) aus implizit gelerntem Material (U. Wagner, et al., 2004; Yordanova, et al., 2008), sowie auf die Abstraktion bestimmter Gedächtnisinhalte (Cai, Mednick, et al., 2009; Ellenbogen, et al., 2007; Gomez, et al., 2006; Lau, Alger, & Fishbein, 2011; Lau, et al., 2010) und implizit gelernter Regeln (Djondagic, et al., 2009; Durrant, et al., 2011), sowie auf die Extraktion einer gemeinsamen Essenz (Diekelmann, Born, & Wagner, 2010; Payne et al., 2009), bewirkt. Weitere interessante Befunde zu qualitativen Gedächtnisveränderungen durch den Schlaf stammen aus dem Spracherwerb: die Integration von neu gelernten Wörtern in das mentale Lexikon scheint schlafabhängig zu sein (Dumay & Gaskell, 2007). Nach einem Sprachmodell (Jusezyk & Luce, 2002) gehen neu gelernte Wörter mit der Zeit in ein sogenanntes mentales Lexikon über, von dem aus sie auch wieder abgerufen werden können. Sobald ein neues Wort in das mentale Lexikon integriert wird, konkurriert es beim

Abruf mit ähnlich klingenden Worten und verlängert deswegen die Reaktionszeit. Dumay und Gaskell (2007) zeigten, dass sich eine sogenannte „lexikale Konkurrenz“ 12 Stunden nach dem Erwerb von neugelernten Wörtern nur dann zeigte, wenn in der Zwischenzeit geschlafen wurde. Die Integration von neuen, deklarativen Gedächtnisinhalten in bereits existierende, semantische, lexikale Strukturen ist nach dieser Studie schlafabhängig. Des Weiteren zeigten Tierstudien, dass Zeit eine Rolle in der Dekontextualisierung¹⁶ von Gedächtnisinhalten spielt (Winocur, et al., 2007). Auch Schlaf soll zu einer verstärkten Dekontextualisierung¹⁷ von Lerninhalten im Vergleich zu einer Wachphase führen (Cairney, et al., 2011). Ob Schlaf auch eine Rolle in der Umwandlung von zunächst hippocampalen, episodischen, zu neuen, neokortikalen, semantischen Gedächtnishalten spielt, ist allerdings unklar. Man denkt, dass wenn episodisches Gedächtnis wiederholt dargeboten, sozusagen überlernt wird, der für das Lernen irrelevante zeitlich-räumliche Kontext verloren geht und eine zentrale, gemeinsame Essenz des Gedächtnisses übrigbleibt; man spricht hier von Semantifizierung (Meeter & Murre, 2004). Nach Buzsakis (1998) Modell der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf sollen hippocampale, episodische Gedächtnisinhalte in einem hippocampo-neokortikalen Dialog mehrfach wiederholt (reaktiviert) werden, so dass es zu einer Integration dieser Information in neokortikale Netzwerke kommt. Beide Theorien, die von Meeter und Murre (2004) und die von Buszaki (1998) postulieren eine wiederholte Darbietung von episodischem Gedächtnis, die bei Meeter und Murre (2004) zu einer Extraktion einer gemeinsamen Essenz, der Semantifizierung, und bei Buszaki (1998) zu einer Integration in neokortikale Netzwerke führen soll. Da der Neokortex mit dem semantischen

¹⁶ Dekontextualisierung bezieht sich auf die räumliche Umgebung während des Lernens (Größe und Form, sowie die Beleuchtung und die Einrichtung des Raumes)

¹⁷ Dekontextualisierung bezieht sich auf den Lernkontext (=den Raum, in dem gelernt wurde, sowie den Geruch und die Musik während des Lernens).

Gedächtnis in Zusammenhang gebracht werden kann (Henke, 2010), könnte die Semantifizierung verstärkt im Schlaf stattfinden.

Ziel dieses Experiments war es herauszufinden, ob eine Semantifizierung von episodischem Gedächtnis verstärkt im Schlaf stattfindet. Des Weiteren wurde die Veränderung von episodischem, hippocampusabhängigem Gedächtnis im Schlaf untersucht. Probanden lernten einzelne Bilder von Vögeln, welche zu einer bestimmten Vogelfamilie gehörten, sowie ihren dazugehörigen Familiennamen. Jedes Vogelexemplar wurde nur einmal präsentiert. Pro Vogelfamilie wurden mehrere Vogelexemplare gezeigt, so dass es zu einer Extraktion gleichbleibender, sich wiederholender Charakteristika, einer Semantifizierung dieser bestimmten Vogelfamilie, kommen konnte. In der Abrupphase wurden den Probanden einzelne Bilder der gelernten Vogelfamilien gezeigt, und zwar genau die Bilder, die sie auch während der Lernphase gesehen hatten (alte Bilder), sowie Bilder, die sie während der Lernphase nicht gesehen hatten (neue Bilder). Die Probanden sollten beurteilen, ob sie genau dieses Bild in der Lernphase gesehen hatten. Da sich die Probanden bei dieser Aufgabe an den räumlich-zeitlichen Kontext des einmalig präsentierten Bildes erinnern mussten, wurde mit dieser Abfrage das episodische Gedächtnis geprüft. Des Weiteren sollten die Probanden das gezeigte Vogelexemplar (unabhängig davon, ob sie es als alt oder neu eingestuft hatten) einer der gelernten Vogelfamilien zuordnen. Konnten die Probanden die neuen Bilder ihrer richtigen Vogelfamilie zuordnen, könnte dies aufgrund der Semantisierung dieser Vogelfamilie geschehen sein, da aufgrund der bereits gelernten Bilder auf die Zugehörigkeit des gezeigten, neuen Vogelexemplars geschlossen wurde. Die richtige Familienzuordnung der alten Bilder hingegen konnte auch aufgrund von assoziativem Gedächtnis zwischen dem Vogelbild und dem Vogelnamen geschehen sein. Die Lernaufgabe wurde in einem Nachmittagsschlafdesign untersucht, um

zirkadiane und hormonelle Unterschiede zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung, sowie Müdigkeitseffekte nach Schlafdeprivation als mögliche Störvariablen auszuschließen. Darüber hinaus wurde in zahlreichen Nachmittagsschlafstudien eine positive Wirkung von Schlaf auf die Konsolidierung von Gedächtnis nachgewiesen (siehe Ficca, et al., 2010 für eine Literaturübersicht; Lahl, et al., 2008; Mednick, et al., 2003; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006).

Aufgrund von Studien, die einen gewinnbringenden Einfluss von Schlaf auf hippocampusabhängiges Gedächtnis postulieren (Cai, Shuman, et al., 2009; Djondagic, et al., 2009; siehe Marshall & Born, 2007 für eine Literaturübersicht), wurde erwartet, dass (i) die Gedächtnisleistung in der Wiedererkennung der einzelnen Vogelbilder nach einer Schlafphase besser ist als nach einer Wachphase. Des Weiteren wurde erwartet, dass (ii) die Semantifizierung von episodischen Gedächtnisinhalten stärker nach einer Schlaf- als nach einer Wachphase ist.

5.2 Methoden

Probanden

Zwanzig Studenten (4 Männer) zwischen 18 und 30 Jahren nahmen an dem Experiment teil. Sie bekamen entweder eine finanzielle Entschädigung von 8 € pro Stunde oder Versuchspersonenstunden für die Dauer ihrer Teilnahme. Voraussetzungen für die Teilnahme an dem Experiment waren: Deutsche Muttersprache, Nichtraucher, sowie keine Einnahme von Medikamenten, die auf das zentrale Nervensystem wirken. Alle Probanden hatten einen regelmäßigen Schlafrhythmus zwischen 6 und 10 Stunden Schlaf pro Nacht und in den letzten sechs Wochen vor den Experimenten keine schweren Störungen des Schlaf-Wach Rhythmus (z. B. Schichtarbeit oder Überseeflug). Am Untersuchungstag selbst waren

Alkohol- und Kaffeekonsum untersagt. Um den Schlafdruck in den Probanden zu erhöhen, sollten die Probanden am Untersuchungstag, sowie einen Tag früher, jeweils eine Stunde früher als gewohnt aufstehen. Dies wurde in einem zuvor per E-Mail zugesandten Schlaftagbuch dokumentiert, welches am Untersuchungstag dem Versuchsleiter mitgebracht wurde. Der Versuch dauerte immer von 12 Uhr bis 16:30 Uhr. Ein Proband musste ausgeschlossen werden, da er nicht schlafen konnte.

Versuchsdesign

Die Probanden kamen jeweils zweimal mittags um 12 Uhr in das Schlaflabor der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München. Vorab erfuhren die Probanden welche Versuchsbedingung stattfinden wird, d. h. ob sie schlafen oder wach sein würden. Die beiden Termine lagen mindestens eine Woche auseinander, höchstens jedoch vier Wochen. Es wurden immer zwei Probanden parallel getestet. Es wurde mit dem Lernen begonnen, welches ca. 20 Minuten dauerte. Im Anschluss wurde der erste Abruf durchgeführt. Dieser dauerte ca. 25 Minuten. War der Proband in der Schlafbedingung wurde ihm ein polysomnographisches EEG angebracht und er konnte für zwei Stunden schlafen. Probanden in der Wachbedingung schauten für zwei Stunden neutrale Filme an oder spielten Brettspiele. Hier war immer ein Versuchsleiter anwesend. Nachdem die Probanden, welche der Schlafbedingung zugeteilt waren, geweckt wurden, wurde ihnen das EEG entfernt und sie starteten zeitgleich mit den Probanden, welche der Wachbedingung zugeteilt waren, den zweiten Abruf. Dieser dauerte ca. 25 Minuten. Im Anschluss machten die Probanden einen Aufmerksamkeitstest, den sogenannten „Psychomotor Vigilanz Test“ (Dinges & Powell, 1985).

Gedächtnisaufgabe

Stimuli

320 Vogelbilder, ähnlich wie in Jacoby, Wahlheim und Coane (2010), dienten als Stimulusmaterial. Diese 320 Vogelbilder ließen sich 40 Singvogelfamilien zuteilen, so dass pro Familie 8 Einzelexemplare existierten. Die Vogelbilder stammten u. a. aus folgender Vogelidentifikationswebseite: <http://www.whatbird.com>. Alle Vögel waren vor ihrem natürlichen Hintergrund zu sehen. Auffälligkeiten wie z. B. Futternäpfe und Vogelhäuser wurden entfernt. Um zu vermeiden, dass die Singvögel den Probanden bekannt waren, wurden Singvogelfamilien aus amerikanischen und asiatischen Räumen gesammelt. Es wurde darauf geachtet, dass sich die Singvogelfamilien nicht zu sehr voneinander unterscheiden, wie es bei Papageien und Finken der Fall gewesen wäre, sowie dass es eine deutliche Ähnlichkeit zwischen den Einzelexemplaren innerhalb einer Singvogelfamilie gab. Folgende Singvogelfamilien dienten als Stimulusmaterial: Finken, Eichelhäher, Starlinge, Schwalben, Spottdrosseln, Drosseln, Zaunkönige, Waldsänger, Neuweltflieger, Ammern, Vireos, Meisen, Stare, Kardinäle, Königstyrannen, Honigfresser, Pirolen, Goldamseln, Drescher, Fliegenschnäpper und Spatzen. Aus manchen Familien wurden wiederrum zwei sich unterscheidende Unterfamilien genommen, so wie die der „Long Billed“ Drescher und der „California“ Drescher. Jeder Vogelfamilie wurde ein zweisilbiger Fantasienname, wie z. B. „Basup“, „Famir“, „Lessler“, „Sixten“, „Vuger“ und „Zessal“ zugeteilt.

Lernen

Pro Versuchsbedingung (Schlaf- und Wachbedingung) wurden je 160 Vogelbilder gezeigt. Diese 160 Vogelbilder beinhalteten je 8 Exemplare aus 20 verschiedenen Vogelfamilien. Zum Lernen wurde die Hälfte der Bilder, je 4 Exemplare aus den 20

Vogelfamilien, zufällig gezogen und randomisiert gezeigt. Jedes Vogelbild wurde nur einmal gezeigt. Das Lernen fand am Computer statt und die Lernaufgabe wurde mit MATLAB (R2011a, the Mathworks, Inc., München, Deutschland) präsentiert. Das Vogelbild wurde zunächst für 10 Sekunden auf schwarzem Hintergrund dargeboten. Danach erschien der Name der Vogelfamilie unter dem gezeigten Vogelbild für 3 Sekunden zusammen mit dem Vogelbild. Im Anschluss wurde für 2 Sekunden ein weißes Fixationskreuz präsentiert (siehe Abbildung 28). Die Probanden hatten die Aufgabe sich die einzelnen Vogelbilder, sowie die Familien, zu der die Vögel gehören, zu merken. Sie wussten, dass nach dem Lernen ein Abruf folgen wird, in dem sie wieder die Vogelbilder sehen werden und beurteilen sollten, ob sie genau dieses Vogelbild gesehen hatten und angeben sollten, zu welcher Vogelfamilie der gezeigte Vogel gehört. Hier wählten sie den richtigen Namen der Vogelfamilie aus einer Liste aus.



Abbildung 28. Schematische Darstellung eines Stimulus während des Lernens

Abruf

Es erfolgten zwei Abrufe, der erste direkt nach dem Lernen und der zweite nach der Schlaf- oder Wachphase. In jedem Abruf wurde die Hälfte der gelernten Bilder, d. h. je 2 bekannte Exemplare aus den gelernten 20 Vogelfamilien, sowie die gleiche Anzahl unbekannter neuer Exemplare aus den gelernten 20 Vogelfamilien gezeigt.

Die einzelnen Vogelbilder wurden zusammen mit der Frage „Exakt dieses Bild habe ich schon einmal gesehen?“ präsentiert. Per Tastendruck (y= Ja, n= nein) entschieden die Probanden, ob sie exakt dieses Bild schon mal gesehen hatten. Im Anschluss wurden sie gefragt, welcher Vogelfamilie sie dieses Bild zuordnen würden. Hier wurden ihnen alle Vogelnamen listenartig aufgezeigt und sie sollte per Tastendruck die Vogelfamilie aussuchen, zu der sie das gezeigte Exemplar zuordnen würden (siehe Abbildung 29). Nachdem sie mit dem Abruf fertig waren, bekamen sie Rückmeldung darüber, wie gut ihre Leistung in der Wiedererkennung der einzelnen Vogelbilder war. Hier wurde die Summe aus den richtig wiedererkannten Vogelbildern und den richtig zurückgewiesenen Vogelbildern berechnet und auf dem Bildschirm angezeigt.



„Exakt dieses Bild habe ich schon gesehen?“ [y/n]

A=Ahun
B=Basup
C=Chabi
D=Diktos
...

Abbildung 29. Schematische Darstellung eines Stimulus während des Abrufs

Der Psychomotor Vigilanz Test

Der Psychomotor Vigilanz Test (PVT) ist ein einfacher Reaktionszeittest entwickelt von Dinges und Powell (1985), der Daueraufmerksamkeit misst. Der PVT wurde als Kontrollmaß für potentielle Müdigkeitsunterschiede zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung durchgeführt. Der PVT dauerte 10 Minuten und wurde am Computer ausgeführt. Die Probanden sahen zunächst einen schwarzen Bildschirm mit vier zentralen, nebeneinanderangeordneten, roten, Achten, die einen Reaktionszeitähler darstellten. Sie hatten zunächst die Aufgabe kontinuierlich diesen Zähler zu fixieren. In unregelmäßigen Intervallen von 2 bis 10 Sekunden (Warteintervall) begann dieser Zähler in leuchtend roten Zahlen hochzuzählen. Sobald dieser anfing hochzuzählen, sollten die Probanden so schnell wie möglich die Leertaste mit der non-dominaten¹⁸ Hand drücken. Wurde die Leertaste gedrückt, hielt der Zähler sofort an und die Probanden bekamen Rückmeldung über ihre Reaktionszeit in Millisekunden. Es wurden jeweils die Reaktionszeiten (Mittelwert und Median) zwischen 200 und 500 ms, sowie Auslassungen (>500 ms), als auch falsche Antworten (Tastendrücke innerhalb des Warteintervalls) zur Auswertung herangezogen. Wegen technischer Probleme fehlten die Daten eines Probanden.

Polysomnographisches EEG

Das EEG wurde von zwei Schädelelektroden (C3, C4) nach dem internationalen 10-20 System (Jasper, 1958) gegen eine Referenz an der Nase mit einer Aufzeichnungsrate von 500 Hz mit dem Brain Vision Recorder (Brain Products, Gilching, Deutschland) aufgezeichnet. Je ein bipolares EOG und ein EMG wurden darüber hinaus aufgenommen. Der Schlaf wurde von zwei unabhängigen Beurteilern

¹⁸ normalerweise mit der dominanten

nach den Standardkriterien (Rechtschaffen & Kales, 1968) klassifiziert und bei Unstimmigkeiten von einem dritten Beurteiler überprüft.

Signal Entdeckungstheorie

Bei der Wiedererkennung der individuellen Vogalexemplare bot sich eine Auswertung nach der klassischen Signalentdeckungstheorie (Green & Swets, 1966) an. Die Signalentdeckungstheorie hat ihre Wurzeln in der Psychophysik und analysiert die Wahrnehmung von schwer erkennbaren Signalen. Das Signal kann vorhanden sein (oder nicht vorhanden sein) und die Testperson kann eine Entdeckung melden (oder nicht melden), so dass sich daraus vier Antwortmöglichkeiten ergeben: Signal vorhanden und entdeckt, Signal vorhanden und nicht entdeckt, Signal nicht vorhanden und korrekt abgelehnt und Signal nicht vorhanden und fälschlicherweise entdeckt. Übertragen auf das psychologische Gedächtnisparadigma in diesem Experiment ergaben sich folgende äquivalente Antwortmöglichkeiten: das alte Vogelbild wurde wiedererkannt („Hit“), das alte Vogelbild wurde nicht wiedererkannt („Miss“), das neue Vogelbild wurde richtigerweise als neu eingestuft („Correct Rejection“), das neue Vogelbild wurde fälschlicherweise als alt eingestuft („False Alarm“).

Häufig verwendete Maße sind der Sensitivitätsindex d' und die Antworttendenz c . Der Sensitivitätsindex d' übertragen auf das hier verwendete Paradigma berechnet sich aus der Differenz der z-transformierten Gedächtniswerte der alten wiedererkannten Vogelbilder und der z-transformierten Gedächtniswerte der neuen Vogelbilder, die fälschlicherweise als alt eingestuft wurden: $d' = z(\text{„Hits“}) - z(\text{„False Alarms“})$. Hohe d' Werte spiegeln eine hohe Sensitivität und damit eine gute Gedächtnisleistung wieder. Die Antworttendenz c misst die Bereitschaft des Probanden Ja oder Nein zu sagen. Die Antworttendenz c übertragen das hier

verwendete Paradigma berechnet sich aus der Summe der z-transformierten Gedächtniswerte der alten wiedererkannten Vogelbilder und z-transformierten Gedächtniswerte der neuen Vogelbilder, die fälschlicherweise als alt eingestuft wurden, welche mit -0.5 multipliziert wird: $c=-0.5*[z(\text{„Hits“})+z(\text{„False Alarms“})]$. Ein positiver Bias spiegelt eine Nein-sage-Tendenz und ein negativer Bias eine Ja-sage-Tendenz wieder (Macmillan & Creelman, 2005).

Statistik

Alle Daten wurden in PASW Statistics 18 (PASW, Chicago, IL, USA) berechnet. Varianzanalysen mit den zwei Messwiederholungsfaktoren BEDINGUNG (Schlaf vs. Wach) und ZEIT (Prä oder Post Test) wurden für die Kennwerte der Signalentdeckungstheorie Sensitivitätsindex d' und die Antworttendenz c , sowie für die Summe (i) aller neuen Vogelbilder, welche ihrem richtigen Vogelfamiliennamen zugeordnet wurden, (ii) aller alten Vogelbilder, welche ihrem richtigen Vogelfamiliennamen zugeordnet wurden, sowie (iii) aller¹⁹ Vogelbilder, welche ihrem richtigen Vogelfamiliennamen zugeordnet wurden, berechnet. Post hoc t-tests für verbundene Stichproben (zweiseitig) klärten jeweils signifikante Unterschiede auf.

Es wurden t-tests für abhängige Stichproben (zweiseitig) jeweils für die Mittelwerte, die Mediane, die Auslassungen und die falschen Antworten des PVTs berechnet.

5.3 Ergebnisse

Schlafdaten

Die Probanden befanden sich durchschnittlich 9.50 Minuten ($SD\pm5.62$) in Schlafstadium 1, 51.79 Minuten ($SD\pm15.72$) in Schlafstadium 2, 10.16 Minuten

¹⁹ Aller bezieht sich auf die Summe der alten und der neuen Vogelbilder

($SD \pm 8.06$) in Schlafstadium 3, 8.39 Minuten ($SD \pm 11.12$) in Schlafstadium 4 und 14.18 Minuten ($SD \pm 10.95$) im REM-Schlaf.

Verhaltensdaten

Vogelbilder

Sensitivitätsindex d

Es ergab sich für den Sensitivitätsindex d' ein signifikanter Haupteffekt für den Messwiederholungsfaktor ZEIT [$F(1,18)=33.40, p<.000$]. Der Messwiederholungsfaktor BEDINGUNG [$F(1,18)=0.14, p=.71$], sowie die Interaktion zwischen der BEDINGUNG und der ZEIT [$F(1,18)=1.06, p=.32$] waren nicht signifikant. Es gab keinen Unterschied in der Erinnerungsrate an die einzelnen Vogelbilder zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung vom Prä- zum Post Test. In beiden Bedingungen hat jedoch der Sensitivitätsindex d' signifikant abgenommen, d. h. die Probanden haben nach der Intervention (Schlaf und Wach; $M=1.06, SD \pm 0.46$) im Vergleich zu vor der Intervention ($M=1.40, SD \pm 0.46$) vergessen, welche Vögel sie gesehen und welche Vögel sie nicht gesehen hatten (siehe Abbildung 30).

Antworttendenz c

Auch für die Antworttendenz c ergab sich ein signifikanter Haupteffekt für den Messwiederholungsfaktor ZEIT [$F(1,18)=5.56, p<.05$], sowie es einen signifikanten Haupteffekt für den Messwiederholungsfaktor BEDINGUNG [$F(1,18)=4.39, p<.05$] gab. Die Interaktion zwischen der BEDINGUNG und der ZEIT [$F(1,18)=2.10, p=.16$] war jedoch nicht signifikant. Es gab keinen Unterschied in der Antworttendenz c zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung vom Prä- zum Post Test. In beiden Bedingungen hat jedoch die Antworttendenz c signifikant zugenommen, d. h. die Probanden haben nach der Intervention (Schlaf und Wach, $M=0.00, SD \pm 0.29$) im

Vergleich zu vor der Intervention ($M=-0.09$, $SD\pm 0.35$) eine stärkere Nein-sage-Tendenz gezeigt (siehe Abbildung 31). Des Weiteren gab es in Probanden in der Schlafbedingung (Prä und Post Test, $M=0.01$, $SD\pm 0.37$) generell eine stärkere Nein-sage-Tendenz als in Probanden in der Wachbedingung ($M=-0.10$, $SD\pm 0.28$).

Zuordnung der neuen Vogelbilder zu ihren Vogelfamilien

Für den Summenwert aller neuen Vogelbilder, die ihren richtigen Vogelfamiliennamen zugeordnet wurden, ergab sich kein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,18)=3.08$, $p=.10$] und für die ZEIT [$F(1,18)=0.00$, $p=.96$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und der ZEIT [$F(1,18)=0.38$, $p=.54$] (siehe Abbildung 32). Es gab keinen Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in der Zuordnung der neuen Bilder zu den gelernten Vogelfamilien vom Prä- zum Post Test.

Zuordnung der alten Vogelbilder zu ihren Vogelfamilien

Für den Summenwert aller alten Vogelbilder, die ihren richtigen Vogelfamiliennamen zugeordnet wurden, ergab sich kein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,18)=1.44$, $p=.25$] und für die ZEIT [$F(1,18)=0.00$, $p=.95$], sowie keine signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und der ZEIT [$F(1,18)=3.43$, $p=.08$] (siehe Abbildung 32). Es gab keinen Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in der Zuordnung der alten Bilder zu den gelernten Vogelfamilien vom Prä- zum Post Test.

Zuordnung aller Vogelbilder zu ihren Vogelfamilien

Für den Summenwert aller Vogelbilder, die ihren richtigen Vogelfamiliennamen zugeordnet wurden, ergab sich kein signifikanter Haupteffekt für die BEDINGUNG [$F(1,18)=2.25$, $p=.15$] und für die ZEIT [$F(1,18)=0.00$, $p=1.00$], sowie keine

signifikante Interaktion zwischen der BEDINGUNG und der ZEIT [$F(1,18)=.79, p=.38$] (siehe Abbildung 32). Es gab keinen Unterschied zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung in der Zuordnung der aller Bilder zu den gelernten Vogelfamilien vom Prä- zum Post Test.

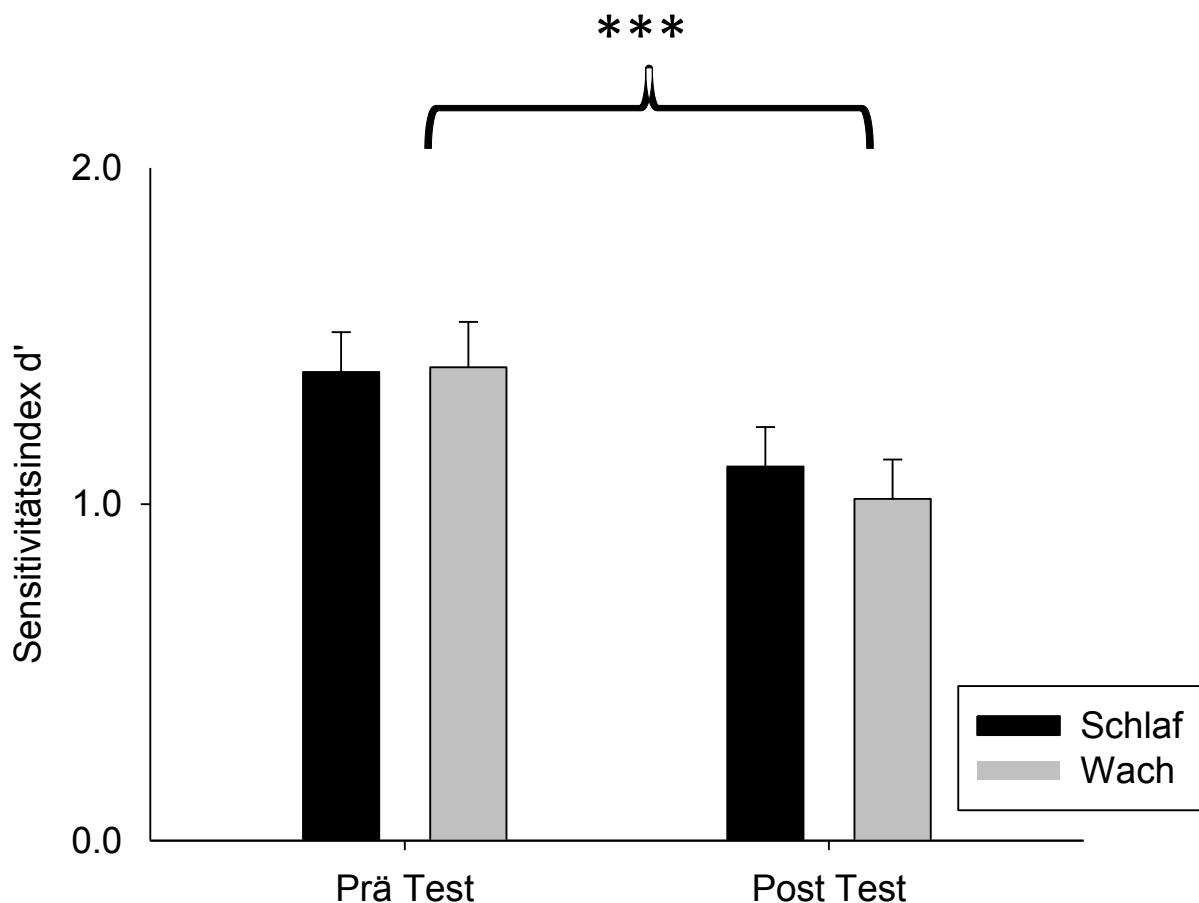


Abbildung 30. Der Sensitivitätsindex d' für die Schlaf- und die Wachbedingung jeweils für den Prä- und den Post Test. Es gab einen signifikanten (***) Unterschied von dem Prä- zu dem Post Test ($p<.000$). Der Sensitivitätsindex d' nahm signifikant über beide Bedingungen ab.

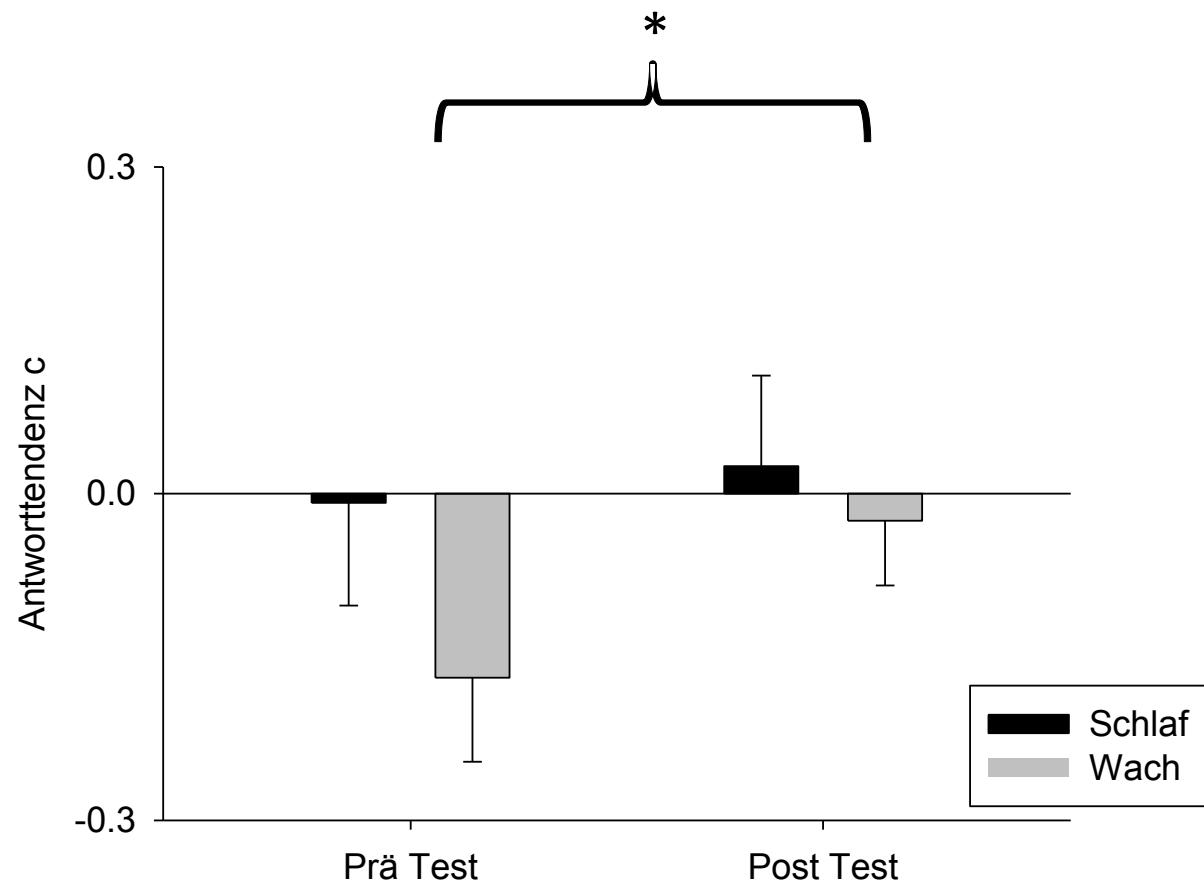


Abbildung 31. Die Antworttendenz c für die Schlaf- und die Wachbedingung jeweils für den Prä- und den Post Test. Es gab einen signifikanten (*) Unterschied von dem Prä- zu dem Post Test ($p<.05$). Die Antworttendenz c nahm signifikant über beide Bedingungen zu.

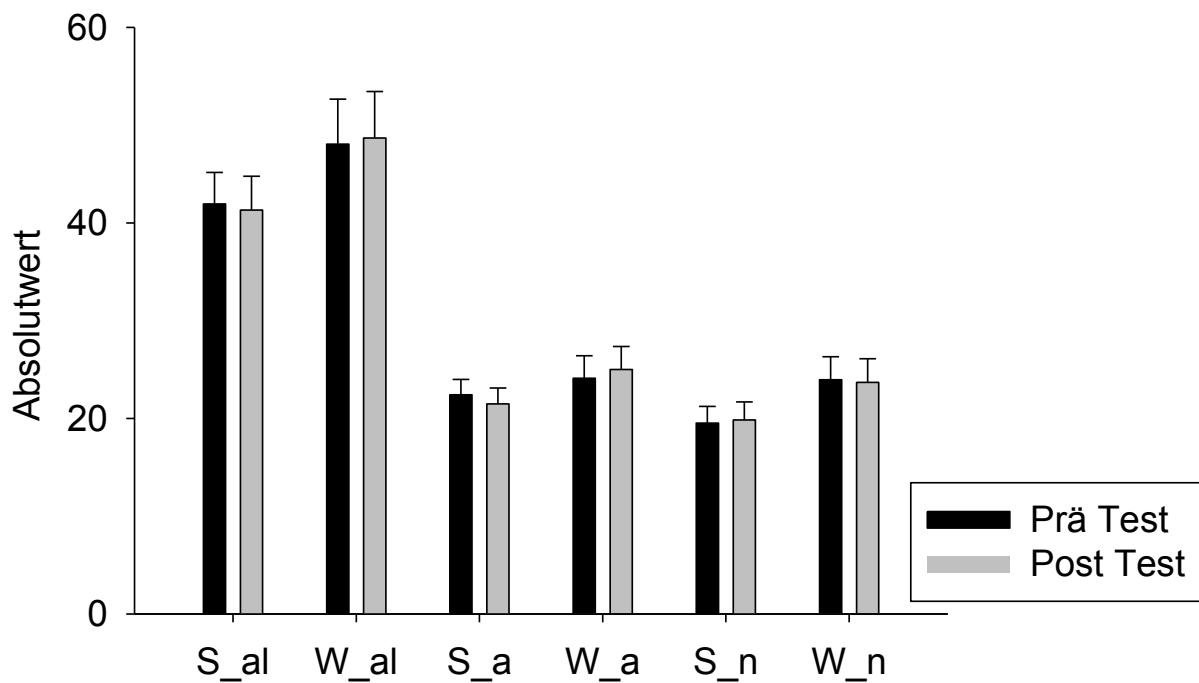


Abbildung 32. Die Summe der richtigen Zuordnung der einzelnen Vogelbilder (al=alle, a=alt, n=neu) zu ihren Familien getrennt für die Schlaf- (S) und für die Wachbedingung (W), sowie für den Prä- und den Post Test.

PVT

Der PVT wurde jeweils am Ende der Schlaf- bzw. der Wachbedingung durchgeführt, um zu kontrollieren, dass die Probanden nicht in einer der beiden Bedingung müder waren. Die beiden Bedingungen unterschieden sich weder in den Mittelwerten, noch in den Medianen, noch in der Anzahl der Auslassungen, noch in der Anzahl der falschen Reaktionen (alle $t<1.28$ und $p>.22$), (siehe Tabelle 4).

	Mittelwert	Median	Auslassungen	Falsche Rkt.
Schlaf	236 (± 18)	306 (± 24)	1 (± 2)	6 (± 14)
Wach	240 (± 18)	307 (± 24)	2 (± 3)	19 (± 47)

Tabelle 4. Reaktionen im PVT in der Schlaf-, sowie in der Wachbedingung. Mittelwerte und Mediane sind in Millisekunden aufgeführt. Die durchschnittliche Anzahl an Auslassungen und an falschen Reaktionen (Falsche Rkt.) sind in ihren Absolutwerten aufgelistet. Die Werte in Klammern (\pm) beschreiben jeweils die Standardabweichungen.

5.4 Diskussion

In diesem Experiment wurde untersucht, ob Schlaf eine gewinnbringende Funktion auf die Semantifizierung von episodischem Gedächtnis, sowie auf die Konsolidierung von episodischem Gedächtnis per se ausübt. Schlaf übte weder auf die Konsolidierung von episodischem Gedächtnis, noch auf die Semantifizierung von episodischem Gedächtnis eine förderliche Funktion aus. Es zeigte sich lediglich, dass in beiden Versuchsbedingungen, in der Schlaf-, sowie in der Wachbedingung, die Bilder der Vogeleinzelexemplare mit der Zeit vergessen wurden. Des Weiteren kam es in beiden Versuchsbedingungen, in der Schlaf-, sowie in der Wachbedingung, in der Beurteilung der Vogalexemplare als alt oder neu („Exakt dieses Bild habe ich schon gesehen?“), zu einer zunehmenden Nein-Sage-Tendenz mit der Zeit. Darüber hinaus wiesen Probanden in der Schlafgruppe generell eine stärkere Nein-Sage-Tendenz auf als Probanden in der Wachgruppe. Zwischen den beiden Versuchsbedingungen gab es aber keine Müdigkeitsunterschiede: die Werte in den PVT-Messungen unterschieden sich nicht zwischen den beiden Versuchsbedingungen (siehe Tabelle 4).

Quantitative Veränderungen in der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf werden vielfach berichtet (siehe Born & Wilhelm, 2012; Diekelmann & Born, 2010; Walker & Stickgold, 2006 für Literaturübersichten). Vor allem für das prozedurale Gedächtnis ist der Schlafeffekt umstritten (siehe Diekelmann, et al., 2008; Stickgold, 2005; Walker & Stickgold, 2004 ; 2006 für Literaturübersichten). Im deklarativen Gedächtnis ist die förderliche Funktion von Schlaf jedoch komplizierter und tritt nicht unter allen Umständen auf (siehe Conte & Ficca, 2012; Diekelmann, et al., 2008 für eine Literaturübersicht). Die genauen Umstände, wann Schlaf eine förderliche Funktion auf die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis ausübt, sind noch nicht aufgeklärt. In Kapitel 3 wurde der Einfluss von unterschiedlichem, deklarativen Lernmaterial, wie z. B. verbales vs. nonverbales Lernmaterial, auf die Konsolidierung im Schlaf untersucht, jedoch konnte kein Einfluss von unterschiedlichem Lernmaterial auf die Konsolidierung von deklativem Gedächtnis im Schlaf festgestellt werden. Daher ist die Erklärung, dass bildliches, neutrales Lernmaterial keinen reliablen Schlafeffekt zeigt, unwahrscheinlich. Auch die Abrufart, ob das Lernmaterial mit einer Wiedererinnerung oder Wiedererkennung abgefragt wird, hatte keinen Einfluss darauf, ob sich ein deklativer Schlafeffekt zeigt (Kapitel 3). Es muss also andere Gründe dafür geben, warum in diesem Experiment kein quantitativer, deklativer Schlafeffekt, sondern generelles Vergessen der Bilder über die Zeit, gefunden wurde.

Qualitative Veränderungen von Gedächtnisinhalten im Schlaf wurden bisher selten untersucht (Born & Wilhelm, 2012; Djonlogic, et al., 2009; Durrant, et al., 2011; Ellenbogen, et al., 2007; Gomez, et al., 2006; Lau, et al., 2010; U. Wagner, et al., 2004; Yordanova, et al., 2008). In diesem Experiment wurde erstmals die Semantifizierung von episodischem Gedächtnis im Schlaf untersucht. Die Annahme, dass Schlaf zu einer verstärkten Semantifizierung im Vergleich zu einer Wachphase

führt, konnte in diesem Experiment nicht bestätigt werden. Diese Annahme basierte auf der Verknüpfung der Theorien von Meeter und Murre (2004) und Buszaki (1998): die wiederholte Darbietung von episodischem Gedächtnis soll zu einer Semantifizierung führen (Meeter & Murre, 2004), welche in dem von Buszaki (1998) postulieren hippocamo-neokortikalen Dialog im Schlaf verstärkt stattfinden könnte. Möglicherweise muss die wiederholte Darbietung des episodischen Gedächtnisses jedoch in einem wachen Bewusstseinszustand stattfinden, um semantifiziert zu werden? Wahrscheinlicher jedoch ist, dass die Extraktion von semantischem Wissen aus episodischen Inhalten nicht verstärkt im Schlaf stattfindet, da die Ergebnisse von darauffolgenden, unveröffentlichten Experimenten unseres Labors auch zu dem Schluss kamen, dass die Abstraktion von generellen Konzepten und Regeln aus deklarativem Gedächtnis nicht verstärkt im Schlaf stattfindet. Diese Ergebnisse sprechen dem Schlaf jedoch nicht generell die Fähigkeit ab, eine Abstraktion von Regeln zu bewirken. Die verstärkte Abstraktion von Regeln im Schlaf scheint v. a. für implizite Gedächtnisinhalte, wie das probabelistische Lernen (Djonlogic, et al., 2009; Durrant, et al., 2011), zu gelten.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass weder eine Veränderung von episodischem Gedächtnis, noch eine Semantifizierung von episodischem Gedächtnis im Schlaf feststellt werden konnte. Ersteres ist generell nicht sehr stabil und wird möglicherweise von noch unbekannten Faktoren beeinflusst; zweiteres findet wahrscheinlich nicht im Schlaf statt.

Folgendes Kapitel beschäftigt sich mit einem neuen Thema, mit spezifischen, physiologischen Markern von Gedächtnis im EEG.

6 Frühe frontale und okzipito-temporale

Komponenten sind prädiktiv für

Quellengedächtnis

6.1 Einleitung

In diesem Experiment wurden spezifische Marker von Gedächtnis während des Lernens im EEG gesucht, welche als Vorlage für Reaktivierungen von deklarativem Gedächtnis im Schlaf verwendet werden können. Es wurden spezifische Marker von Gedächtnis im EEG für den sogenannten „Effekt für späteres Quellengedächtnis“ (EfSQG) gesucht, welcher die Hirnaktivität während des Lernens beschreibt, die voraussagen kann, ob die Quelle eines Gedächtnisinhaltes später im Abruf wiedererinnert oder vergessen wird. Bisher ist noch unklar, wie der genaue zeitliche Ablauf der am EfSQG beteiligten Hirnregionen aussieht, sowie ob es frühe EKPs gibt, welche mit dem EfSQG assoziiert werden können.

Eine fundamentale Frage des menschlichen Gedächtnisses beschäftigt sich damit, wie bestimmte Aspekte eines Ereignisses oder Attribute eines einzelnen Stimulus erinnert werden. Fehler in der Erinnerung an relevante Aspekte einer Episode sind uns allgegenwärtig, z. B. kann eine Person, die uns begegnet, in uns das Gefühl erwecken, diese Person zu kennen, der Kontext, dem diese Person jedoch zuzuordnen ist, kann nicht erinnert werden. Die korrekte Verknüpfung und Erinnerung von verschiedenen Aspekten eines Ereignisses ist essentiell für akkurate Gedächtnis. Eine gängige Methode, die verschiedenen Aspekte eines Gedächtnisinhaltes zu testen, ist die Quellengedächtnisaufgabe. Quellengedächtnisaufgaben beziehen sich auf die Information über die Bedingungen oder Eigenschaften unter denen Gedächtnis erworben wurde (siehe Johnson, Hashtroudi, & Lindsay, 1993 für eine Literaturübersicht). Während Einzelobjektabfragen danach fragen, ob das gezeigte Objekt vorher gelernt wurde, ermitteln Quellengedächtnisaufgaben zusätzliche Details, wie den Ort an dem das

Objekt präsentiert worden ist oder die Schriftart bzw. die Schriftgröße in der das Wort gelernt wurde (Van Petten, Senkfor, & Newberg, 2000).

Quellengedächtnis (QG) ist ein essentieller Bestandteil von episodischem Gedächtnis (Siedlecki, Salthouse, & Berish, 2005), welches Gedächtnis für Ereignisse beschreibt, für die der zeitlich-örtliche Rahmen abrufbar ist (Tulving, 1972). Obwohl episodisches Gedächtnis vor allem mit dem MTL (siehe Squire & Zola, 1996 für eine Literaturübersicht) in Zusammenhang gebracht wird, in dem der Hippokampus eine entscheidende Rolle spielt, gibt es auch andere Hirnregionen, wie den frontalen Kortex (FK), welcher mit episodischen Gedächtnisprozessen in Zusammenhang gebracht werden kann: Patienten, welche einer Schädigung des FK unterliegen, erzielen normale Leistungen in Abrufen mit Hinweisreizen und in Wiedererkennungsaufgaben (Alexander, Stuss, & Fansabedian, 2003; Dimitrov et al., 1999; Swick & Knight, 1996), sind aber in Aufgaben, welche QG erfordern (Glisky, Polster, & Routhieaux, 1995; Glisky, Rubin, & Davidson, 2001; Janowsky, Shimamura, & Squire, 1989), beeinträchtigt. Gedächtniseinbußen, die mit der frontalen Schädigung einhergehen, stammen eher von Defiziten in Kontrollprozessen als von Mängeln in der Gedächtnisspeicherung (Ranganath & Knight, 2003). Die Rolle des FK kann mit fokussierten Aufmerksamkeitsprozessen bezüglich zielrelevanter Information erklärt werden (siehe Miller & Cohen, 2001 für eine Literaturübersicht). Andere Studien nehmen an, dass der FK Information während Enkodierungs- und Wiedergabeprozessen organisiert (Gershberg & Shimamura, 1995). Diese beiden kognitiven Kontrollprozesse könnten jedoch mit verschiedenen Regionen im FK assoziiert werden: der ventrale präfrontale Kortex könnte die Auswahl von zielrelevanter Information unterstützen, wohingegen der dorsolaterale präfrontale Kortex die Organisation der zu lernenden Information bewirken könnte, indem z. B. Assoziationen zwischen bestimmten Lerninhalten ausgebildet werden.

(siehe Blumenfeld & Ranganath, 2007 für eine Literaturübersicht). Der FK ist aufgrund dieser Patientenstudien eine wichtige Region für menschliches QG. Aus Patientenstudien wird allerdings nicht klar, ob der FK bei der Enkodierung, der Konsolidierung oder beim Abruf von QG eine entscheidende Rolle spielt. Mittels moderner Techniken, wie dem EEG oder dem fMRT können jedoch Gedächtnisprozesse, getrennt nach Enkodierungs-, Konsolidierungs- und Wiedergabephasen untersucht werden (siehe Fletcher & Henson, 2001; Friedman & Johnson, 2000; Kim, 2011; Paller & Wagner, 2002; Simons & Spiers, 2003 für Literaturübersichten).

QG während der Enkodierungsphase kann mit dem sogenannten „Paradigma für späteres Gedächtnis“ (siehe Paller & Wagner, 2002 für eine Literaturübersicht; Sanquist, Rohrbaugh, Syndulko, & Lindsley, 1980) untersucht werden, welches die Hirnaktivität während des Lernens danach aufteilt, ob die Stimuli später erinnert oder vergessen werden. Die meisten EEG-Studien, die später erinnerte Stimuli mit später vergessenen Stimuli vergleichen, finden eine parietale Positivierung zwischen 400 und 1000 ms, sowie eine linksseitige präfrontale Positivierung zwischen 410 und 800 ms (siehe Friedman & Johnson, 2000 für eine Literaturübersicht). FMRT Studien finden vor allem eine präfrontale und eine medial-temporale Aktivierung für später erinnerte Stimuli im Vergleich zu später vergessenen Stimuli (Brewer, Zhao, Desmond, Glover, & Gabrieli, 1998; Paller & Wagner, 2002; A. D. Wagner et al., 1998).

Um späteres Quellengedächtnis (SQG) zu untersuchen, kann das „Paradigma für späteres Gedächtnis“ modifiziert werden, indem Hirnaktivität während des Lernens danach aufgeteilt wird, ob die Stimuli später mit Quelle oder ohne Quelle erinnert werden (Cansino & Trejo-Morales, 2008; Friedman & Trott, 2000; Guo,

Duan, Li, & Paller, 2006). SQG, welches Stimuli, die später mit Quelle erinnert werden mit Stimuli, welche später ohne Quelle erinnert werden, vergleicht, beschreibt eine bestimmte Form von Gedächtnis, nämlich Gedächtnis für die Quelle des Stimulus. Andere kognitive Prozesse wie visuelle Wahrnehmungsprozesse, sowie die Erinnerung an den Stimulus sind sowohl in Stimuli, welche später mit, als auch in Stimuli, welche später ohne Quelle erinnert werden, vorhanden und werden durch die Subtraktion der beiden ausgeglichen. Bisher haben nur wenige EEG-Studien das SQG mit EKPs untersucht und diese wenigen EEG-Studien ergeben kein konsistentes Bild: In Cansino und Trejo-Morales (2008) zeigten sich für die erfolgreiche Enkodierung von spezifischer Kontextinformation Positivierungen in anterioren und zentralen Regionen ab 480 ms nach der Stimuluspräsentation. Andere Studien (Friedman & Trott, 2000; Guo, et al., 2006) fanden jedoch keine Unterschiede in EKPs zwischen Stimuli während des Lernens, welche später mit oder ohne Quelle erinnert wurden. In bildgebenden Verfahren ergaben sich, ähnlich wie in dem „Paradigma für späteres Gedächtnis“, für den EfSQG Aktivierungen im MTL (Davachi, Mitchell, & Wagner, 2003; Gold et al., 2006; Hales & Brewer, 2011; Sommer, Rose, Weiller, & Buchel, 2005) sowie im FK (Cansino, Maquet, Dolan, & Rugg, 2002; Hales & Brewer, 2011). Der MTL wird vor allem mit episodischem Gedächtnis (siehe Squire & Zola-Morgan, 1991 für eine Literaturübersicht) und der FK mit Kontrollprozessen (Ranganath & Knight, 2003) in Zusammenhang gebracht. Jedoch ist unklar, ob diese beiden Regionen zeitgleich agieren oder ob sie nacheinander aktiviert werden. Falls sie nacheinander aktiviert werden - welche Region ist zuerst aktiv? Wählt beispielsweise der FK aus, welche Informationen im Langzeitgedächtnis abgespeichert werden sollen?

Die meisten EKP Studien finden Komponenten für späteres Gedächtnis um die 400 ms (siehe Friedman & Johnson, 2000 für eine Literaturübersicht), jedoch nicht

früher. Eine technische Voraussetzung für die Entdeckung von früheren EKPs sind jedoch hunderte von gemittelten Versuchsdurchgängen pro Person (Luck, 2004). Normalerweise verwenden EKP Studien, welche SQG untersuchen, weniger als 200 Stimuli pro Person, da die Anzahl der Stimuli, welche eine Person auf einmal lernen kann, begrenzt ist. Um dennoch tausende Stimuli pro Person zu erhalten, wurde das SQG in diesem Experiment in einem wiederholten Studiendesign untersucht, d. h. die einzelnen Stimuli wurden öfters gezeigt.

Ein Ziel dieses Experiments war es, den genauen zeitlichen Ablauf der am EfSQG beteiligten Hirnregionen zu untersuchen. Daher wurde der EfSQG anhand eines EEGs mit 128 Kanälen, welches einerseits Antworten zu genauen zeitlichen Abläufen liefert, sowie andererseits auch eine effiziente räumliche Auflösung ermöglicht, untersucht. Des Weiteren wurde untersucht, ob es für den EfSQG frühe EKPs gibt, welche nur mit hunderten von gemittelten Versuchsdurchgängen pro Person detektiert werden können.

6.2 Methoden

Probanden

Sechzehn Studenten (11 Männer) nahmen an dem Experiment teil. Alle Teilnehmer waren Rechtshänder und Nichtraucher und bekamen eine finanzielle Entschädigung von 8 € pro Stunde für ihre Studienteilnahme. Sechs Probanden mussten jedoch aus der Analyse ausgeschlossen werden. Bei drei Probanden waren die EEG-Aufzeichnungen unbrauchbar, da sie zu viele Artefakte beinhalteten, bei drei weiteren Probanden zeigte sich ein Deckeneffekt – bei ihnen lag die Gedächtnisleistung in Stimuli, welche später mit ihrer Quelle erinnert wurden, bei 90% und sie konnten aufgrund zu ungleicher Anzahl nicht mit Stimuli, welche später

ohne ihre Quelle erinnert wurden, verglichen werden, da diese folglicherweise weniger als 10% ausmachten.

Versuchsdesign

Die Probanden kamen zwischen 19 Uhr und 21 Uhr (jeweils 4 Stunden vor ihrer regulären Schlafenszeit) in das Schlaflabor der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München. Das Experiment bestand aus einer einstündigen Lern- und einer 15 minütigen Abrufphase, welche 9 Stunden nach dem Lernen stattfand. Während des Lernens und während des Abrufs wurden EEG-Aufzeichnungen mit 128 Elektroden durchgeführt.

Gedächtnisaufgabe

Stimuli

140 Bilder, auf welchen einzelne Häuser mit ihrem individuellen Hintergrund abgebildet waren, wurden als Stimulusmaterial verwendet. Die Bilder stammten aus Datenbanken verschiedener Immobilienfirmen. Bilder mit auffälligen Details (z. B. mit einem Mensch vor dem Haus) wurden entfernt. Alle Bilder wurden im Querformat mit der gleichen Helligkeit und Größe präsentiert. Von den 140 Bildern wurden für jeden Probanden 100 Bilder für die Lernphase zufällig gezogen. Im Abruf wurden dann diese 100 Bilder, sowie die restlichen 40 Bilder präsentiert.

Lernen

Alle Probanden wurden vor dem Start des Experiments mit der Lern- und der Abrufprozedur in einem kurzen Probendurchgang vertraut gemacht. Probanden lernten Bilder einzelner Häuser, welche in einem schnellen Ablauf in einem der vier Quadranten des Bildschirms präsentiert wurden. Um Augenartefakte zu minimieren wurde vor der Präsentation des Bildes ein grauer Rahmen mit der gleichen Größe

und an dem gleichen Ort des Bildes für 250 ms präsentiert, so dass Probanden schon vor der Bildpräsentation eine Sakkade in das relevante, visuelle Feld auf dem Bildschirm machten. Nach dem grauen Rahmen, wurde ein schwarzer Bildschirm (250 ms) und kurz darauf das zu lernende Bild (600 ms) präsentiert, welchem wiederrum ein schwarzer Bildschirm folgte (100 ms) (siehe Abbildung 33). Alle 100 Bilder wurden je 30 Mal am gleichen Ort des Bildschirms gezeigt: Blöcke, bestehend aus den 100 verschiedenen Bildern wurden für jeden der 30 Wiederholungsvorgänge erneut randomisiert. Nach jedem Block konnten die Probanden für ein paar Minuten eine Pause machen. Wenn sie für den nächsten Block bereit waren, drückten sie die Leertaste und es ging mit dem Lernen weiter. Die Probanden sollten sich je das individuelle Bild des Hauses, sowie den Ort (unten links, oben links, oben rechts, unten rechts), an dem dieses Bild präsentiert wurde, merken. Sie wussten, dass sie 9 Stunden später die einzelnen Bilder der Häuser, sowie die dazugehörigen Orte wiedererinnern sollten.

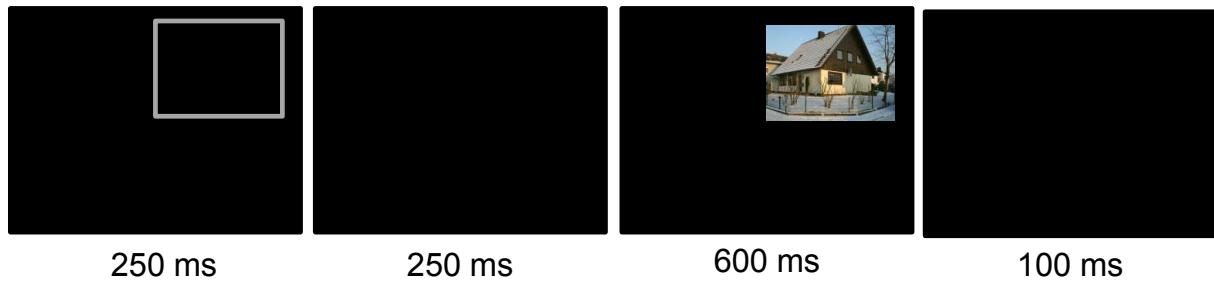


Abbildung 33. Schematische Darstellung eines Stimulus während des Lernens

Abruf

Im Abruf wurden die 100 gelernten Bilder, sowie die 40 Distraktoren in zufälliger Reihenfolge für 3 Sekunden zentral präsentiert. Während dieser 3 Sekunden sollten sich die Probanden überlegen, ob sie das individuelle Haus kennen und wenn ja, an welchem Ort des Bildschirms es präsentiert wurde. Im Anschluss sollten sie zunächst

per Tastendruck beurteilen, ob sie sich an das Bild des gezeigten Hauses erinnern („Dieses Haus“ 1=“kenne ich sicher“, 2=“kenne ich wahrscheinlich“, 3=“kenne ich wahrscheinlich nicht“, 4=“kenne ich sicher nicht“). Falls die Antwort „Dieses Haus kenne ich sicher“ oder „Dieses Haus kenne ich wahrscheinlich“ war, wurden sie noch über den Ort des gezeigten Bildes per Tastendruck abgefragt („Dieses Haus wurde“ 1=“links unten präsentiert“, 7=“links oben präsentiert“, 9=“rechts oben präsentiert“, 3=“rechts unten präsentiert“, 5=“weiß ich nicht mehr“). Danach wurde wieder ein schwarzer Bildschirm gezeigt (100 ms) (siehe Abbildung 34).



Abbildung 34. Schematische Darstellung eines Stimulus während des Abrufs

EEG-Aufzeichnungen

Die EEG-Aufzeichnungen wurden mit 128 Ag/AgCl Elektroden mit einem Kappensystem durchgeführt (Easycap System, Brain Products, Gilching, Deutschland). Die Impedanzen wurden für alle 128 Elektroden unter 5 kOhm gehalten. Die EEG-Aufnahme und Digitalisierung wurde mittels 4 Verstärkern mit je 32 Kanälen (Brain Amp, Brain Products, Gilching, Deutschland), sowie mit der Vision Recorder Software (Brain Products, Gilching, Deutschland) mit einer Aufzeichnungsrate von 1000 Hz durchgeführt. Während der EEG-Aufnahmen wurde eine Elektrode an der Position Fcz als Referenz verwendet.

Artefaktkorrektur

Das Roh-EEG jedes Probanden wurde mit dem Brain Vision Analyzer (Brain Products, Gilching, Deutschland) in 600 ms - lange Abschnitte eingeteilt (=Dauer der Präsentation eines Bildes) und in MATLAB (R2011a, the Mathworks, Inc., München, Deutschland) importiert. Für die Artefaktkorrektur wurden die EEG-Abschnitte zunächst mit einem Bandpassfilter von 0.7 bis 40 Hz gefiltert. Mit einem Algorithmus wurde nach offenen Kanälen²⁰, sowie nach Sprüngen im EEG gesucht. Weitere schlechte Kanäle wurden manuell entfernt. Die durchschnittliche Anzahl an Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert bzw. welche später ohne ihren Ort erinnert wurden, betrugen nach der Artefaktkorrektur 1746 ± 1.04 bzw. 601 ± 0.65 pro Proband.

Signalextraktion

Von jedem EEG-Abschnitt wurde eine gemittelte Aktivität von 30 ms vor der Bildpräsentation abgezogen. Danach wurden die EKPs durch die Mittelung aller Versuchsdurchgänge²¹, welche später mit ihrem Ort, sowie ohne ihren Ort erinnert wurden, aus dem Roh-EEG extrahiert, so dass sich EKPs für jeden Probanden, für jede Elektrode (128), für jeden Zeitpunkt (600) und für jeden Block (30) ergaben. Diese EKPs, gemittelt über alle 30 Blöcke, sowie gemittelt über Untergruppen von 10 Elektrodengruppen, [frontal links (Fp1, AFp1, AFF1h, AF3, AFF5h, AF7), frontal rechts (Fp2, AFp2, AFF2h, AF4, AFF6h, AF8), zentral links (C1, C3, C5), zentral rechts (C2, C4, C6), parietal links (P1, P3, P5, P7, P9), parietal rechts (P2, P4, P6, P8, P10), okzipital links (O1, I1, OI1h, PO9, POO1, POO9h), okzipital rechts (O2, I2, OI2h, PO10, POO2, POO10h), temporal links (FT9, FT7, FTT9h, FTT7h, T7, TTP7h, TP7, TP9), temporal rechts (FT8, FT10, FTT8h, FTT10h, T8, TTP8h, TP8, TP10)],

²⁰ Offene Kanäle haben den Kontakt zur Kopfhaut verloren und können daher keine Hirnaktivität mehr aufzeichnen

²¹ Es wurden nur Stimuli herangezogen, die richtigerweise im Abruf erinnert wurden und die eine „Dieses Haus kenne ich sicher“-Antwort erzeugt haben.

welche dem internationalen 10-20 System (Jasper, 1958) entsprachen, wurden für die statistische Analyse verwendet.

Statistik

Varianzanalysen mit den beiden Messwiederholungsfaktoren BEDINGUNG (Stimuli, welche später mit ihrem Ort wiedererinnert wurden vs. Stimuli, welche später ohne ihren Ort wiedererinnert wurden) und ELEKTRODENGRUPPE (frontal links, frontal rechts, zentral links, zentral rechts, parietal links, parietal rechts, okzipital links, okzipital rechts, temporal links, temporal rechts) wurden für 30 verschiedene Zeitfenster (0 bis 31ms, 31 bis 60 ms, 61 bis 90 ms ... 571 bis 600 ms) berechnet. Aufgrund der Überschaubarkeit der Ergebnisse wurden nur signifikante Interaktionen zwischen der BEDINGUNG und der ELEKTRODENGRUPPE berichtet, welchen einen Unterschied zwischen Stimuli, welche später mit ihrem Ort und Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden, beinhalteten. Signifikante Unterschiede zwischen den BEDINGUNGEN wurden mit t-tests für verbundene Stichproben (zweiseitig) aufgeklärt.

6.3 Ergebnisse

Verhaltensdaten

Die Werte wurden jeweils als Absolutwerte angegeben. Die durchschnittliche Genauigkeit von Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert wurden, war mit 61.50 ($SD \pm 11.20$) viel höher, als die, von Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden, 21.20 ($SD \pm 5.83$). Die durchschnittliche Erinnerungsrate von Bildern, welche (i) fälschlicherweise nicht wiedererinnert wurden, lag bei 17.30 ($SD \pm 9.21$), (ii) richtigerweise zurückgewiesen wurden, lag bei 80.70 ($SD \pm 19.44$), und (iii) fälschlicherweise wiedererinnert wurden, lag bei 19.30 ($SD \pm 19.44$).

EKPs

Es ergaben sich signifikante Interaktionen zwischen der BEDINGUNG und der ELEKTRODENGROßGRUPPE in den folgenden Zeitfenstern: 121 bis 150 ms, 241 bis 270 ms, 271 bis 300 ms und 481 bis 510 ms [121 bis 150 ms: $F(1,9)=5.01, p<.00$; 241 bis 270 ms: $F(1,9)=3.35, p<.00$; 271 bis 300 ms: $F(1,9)=4.56 p<.00$; 481 bis 510 ms $F(1,9)=2.93, p<.00$].

Frühe linksseitige frontale Komponente (121 bis 150 ms)

Post hoc t-tests ergaben einen signifikanten Unterschied in der linksseitigen frontalen Komponente zwischen 121 und 150 ms zwischen Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert und Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden [$t(9)=3.02, p<.05$]. Die durchschnittliche Amplitude in Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert wurden ($M=-0.51, SD\pm1.38$) war weniger negativ als in Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden ($M=-1.03, SD\pm1.38$) (siehe Abbildung 35).

Okzipito-temporale Komponente

Rechtsseitige okzipitale Komponente (241 bis 300 ms)

Post hoc t-tests ergaben einen signifikanten Unterschied in der rechtsseitigen okzipitalen Komponente zwischen 241 und 270 ms und zwischen 271 bis 300 ms zwischen Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert und Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden [241 bis 270 ms: $t(9)=-2.78, p<.05$; 271 bis 300ms: $t(9)=-2.41, p<.05$]. Die durchschnittliche Amplitude in Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert wurden (241 bis 270ms: $M=5.58, SD\pm3.96$; 271 bis 300ms: $M=5.03, SD\pm3.38$) war negativer als in Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden (241 bis 270ms: $M=6.19, SD\pm4.02$; 271 bis 300ms: $M=5.74, SD\pm3.74$) (siehe Abbildung 35).

Okzipitale, sowie rechtsseitige temporale Komponente (481 bis 510 ms)

Post hoc t-tests ergaben einen signifikanten Unterschied in der rechtseitigen und linksseitigen okzipitalen, sowie der rechtsseitigen temporalen Komponente zwischen 481 und 510 ms zwischen Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert und Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden [rechts okzipital: $t(9)=-3.02, p<.05$; links okzipital: $t(9)=-2.31, p<.05$; rechts temporal: $t(9)=-2.30, p<.05$]. An allen drei Orten war die durchschnittliche Amplitude in Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert wurden (rechts okzipital: $M=3.66, SD\pm1.78$; links okzipital: $M=3.71, SD\pm1.80$; rechts temporal: $M=1.15, SD\pm0.78$) negativer als in Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden (rechts okzipital: $M=4.28, SD\pm2.17$; links okzipital: $M=4.07, SD\pm2.08$; rechts temporal: $M=1.55, SD\pm1.00$ (siehe Abbildung 35).

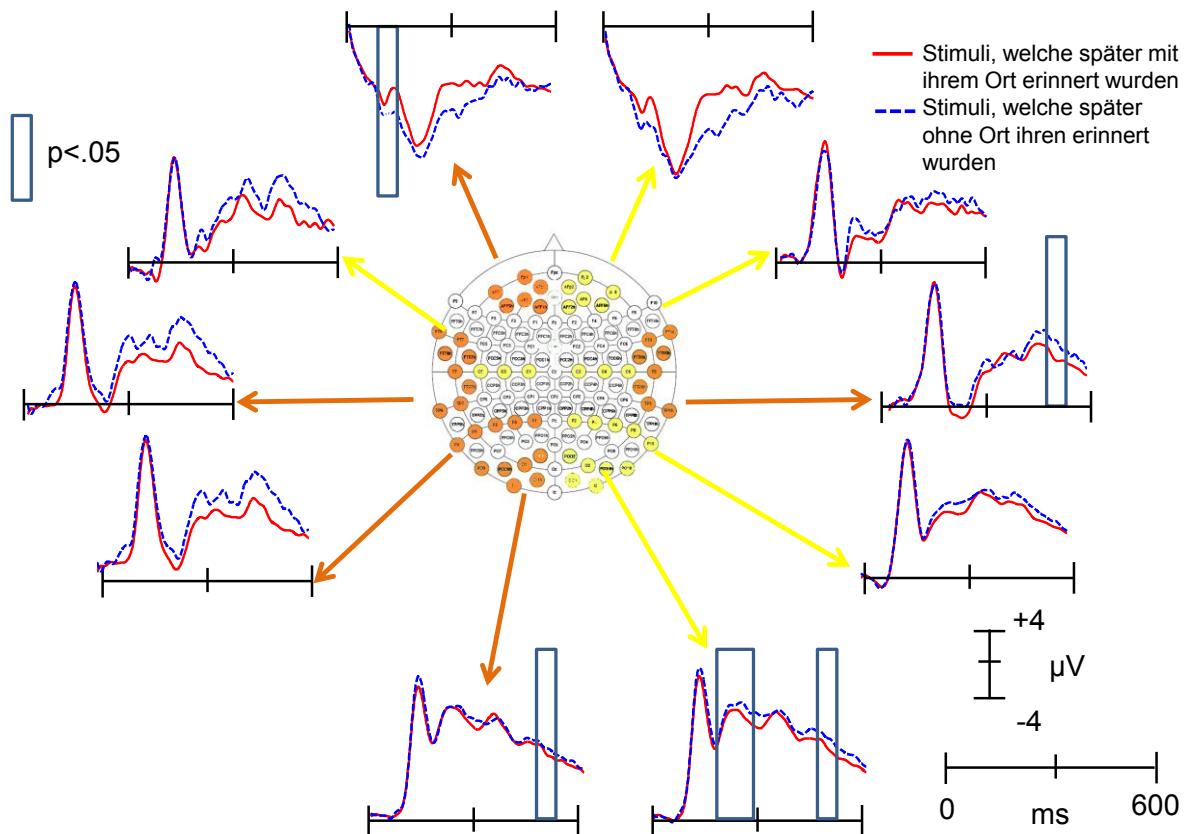


Abbildung 35. EKPs während des Lernens für Stimuli, welche später mit ihrem Ort (rote Linie) und für Stimuli, welche später ohne ihren Ort (blaue gestrichelte Linie) erinnert wurden, getrennt für die rechte und linke Hemisphäre, sowie für frontale, zentrale, parietale, okzipitale und temporale Elektrodengruppen. Die grauen Kästchen bezeichnen signifikante Unterschiede zwischen den beiden Bedingungen.

Kontrollanalyse

Des Weiteren wurde eine Kontrollanalyse durchgeführt, um auszuschließen, dass die gefundenen EKP-Unterschiede in frontalen und okzipito-temporalen Regionen auf Unterschieden zwischen den mehrmaligen Präsentationen der einzelnen Häuser beruhen. Bisher wurden für die Analysen alle 30 Wiederholungsvorgänge gemittelt, um eine größere Anzahl an Versuchsdurchgängen pro Person zu erhalten. Jetzt soll explizit die EKP-Veränderung von der ersten bis zur letzten Wiederholung der Bilder in den o. g. signifikanten Regionen und Zeitfenstern angeschaut werden. Es wurden Regressionsanalysen für die über die Kanäle, die Punkte und die Probanden

gemittelte EKP-Differenz zwischen den Stimuli, welche später mit ihrem Ort erinnert wurden und den Stimuli, welche später ohne ihren Ort erinnert wurden, berechnet. Es ergaben sich für linksseitige frontale Elektroden zwischen 121 und 150 ms [$R^2=.00$, $F(1,599)=0.01$, $p=.91$], sowie für rechtsseitige okzipitale Elektroden zwischen 241 und 300 ms [$R^2=.00$, $F(1,599)=0.00$, $p=.99$], als auch für rechtsseitige okzipitale Elektroden zwischen 481 und 510 ms [$R^2=.00$, $F(1,599)=0.10$, $p=.75$], sowie linksseitige okzipitale Elektroden zwischen 481 und 510 ms [$R^2=.00$, $F(1,599)=0.04$, $p=.85$], und rechtsseitige temporale Elektroden zwischen 481 und 510 ms [$R^2=.00$, $F(1,599)=0.03$, $p=.86$], keine signifikanten Unterschiede. Der EfSQG verändert sich nicht im Laufe der Wiederholungen in den o. g. Regionen und Zeitfenstern, sondern ist in allen Wiederholungsvorgängen in gleich starker Ausprägung zu finden.

6.4 Diskussion

Dieses Experiment diente vor allem dazu, spezifische Marker von Gedächtnis während des Lernens im EEG zu finden, welche als Vorlage für Reaktivierungen von deklarativem Gedächtnis im Schlaf dienen können. Der EfSQG wurde untersucht, welcher anhand von drei Komponenten beschrieben werden konnte: einer frühen positiven linksseitigen frontalen Komponente zwischen 121 und 150 ms, einer negativen rechtsseitigen okzipitalen Komponente zwischen 241 und 300 ms und einer negativen bilateralen okzipitalen, sowie einer negativen rechtsseitigen temporalen Komponente zwischen 481 und 510 ms. Darüber hinaus wurde die genaue zeitliche Abfolge der Regionen untersucht, welche in Zusammenhang mit dem EfSQG stehen. In diesem Paradigma waren zuerst linksseitige frontale, dann rechtsseitige okzipitale und schließlich bilaterale okzipitale und rechtsseitige temporale Regionen aktiv. Des Weiteren wurde anhand des wiederholten Studiendesigns geprüft, ob es auch frühe EKPs gibt, welche mit dem EfSQG in Zusammenhang

gebracht werden können und es wurde eine sehr frühe linksseitige frontale Positivierung für das SQG zwischen 121 und 150 ms festgestellt.

Die Ergebnisse stehen in Einklang mit den Ergebnissen von Cansino und Trejo-Morales (2008), sowie Cansino, Maquet, Dolan und Rugg (2002). Cansino, et al. (2002) untersuchten das SQG auch anhand von Bild-Orts-Assoziationen und fanden im fMRI linksseitige frontale und rechtsseitige okzipitale Aktivierungen in Zusammenhang mit dem SQG, sowie im EEG eine frontale Positivierung ab 480 ms für Stimuli, die später mit ihrem Ort erinnert wurden, im Vergleich zu Stimuli, die später ohne ihren Ort wiedererinnert wurden (Cansino & Trejo-Morales, 2008). Die Ähnlichkeit zwischen den Ergebnissen dieses Experiments und den Studien von Cansino et al. (2002; 2008) könnte zusätzlich durch das ähnliche Lernmaterial erklärt werden, denn der „Effekt für späteres Gedächtnis“ ist auch von der Art des zu lernenden Materials abhängig (Otten & Rugg, 2001). Friedmann und Trott (2000) und Guo, Duan, Li und Paller (2006), welche auch das SQG untersuchten, fanden keine EKP-Unterschiede zwischen Stimuli, welche später mit ihrer Quelle und Stimuli, welche später ohne ihre Quelle erinnert wurden. Beide Studien (Friedman & Trott, 2000; Guo, et al., 2006) verglichen Stimuli, die zwei möglichen Quellen zugeordnet werden konnten: entweder zwei verschiedenen Orten (Friedman & Trott, 2000) oder zwei verschiedenen Stimulihintergründen (Guo, et al., 2006). Es könnte jedoch sein, dass zwei mögliche Quellen nicht sensitiv genug sind, um zwischen Stimuli, die später mit oder ohne ihrer Quelle erinnert werden, zu differenzieren, da unter den Stimuli, die später mit ihrer Quelle erinnert werden, möglicherweise auch Zufallstreffer gelandet sein könnten. In diesem Experiment und in Cansino et al. (2002; 2008) wurden jedoch vier mögliche Quellenzuweisungen verwendet, welche die Wahrscheinlichkeit von Zufallstreffern von 0.50 auf 0.25 reduziert haben.

Aufgrund des verwendeten wiederholten Studiendesigns, welches hunderte von Versuchsdurchgängen pro Person ergab, war es möglich, frühe EKPs, welche in Zusammenhang mit dem SQG stehen, zu eruieren. Eine positive linksseitige frontale Komponente zwischen 121 und 150 ms konnte mit dem SQG assoziiert werden. Diese frühe positive linksseitige frontale Komponente zeigt, dass bereits zwischen 121 bis 150 ms im FK Prozesse ablaufen, welche zu dem SQG beitragen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, ist es unwahrscheinlich, dass der FK der Ort der Gedächtnisspeicherung ist. Es ist plausibler, dass der FK Teil eines komplexen Netzwerkes, bestehend aus kortikalen und subkortikalen Strukturen, ist, welches Gedächtnis mit exekutiven Funktionen wie Aufmerksamkeit, Antwortauswahl, Planung und inhibitorischer Kontrolle, unterstützt (siehe Miller, 1999 für eine Literaturübersicht). In diesem Experiment spiegelt die frühe linksseitige frontale Aktivierung Aufmerksamkeitsprozesse, welche für das SQG förderlich sind, wieder. In einer Patientenstudie stand der FK in Zusammenhang mit Aufmerksamkeitsprozessen 125 ms nach der Stimuluspräsentation (Barcelo, Suwazono, & Knight, 2000). Auch in Primaten gibt es frühe frontale Aktivierungen ab 140 ms nach der Stimuluspräsentation, welche in Zusammenhang mit Aufmerksamkeitsprozessen stehen (Rainer, Asaad, & Miller, 1998). Diese frühe Aufmerksamkeitskomponente könnte in der anschließenden Stimulusverarbeitung zu einer tieferen Enkodierung geführt haben. Die Verarbeitungstiefe von visuellen Stimuli erfolgt generell in einer hierarchischen Abfolge von einer einfachen Merkmalsextraktion, über die Objekterkennung, zu weiteren objektgebundenen Assoziationen (Craik, 1972). In diesem Paradigma könnten Stimuli, welche diese frühe frontale Aktivierung aufgewiesen haben, eine anschließende tiefere Verarbeitung der Stimuli erfahren haben, so dass objektgebundene Assoziationen, wie der Ort, an dem das Objekt gezeigt wurde, mitenkodiert werden konnten. Des

Weiteren je tiefer visuelle Stimuli enkodiert werden, desto länger und stärker ist deren Gedächtnis (Craik, 1972). Daher könnten Stimuli, welche diese tiefere Enkodierung aufgrund der frontalen Aufmerksamkeitskomponente erfahren haben, später mit ihrem assoziierten Ort wiedererinnert worden sein. Eine Kontrollanalyse ergab, dass sich die frühe frontale Komponente nicht mit der wiederholten Darbietung der Bilder veränderte, sondern in allen Wiederholungsblöcken gleich stark ausgeprägt war. Daher können die Annahmen, dass die frühe frontale Komponente Priming Prozesse²² oder Wiedererkennungsprozesse der Bild-Orts-Assoziation wiederspiegelt, zurückgewiesen werden. Eine interessante Studie untersuchte visuelle Kontexteffekte in einer bildlichen Wiedererkennungsaufgabe (Tsivilis, Otten, & Rugg, 2001) und fand, als sie alte mit neuen Kontexten verglich, eine frühe frontale Komponente zwischen 100 und 300 ms. Des Weiteren zeigten Bar et al. (2006) in ihrem empirisch getesteten Modell, dass der linksseitige frontale Kortex eine entscheidende Rolle in der Objektwiedererkennung zwischen 130 und 170 ms spielt. Diese beiden Studien zeigen, dass derart frühe frontale Aktivierungen möglich sind.

Nach der frühen positiven linksseitigen frontalen Komponente folgte eine negative rechtsseitige okzipitale Komponente zwischen 241 und 300 ms. Zwischen 481 und 510 ms ergaben sich Unterschiede in bilateralen okzipitalen und in rechtsseitigen temporalen Regionen zwischen Stimuli, welche später mit bzw. ohne ihrem Ort wiedererinnert wurden. Der laterale okzipitale Kortex wird vor allem mit der Verarbeitung von visueller Objektinformation (C. Moscovitch, Kapur, Kohler, & Houle, 1995; siehe Ungerleider & Haxby, 1994 für eine Literaturübersicht) und der Objektwiedererkennung (Murray et al., 2004) in Zusammenhang gebracht. Des

²² Der graue Rahmen, welcher den einzelnen Bildpräsentationen voraus ging, hätte als Hinweisreiz für die Zuweisung einer bestimmten Gruppe von Bildern zu einem Ort dienen können.

Weiteren spielt der okzipitale Kortex eine Rolle in der Enkodierung von Objekts-Orts-Assoziationen (Cansino, et al., 2002), sowie in der assoziativen Enkodierung von visuellen Stimuli (Hales & Brewer, 2011). Der MTL, vor allem der Hippokampus, wird seit langer Zeit mit dem episodischen Gedächtnis assoziiert (siehe M. Moscovitch, et al., 2005; Squire & Zola-Morgan, 1991 für Literaturübersichten) und wird seit kürzerem generell mit der Konstruktion von Szenen in Zusammenhang gebracht (Mullally, Hassabis, & Maguire, 2012). Der MTL ist auch besonders wichtig für die Ausbildung von Assoziationen zwischen Gedächtnisinhalten (siehe Eichenbaum, 2001 für eine Literaturübersicht), welche in QG, in dem verschiedene Stimulusmerkmale miteinander verknüpft werden müssen, von großer Bedeutung ist. In Primaten wird der inferiore temporale Kortex, welcher analog dem menschlichen MTL ist, in der Ausbildung von Langzeitgedächtnis von visuellen Assoziationen gebraucht (Messinger, Squire, Zola, & Albright, 2001). Des Weiteren wurden MTL Aktivierungen in Zusammenhang mit späterem Gedächtnis (Brewer, et al., 1998; siehe Paller & Wagner, 2002 für eine Literaturübersicht; A. D. Wagner, et al., 1998) und SQG (Davachi, et al., 2003; Gold, et al., 2006) gefunden. Eine aktuelle Studie zeigt, dass u. a. Aktivierungen im MTL, sowie im lateralen okzipitalen Kortex mit der erfolgreichen Verknüpfung von zwei visuellen Stimuli (Hales & Brewer, 2011) in Zusammenhang gebracht werden können. Daher könnten in diesem Paradigma die okzipitalen und temporalen Komponenten auch die Verknüpfung von dem einzelnen Haus mit seinem dazugehörigen Ort bewirkt haben. Die okzipitalen Komponenten könnten hierbei die individuellen Aspekte der visuellen Informationen, nämlich das Bild des Hauses, sowie den Ort des Bildes im visuellen Feld bereitgestellt haben, wohingegen die temporale Komponente die beiden Lernaspekte miteinander verknüpft haben könnte.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass präzise Marker von Gedächtnis im EEG anhand des EfSQG in frontalen, okzipitalen und temporalen Regionen gefunden werden konnten. Die frühe positive linksseitige frontale Komponente spiegelt wahrscheinlich Aufmerksamkeitsprozesse wieder, welche zu einer tieferen Enkodierung dieses Stimulus und schließlich zu länger anhaltendem Gedächtnis geführt haben. Die negativen okzipitalen und temporalen Komponenten hingegen könnten den erfolgreichen Verknüpfungsprozess des Stimulus mit seinem assoziierten Ort dargestellt haben. Diese präzisen Marker von SQG können nun als Reaktivierungsvorlage für Schlaf-EEG-Aufnahmen verwendet werden.

7 Zusammenfassende Diskussion

Für einen deklarativen Schlafeffekt sprechen (i) multiple Verhaltensstudien (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Ellenbogen, Hulbert, et al., 2006; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Tucker & Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; U. Wagner, et al., 2007; J. K. Wilson, et al., 2012), sowie (ii) Studien, die Reaktivierungen von deklarativem Gedächtnis im Schlaf feststellen (Bergmann, et al., 2012; Peigneux, et al., 2004; Rasch, et al., 2007; Rudoy, et al., 2009; E. V. Van Dongen, et al., 2012). Aber auch (iii) Studien, die eine funktionelle Rolle des Tiefschlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis konstatieren (Marshall, et al., 2006; Marshall, et al., 2004) sowie (iv) Studien, die eine Beziehung zwischen der Schlafspindelaktivität und der Leistung in deklarativem Gedächtnis feststellen (z. B. Clemens, et al., 2005; Gais, et al., 2002; Genzel, et al., 2009; Schabus, et al., 2004; Schabus, et al., 2008; Schmidt, 2006; Van der Helm, et al., 2011; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011), sprechen für einen deklarativen Schlafeffekt.

Dennoch ist es nicht der Fall, dass im Schlaf alle neu erworbenen, deklarativen Gedächtnisspuren konsolidiert werden, sondern u. a. nur die Informationen, die für die Person aus diversen Gründen wichtig sind (Fischer & Born, 2009; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011), wie z. B. überlebensnotwendige, emotionale Information (Payne, et al., 2008). Diese selektive Konsolidierung von deklarativen Gedächtnisinhalten im Schlaf kann durch eine externe Erinnerung an die Lernsituation manipuliert werden (Rudoy, et al., 2009). In der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis gibt es vermutlich noch weitere Umstände, welche die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf beeinflussen, da es immer wieder Studien gibt, die einen deklarativen Schlafeffekt finden (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Ellenbogen, Hulbert, et al., 2006; Gais, et al., 2006; Gorfine, et al., 2007; Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, et al., 2008; Plihal & Born, 1997; Tucker

& Fishbein, 2008; Tucker, et al., 2006; U. Wagner, et al., 2007; J. K. Wilson, et al., 2012) und solche, die keinen deklarativen Schlafeffekt feststellen können (z. B. Backhaus & Junghanns, 2006; Kopasz, Loessl, Hornyak, et al., 2010; Kopasz, Loessl, Valerius, et al., 2010; Orban, et al., 2006; Rauchs, et al., 2008; Sterpenich, et al., 2009; Voderholzer, et al., 2011). Diese Inkonsistenz der Ergebnisse von Studien, die den deklarativen Schlafeffekt untersuchen, spiegelt sich auch in dieser Arbeit wieder. In Kapitel 3 wurde eine Testbatterie, welche deklaratives Gedächtnis prüft, bestehend aus sechs unterschiedlichen, deklarativen Untertests, mit dem gleichen Studiendesign in drei unterschiedlichen Experimenten untersucht. Die Studienergebnisse ergaben jedoch kein einheitliches Bild: es waren immer unterschiedliche Untertests in den einzelnen Experimenten, die einen deklarativen Schlafeffekt zeigten. Konstant war jedoch ein genereller, deklarativer Schlafeffekt im Gesamtwert des LGT-3, welcher sich in allen drei Experimenten gezeigt hat. Des Weiteren wurde ein deklarativer Schlafeffekt in einer Aufgabe, welche die zeitliche Reihenfolge von Bildern testet (Kapitel 4), jedoch kein deklarativer Schlafeffekt für eine Aufgabe, in der Bild-Orts-Assoziation gelernt werden müssen (Kapitel 4), sowie für die Wiedererinnerung an episodisches bildliches Lernmaterial (Kapitel 5), gefunden.

Ziel der Arbeit war es, die „whats and whens“ (siehe Diekelmann, et al., 2008 für eine Literaturübersicht) der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf zu untersuchen. Ein systematischer Vergleich von unterschiedlichem, deklativem Gedächtnismaterial, sowie verschiedenen Abrufarten in Kapitel 3 führte jedoch zu keiner Erklärung der inkonsistenten Ergebnisse in den Studien, welche den deklarativen Schlafeffekt untersuchen. Auch Erregung während des Lernens nahm keinen Einfluss darauf, ob eine Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf stattfindet (Kapitel 4). Dennoch zeigte sich ein konsistenter, deklarativer

Schlafeffekt im Gesamtwert des LGT-3. Möglicherweise muss deklaratives Gedächtnis breit getestet werden, damit sich ein verlässlicher, deklarativer Schlafeffekt zeigt, da es z. B. Interaktionen zwischen den einzelnen Untertests des LGT-3 und den Probanden geben könnte, welche auf individuell empfundenen Schwierigkeiten oder auf unterschiedlichen Lernstrategien gründen könnten.

Der LGT-3 ist eine reliable Testbatterie, um die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf zu untersuchen. Daher wurde die Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis auch anhand des LGT-3 untersucht. Wie bereits aus der aktuellen Reaktivierungsliteratur (Bergmann, et al., 2012; Peigneux, et al., 2004; Rasch, et al., 2007; Rudoy, et al., 2009; E. V. Van Dongen, et al., 2012), sowie aus der Spindelliteratur (z. B. Clemens, et al., 2005; Gais, et al., 2002; Genzel, et al., 2009; Schabus, et al., 2004; Schabus, et al., 2008; Schmidt, 2006; Van der Helm, et al., 2011; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011), als auch aus der SWS-Literatur (Marshall, et al., 2006; Marshall, et al., 2004) zu erwarten, ergab sich in diesem Experiment eine aktive Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis (Kapitel 3). Diese aktive Rolle des Schlafs in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis wurde auch durch den Zusammenhang zwischen der Leistung im Gesamtwert des LGT-3 und der Spindelaktivität im NREM-Schlaf unterstützt (Kapitel 3).

Den deklarativen Schlafeffekt scheint es durchaus zu geben, dennoch lässt er sich bisher noch schwer eingrenzen bzw. voraussagen. Die komplizierte Voraussagbarkeit des deklarativen Schlafeffekts könnte einerseits daran liegen, dass es weitere „whats and whens“ (siehe Diekelmann, et al., 2008 für eine Literaturübersicht) in der Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf gibt, die noch unbekannt sind. Da Studien, die die Konsolidierung von deklarativem

Gedächtnis im Schlaf untersuchen, unterschiedliche Schlafdesigns und Lernparadigmen verwenden, wird die Suche nach den „whats and whens“ (siehe Diekelmann, et al., 2008 für eine Literaturübersicht) jedoch erschwert. Es kann an folgenden erklärten Faktoren liegen, warum in der einen Studie ein deklarativer Schlafeffekt auftaucht und in der anderen Studie wiederum nicht. Die aktuell gängigsten Schlafdesigns sind Nachmittagsschlafdesigns (z. B. Lahl, et al., 2008; Lau, et al., 2010; Mednick, et al., 2008), Schlafdeprivationsdesigns mit Erholungsnächten (z. B. Rauchs, et al., 2008; Voderholzer, et al., 2011; Wilhelm, Diekelmann, et al., 2011), und Nachtschlaf- und Tagwachbedingungen (z. B. Ellenbogen, et al., 2009; Payne, et al., 2012; Sheth, et al., 2012). In Nachtschlaf- und Tagwachbedingungen könnte z. B. der deklarative Schlafeffekt auch durch zirkadiane Effekte erklärt werden (Hockey, et al., 1972; Nesca & Koulack, 1994). Die meisten Studien, die die Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis im Schlaf untersuchen, verwenden entweder Wortpaare oder Bilder als Stimulusmaterial. Dennoch sind diese Studien kaum vergleichbar, da sie sich in (i) der Anzahl der Stimuli, (ii) den Lernbedingungen (mit Feedback oder ohne), (iii) der Darbietungsart (am Computer, Papier-Bleistifttests, akustisch präsentiert oder durch den Versuchsleiter vorgelesen), (iv) der Vorgabe von Lernstrategien, (v) der Anzahl an Wiederholungen oder der Schwelle des Lernkriteriums, (vi) der Zeit zwischen dem Lernen und dem Abruf, sowie (vii) der Schlafrdauer, unterscheiden. Neben diesen schwer vergleichbaren Schlafdesigns bzw. Lernparadigmen ist auch kritisch, dass unterschiedliche Auswertungsmaße herangezogen werden, um identische Schlussfolgerungen zu ziehen. Ein Beispiel hierfür sind die Schlafspindeln: Die Spindeldichte, die Spindeldauer, die Spindelamplitude, die Spindelaktivität, sowie das Spindelband werden mit der Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf in Zusammenhang gebracht. Andererseits könnte der inkonsistente, deklarative Schlafeffekt auch durch

kleine Effektstärken erklärt werden, so dass der Effekt in einer Studie auftaucht und in einer anderen Studie wieder nicht gefunden wird. Kleine Effektstärken könnten durch größere Stichproben ausgeglichen werden. Ein entscheidender, genereller Punkt ist, dass nur signifikante Ergebnisse publiziert werden. Daher bleibt die Anzahl der Studien, die keinen deklarativen Schlafeffekt finden, im Unklaren. Darüber hinaus werden kaum Replikationen publiziert, welche jedoch wichtig wären, um die Effektstärken richtig abschätzen zu können.

Neben der Frage, unter welchen Umständen im Schlaf eine Konsolidierung von deklativem Gedächtnis stattfindet, beschäftigen sich viele Schlafforscher mit der Frage, ob die Konsolidierung im Schlaf die Quantität oder die Qualität von Gedächtnis verändert: Kommt es lediglich zu einer Festigung oder sogar zu einer Transformation von Gedächtnis im Schlaf (Lewis & Durrant, 2011; Marshall & Born, 2007)? Die Transformation von Gedächtnis im Schlaf im Sinne einer Semantifizierung von episodischem Gedächtnis wurde in Kapitel 5 untersucht. Es zeigte sich jedoch keine verstärkte Semantifizierung im Schlaf im Vergleich zu einer Wachbedingung. Da weitere, unveröffentlichte Studien unseres Labors auch keine Abstraktion von generellen Konzepten und Regeln aus deklativem Gedächtnis gefunden haben, kann daraus geschlussfolgert werden, dass sich qualitative Veränderungen im Schlaf, im Sinne einer Abstraktion einer gemeinsamen Essenz, wahrscheinlich auf das implizite Gedächtnis (Djonlogic, et al., 2009; Durrant, et al., 2011) beschränken.

Konsolidierung im Schlaf, in welcher Form auch immer, ob Stabilisierung oder Transformation (siehe Born, et al., 2006 für eine Literaturübersicht) basiert mit großer Wahrscheinlichkeit auf der Reaktivierung von Gedächtnis (siehe Marshall & Born, 2007 für eine Literaturübersicht). Bisher wurde Reaktivierung v. a. in bildgebenden

Verfahren gezeigt (z. B. Bergmann, et al., 2012; Maquet, et al., 2000; Peigneux, et al., 2004; Peigneux, et al., 2003; Rasch, et al., 2007; Rudoy, et al., 2009; E. V. Van Dongen, et al., 2012). Um Reaktivierungsuntersuchungen von deklarativem Gedächtnis erstmals im EEG möglich zu machen, wurden spezifische Marker von Gedächtnis im EEG während des Lernens von Bild-Orts-Assoziationen gesucht (Kapitel 6). Spezifische Marker von Gedächtnis für Bild-Orts-Assoziationen wurden in frontalen, okzipitalen und temporalen Regionen gefunden, welche in zukünftigen Untersuchungen als Reaktivierungsvorlage für deklaratives Gedächtnis in Schlaf-EEG-Aufzeichnungen dienen und somit möglicherweise die aktive Rolle des Schlafs mit weiterer Evidenz stützen können (Kapitel 6).

8 Referenzen

- Adam, K., & Oswald, I. (1977). Sleep is for tissue restoration. *Journal of the Royal College of Physicians of London*, 11(4), 376-388.
- Alexander, M. P., Stuss, D. T., & Fansabedian, N. (2003). California Verbal Learning Test: performance by patients with focal frontal and non-frontal lesions. *Brain*, 126(6), 1493-1503.
- Alger, S. E., Lau, H., & Fishbein, W. (2010). Delayed onset of a daytime nap facilitates retention of declarative memory. *PLoS One*, 5(8), e12131. doi: 10.1371/journal.pone.0012131
- Alger, S. E., Lau, H., & Fishbein, W. (2012). Slow wave sleep during a daytime nap is necessary for protection from subsequent interference and long-term retention. *Neurobiology of Learning and Memory*. doi: 10.1016/j.nlm.2012.06.003
- Andrade, K. C., Spoormaker, V. I., Dresler, M., Wehrle, R., Holsboer, F., Samann, P. G., & Czisch, M. (2011). Sleep spindles and hippocampal functional connectivity in human NREM sleep. *The Journal of Neuroscience*, 31(28), 10331-10339. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5660-10.2011
- Antony, J. W., Gobel, E. W., O'Hare, J. K., Reber, P. J., & Paller, K. A. (2012). Cued memory reactivation during sleep influences skill learning. *Nature Neuroscience*. doi: 10.1038/nn.3152
- Aserinsky, E., & Kleitman, N. (1953). Regularly occurring periods of eye motility, and concomitant phenomena, during sleep. *Science*, 118(3062), 273-274.
- Atienza, M., & Cantero, J. L. (2008). Modulatory effects of emotion and sleep on recollection and familiarity. *Journal of Sleep Research*, 17(3), 285-294. doi: 10.1111/j.1365-2869.2008.00661.x

- Axmacher, N., Elger, C. E., & Fell, J. (2008). Ripples in the medial temporal lobe are relevant for human memory consolidation. *Brain*, 131(7), 1806-1817. doi: 10.1093/brain/awn103
- Backhaus, J., & Junghanns, K. (2006). Daytime naps improve procedural motor memory. *Sleep Medicine*, 7(6), 508-512. doi: 10.1016/j.sleep.2006.04.002
- Baddeley, A. D. , Hatter, J. E., Scott, D., & Snashall, A. (1970). Memory and time of the day. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22, 605-609.
- Baeumler, G. (1974). *Der Lern- und Gedächtnistest - LGT-3*. Göttingen: Hogrefe.
- Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S., Boshyan, J., Schmid, A. M., Dale, A. M., . . . Halgren, E. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(2), 449-454. doi: 10.1073/pnas.0507062103
- Baran, B., Pace-Schott, E. F., Ericson, C., & Spencer, R. M. (2012). Processing of emotional reactivity and emotional memory over sleep. *The Journal of Neuroscience*, 32(3), 1035-1042. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2532-11.2012
- Barcelo, F., Suwazono, S., & Knight, R. T. (2000). Prefrontal modulation of visual processing in humans. *Nature Neuroscience*, 3(4), 399-403. doi: 10.1038/73975
- Barrett, T. R., & Ekstrand, B. R. (1972). Effect of sleep on memory. 3. Controlling for time-of-day effects. *Journal of Experimental Psychology*, 96(2), 321-327.
- Benington, J. H., & Heller, H. C. (1995). Restoration of brain energy metabolism as the function of sleep. *Progress in Neurobiology*, 45(4), 347-360.
- Benson, K., & Feinberg, I. (1975). Sleep and memory: Retention 8 and 24 hours after initial learning. *Psychophysiology*, 12, 192-195.
- Berger, R. J., & Phillips, N. H. (1995). Energy conservation and sleep. *Behavioural Brain Research*, 69(1-2), 65-73.

- Bergmann, T. O., Molle, M., Diedrichs, J., Born, J., & Siebner, H. R. (2012). Sleep spindle-related reactivation of category-specific cortical regions after learning face-scene associations. *NeuroImage*, 59(3), 2733-2742. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.10.036
- Blake, M. J. F. (1967). Time of the day effects on performance in a range of tasks. *Psychonomic Science*, 9, 349-350.
- Blatter, K., & Cajochen, C. (2007). Circadian rhythms in cognitive performance: methodological constraints, protocols, theoretical underpinnings. *Physiology & Behaviour*, 90(2-3), 196-208. doi: 10.1016/j.physbeh.2006.09.009
- Blumenfeld, R. S., & Ranganath, C. (2007). Prefrontal cortex and long-term memory encoding: an integrative review of findings from neuropsychology and neuroimaging. *The Neuroscientist*, 13(3), 280-291. doi: 10.1177/1073858407299290
- Borbely, A. A. (1982). A two process model of sleep regulation. *Human Neurobiology*, 1(3), 195-204.
- Born, J. (2010). Slow-wave sleep and the consolidation of long-term memory. *World Journal of Biological Psychiatry*, 11, 16-21. doi: 10.3109/15622971003637637
- Born, J., Rasch, B., & Gais, S. (2006). Sleep to remember. *The Neuroscientist*, 12(5), 410-424. doi: 10.1177/1073858406292647
- Born, J., & Wagner, U. (2004). Memory consolidation during sleep: role of cortisol feedback. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1032, 198-201. doi: 10.1196/annals.1314.020
- Born, J., & Wilhelm, I. (2012). System consolidation of memory during sleep. *Psychological Research*, 76(2), 192-203. doi: 10.1007/s00426-011-0335-6

- Brewer, J. B., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, 281(5380), 1185-1187.
- Buzsaki, G. (1989). Two-stage model of memory trace formation: a role for "noisy" brain states. *Neuroscience*, 31(3), 551-570.
- Buzsaki, G. (1998). Memory consolidation during sleep: a neurophysiological perspective. *Journal of Sleep Research*, 7 Suppl 1, 17-23.
- Cahill, L., Gorski, L., & Le, K. (2003). Enhanced human memory consolidation with post-learning stress: interaction with the degree of arousal at encoding. *Learning & Memory*, 10(4), 270-274. doi: 10.1101/lm.62403
- Cahill, L., Haier, R. J., Fallon, J., Alkire, M. T., Tang, C., Keator, D., . . . McGaugh, J. L. (1996). Amygdala activity at encoding correlated with long-term, free recall of emotional information. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(15), 8016-8021.
- Cahill, L., & McGaugh, J. L. (1998). Mechanisms of emotional arousal and lasting declarative memory. *Trends in Neurosciences*, 21(7), 294-299.
- Cahill, L., Prins, B., Weber, M., & McGaugh, J. L. (1994). Beta-adrenergic activation and memory for emotional events. *Nature*, 371(6499), 702-704. doi: 10.1038/371702a0
- Cai, D. J., Mednick, S. A., Harrison, E. M., Kanady, J. C., & Mednick, S. C. (2009). REM, not incubation, improves creativity by priming associative networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(25), 10130-10134. doi: 10.1073/pnas.0900271106
- Cai, D. J., Shuman, T., Gorman, M. R., Sage, J. R., & Anagnostaras, S. G. (2009). Sleep selectively enhances hippocampus-dependent memory in mice. *Behavioral Neuroscience*, 123(4), 713-719. doi: 10.1037/a0016415

- Cairney, S. A., Durrant, S. J., Musgrove, H., & Lewis, P. A. (2011). Sleep and environmental context: interactive effects for memory. *Experimental Brain Research*, 214(1), 83-92. doi: 10.1007/s00221-011-2808-7
- Cansino, S., Maquet, P., Dolan, R. J., & Rugg, M. D. (2002). Brain activity underlying encoding and retrieval of source memory. *Cerebral Cortex*, 12(10), 1048-1056.
- Cansino, S., & Trejo-Morales, P. (2008). Neurophysiology of successful encoding and retrieval of source memory. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 8(1), 85-98.
- Carr, M. F., Jadhav, S. P., & Frank, L. M. (2011). Hippocampal replay in the awake state: a potential substrate for memory consolidation and retrieval. *Nature Neuroscience*, 14(2), 147-153. doi: 10.1038/nn.2732
- Clemens, Z., Fabo, D., & Halasz, P. (2005). Overnight verbal memory retention correlates with the number of sleep spindles. *Neuroscience*, 132(2), 529-535. doi: 10.1016/j.neuroscience.2005.01.011
- Clemens, Z., Molle, M., Eross, L., Jakus, R., Rasonyi, G., Halasz, P., & Born, J. (2011). Fine-tuned coupling between human parahippocampal ripples and sleep spindles. *The European Journal of Neuroscience*, 33(3), 511-520. doi: 10.1111/j.1460-9568.2010.07505.x
- Conte, F., & Ficca, G. (2012). Caveats on psychological models of sleep and memory: A compass in an overgrown scenario. *Sleep Medicine Reviews*. doi: 10.1016/j.smrv.2012.04.001
- Courts, F. A. (1939). Relations between experimentally induced muscular tension and memorization. *Journal of Experimental Psychology*, 25, 235-256.
- Craik, F. I. M, Lockhart, R. S. (1972). Levels of Processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behaviour*, 11, 671-684.

- Davachi, L., Mitchell, J. P., & Wagner, A. D. (2003). Multiple routes to memory: distinct medial temporal lobe processes build item and source memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(4), 2157-2162. doi: 10.1073/pnas.0337195100
- De Gennaro, L., Ferrara, M., Curcio, G., & Bertini, M. (2001). Visual search performance across 40 h of continuous wakefulness: Measures of speed and accuracy and relation with oculomotor performance. *Physiology & Behavior*, 74(1-2), 197-204.
- De Jong, W. (1979). Noradrenalin: central inhibitory control of blood pressure and heart rate. *European Journal of Pharmacology*, 29, 179-181.
- Dement, W., & Kleitman, N. (1957). Cyclic variations in EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility, and dreaming. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 9(4), 673-690.
- Diana, R. A., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007). Imaging recollection and familiarity in the medial temporal lobe: a three-component model. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(9), 379-386. doi: 10.1016/j.tics.2007.08.001
- Diekelmann, S., Biggel, S., Rasch, B., & Born, J. (2012). Offline consolidation of memory varies with time in slow wave sleep and can be accelerated by cuing memory reactivations. *Neurobiology of Learning and Memory*. doi: 10.1016/j.nlm.2012.07.002
- Diekelmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(2), 114-126. doi: 10.1038/nrn2762
- Diekelmann, S., Born, J., & Wagner, U. (2010). Sleep enhances false memories depending on general memory performance. *Behavioural Brain Research*, 208(2), 425-429. doi: 10.1016/j.bbr.2009.12.021

- Diekelmann, S., Büchel, C., Born, J., & Rasch, B. (2011). Labile or stable: opposing consequences for memory when reactivated during waking and sleep. *Nature Neuroscience*, 1-8.
- Diekelmann, S., Wilhelm, I., & Born, J. (2008). The whats and whens of sleep-dependent memory consolidation. *Sleep Medicine Reviews*, 13(5), 309-321. doi: 10.1016/j.smrv.2008.08.002
- Dimitrov, M., Granetz, J., Peterson, M., Hollnagel, C., Alexander, G., & Grafman, J. (1999). Associative learning impairments in patients with frontal lobe damage. *Brain and Cognition*, 41(2), 213-230. doi: 10.1006/brcg.1999.1121
- Dinges, D.F., Douglas, S.D., Zaugg, L., Campbell, D.E., McMann, J.M., Whitehouse, W.G., . . . Orne, M.T. (1994). Leukocytosis and natural killer cell function parallel neurobehavioral fatigue induced by 64 hours of sleep deprivation. *The Journal of Clinical Investigation*, 93(5), 1930-1939. doi: 10.1172/JCI117184
- Dinges, D.F., & Powell, J. (1985). Microcomputer analyses of performance on a portable, simple visual RT task during sustained operations. *Behaviour Research Methods*, 17(6), 652-655.
- Djonlagic, I., Rosenfeld, A., Shohamy, D., Myers, C., Gluck, M., & Stickgold, R. (2009). Sleep enhances category learning. *Learning & Memory*, 16(12), 751-755. doi: 10.1101/lm.1634509
- Drosopoulos, S., Schulze, C., Fischer, S., & Born, J. (2007). Sleep's function in the spontaneous recovery and consolidation of memories. *Journal of Experimental Psychology*, 136(2), 169-183. doi: 10.1037/0096-3445.136.2.169
- Drosopoulos, S., Windau, E., Wagner, U., & Born, J. (2007). Sleep enforces the temporal order in memory. *PLoS One*, 2(4), e376. doi: 10.1371/journal.pone.0000376

- Drummond, S. P., Brown, G. G., Gillin, J. C., Stricker, J. L., Wong, E. C., & Buxton, R. B. (2000). Altered brain response to verbal learning following sleep deprivation. *Nature*, 403(6770), 655-657. doi: 10.1038/35001068
- Dudai, Y. (2012). The restless engram: consolidations never end. *Annual Review of Neuroscience*, 35, 227-247. doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150500
- Dumay, N., & Gaskell, M. G. (2007). Sleep-associated changes in the mental representation of spoken words. *Psychological Science*, 18(1), 35-39. doi: 10.1111/j.1467-9280.2007.01845.x
- Dupret, D., O'Neill, J., Pleydell-Bouverie, B., & Csicsvari, J. (2010). The reorganization and reactivation of hippocampal maps predict spatial memory performance. *Nature Neuroscience*, 13(8), 995-1002. doi: 10.1038/nn.2599
- Durrant, S. J., Taylor, C., Cairney, S., & Lewis, P. A. (2011). Sleep-dependent consolidation of statistical learning. *Neuropsychologia*, 49(5), 1322-1331. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2011.02.015
- Ebbinghaus, H. (1885). *Über das Gedächtnis. Untersuchungen zur experimentellen Psychologie*. Leipzig: Duncker & Humblot.
- Ego-Stengel, V., & Wilson, M. A. (2010). Disruption of ripple-associated hippocampal activity during rest impairs spatial learning in the rat. *Hippocampus*, 20(1), 1-10. doi: 10.1002/hipo.20707
- Eichenbaum, H. (2001). The hippocampus and declarative memory: cognitive mechanisms and neural codes. *Behavioural Brain Research*, 127(1-2), 199-207.
- Ekstrand, B.R., Barrett, T.R., West, J.N. (1977). The Effect of Sleep on Human Long-Term Memory. In Drucker-Colin R.R. & McGaugh J.L. (Eds.), *Neurobiology of Sleep and Memory* (pp. 419-438). New York: Academic Press.

- Ellenbogen, J. M., Hu, P. T., Payne, J. D., Titone, D., & Walker, M. P. (2007). Human relational memory requires time and sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(18), 7723-7728. doi: 10.1073/pnas.0700094104
- Ellenbogen, J. M., Hulbert, J. C., Jiang, Y., & Stickgold, R. (2009). The sleeping brain's influence on verbal memory: boosting resistance to interference. *PLoS One*, 4(1), e4117. doi: 10.1371/journal.pone.0004117
- Ellenbogen, J. M., Hulbert, J. C., Stickgold, R., Dinges, D. F., & Thompson-Schill, S. L. (2006). Interfering with theories of sleep and memory: sleep, declarative memory, and associative interference. *Current Biology*, 16(13), 1290-1294. doi: 10.1016/j.cub.2006.05.024
- Ellenbogen, J. M., Payne, J. D., & Stickgold, R. (2006). The role of sleep in declarative memory consolidation: passive, permissive, active or none? *Current Opinion in Neurobiology*, 16(6), 716-722. doi: 10.1016/j.conb.2006.10.006
- Endo, S., Kobayashi, T., Yamamoto, T., Fukuda, H., Sasaki, M., & Ohta, T. (1981). Persistence of the circadian rhythm of REM sleep: a variety of experimental manipulations of the sleep-wake cycle. *Sleep*, 4(3), 319-328.
- Euston, D. R., Tatsuno, M., & McNaughton, B. L. (2007). Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep. *Science*, 318(5853), 1147-1150. doi: 10.1126/science.1148979
- Faraut, B., Boudjeltia, K. Z., Vanhamme, L., & Kerkhofs, M. (2012). Immune, inflammatory and cardiovascular consequences of sleep restriction and recovery. *Sleep Medicine Reviews*, 16(2), 137-149. doi: 10.1016/j.smrv.2011.05.001

- Ficca, G., Axelsson, J., Mollicone, D. J., Muto, V., & Vitiello, M. V. (2010). Naps, Cognition and Performance. *Sleep Medicine Reviews*, 14(4), 249-258. doi: 10.1016/j.smrv.2009.09.005
- Ficca, G., & Salzarulo, P. (2004). What in sleep is for memory. *Sleep Medicine*, 5(3), 225-230. doi: 10.1016/j.sleep.2004.01.018
- Fischer, S., & Born, J. (2009). Anticipated reward enhances offline learning during sleep. *Journal of Experimental Psychology*, 35(6), 1586-1593. doi: 10.1037/a0017256
- Fischer, S., Diekelmann, S., & Born, J. (2011). Sleep's role in the processing of unwanted memories. *Journal of Sleep Research*, 20(2), 267-274. doi: 10.1111/j.1365-2869.2010.00881.x
- Fischer, S., Drosopoulos, S., Tsen, J., & Born, J. (2006). Implicit learning -- explicit knowing: a role for sleep in memory system interaction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(3), 311-319.
- Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L., & Born, J. (2002). Sleep forms memory for finger skills. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(18), 11987-11991. doi: 10.1073/pnas.182178199
- Fletcher, P. C., & Henson, R. N. (2001). Frontal lobes and human memory: insights from functional neuroimaging. *Brain*, 124(Pt 5), 849-881.
- Forest, G., & Godbout, R. (2000). Effects of sleep deprivation on performance and EEG spectral analysis in young adults. *Brain and Cognition*, 43(1-3), 195-200.
- Fowler, M. J., Sullivan, M. J., & Ekstrand, B. R. (1973). Sleep and memory. *Science*, 179(70), 302-304.
- Friedman, D., & Johnson, R., Jr. (2000). Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: a selective review. *Microscopy Research and Technique*, 51(1), 6-28. doi: 10.1002/1097-0029

- Friedman, D., & Trott, C. (2000). An event-related potential study of encoding in young and older adults. *Neuropsychologia*, 38(5), 542-557.
- Gais, S., Albouy, G., Boly, M., Dang-Vu, T. T., Darsaud, A., Desseilles, M., . . . Peigneux, P. (2007). Sleep transforms the cerebral trace of declarative memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(47), 18778-18783. doi: 10.1073/pnas.0705454104
- Gais, S., Koster, S., Sprenger, A., Bethke, J., Heide, W., & Kimmig, H. (2008). Sleep is required for improving reaction times after training on a procedural visuo-motor task. *Neurobiology of Learning and Memory*, 90(4), 610-615. doi: 10.1016/j.nlm.2008.07.016
- Gais, S., Lucas, B., & Born, J. (2006). Sleep after learning aids memory recall. *Learning & Memory*, 13(3), 259-262. doi: 10.1101/lm.132106
- Gais, S., Molle, M., Helms, K., & Born, J. (2002). Learning-dependent increases in sleep spindle density. *The Journal of Neuroscience*, 22(15), 6830-6834. doi: 20026697
- Gais, S., Plihal, W., Wagner, U., & Born, J. (2000). Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills. *Nature Neuroscience*, 3(12), 1335-1339. doi: 10.1038/81881
- Gangwisch, J. E., Malaspina, D., Boden-Albala, B., & Heymsfield, S. B. (2005). Inadequate sleep as a risk factor for obesity. *Sleep*, 28(10), 1289-1296.
- Genzel, L., Dresler, M., Wehrle, R., Grözinger, M., & Steiger, A. (2009). Slow wave sleep and REM sleep awakenings do not affect sleep dependent memory consolidation. *Sleep*, 32(3), 302-310.
- Genzel, L., Kiefer, T., Renner, L., Wehrle, R., Kluge, M., M., Grözinger, . . . Dresler, M. (2012). Sex and modulatory menstrual cycle effects on sleep related memory consolidation. *Psychoneuroendocrinology*, 37, 987-998.

- Gershberg, F. B., & Shimamura, A. P. (1995). Impaired use of organizational strategies in free recall following frontal lobe damage. *Neuropsychologia*, 33(10), 1305-1333.
- Girardeau, G., Benchenane, K., Wiener, S. I., Buzsaki, G., & Zugaro, M. B. (2009). Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory. *Nature Neuroscience*, 12(10), 1222-1223. doi: 10.1038/nn.2384
- Glisky, E. L., Polster, M. R., & Routhieaux, B. C. (1995). Double Dissociation between Item and Source Memory. *Neuropsychology*, 9(2), 229-235.
- Glisky, E. L., Rubin, S. R., & Davidson, P. S. R. (2001). Source memory in older adults: An encoding or retrieval problem? *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition*, 27(5), 1131-1146. doi: Doi 10.1037//0278-7393.27.5.1131
- Gold, J. J., Smith, C. N., Bayley, P. J., Shrager, Y., Brewer, J. B., Stark, C. E., . . . Squire, L. R. (2006). Item memory, source memory, and the medial temporal lobe: concordant findings from fMRI and memory-impaired patients. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(24), 9351-9356. doi: 10.1073/pnas.0602716103
- Gomez, R. L., Bootzin, R. R., & Nadel, L. (2006). Naps promote abstraction in language-learning infants. *Psychological Science*, 17(8), 670-674. doi: 10.1111/j.1467-9280.2006.01764.x
- Gorfine, T., Yeshurun, Y., & Zisapel, N. (2007). Nap and melatonin-induced changes in hippocampal activation and their role in verbal memory consolidation. *Journal of Pineal Research*, 43(4), 336-342.
- Graves, E. A. (1937). The effect of sleep on retention. *Journal of Experimental Psychology*, 19, 316-322.

- Green, D. M., & Swets, J. A. (1966). *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley.
- Griessenberger, H., Hoedlmoser, K., Heib, D. P., Lechinger, J., Klimesch, W., & Schabus, M. (2012). Consolidation of temporal order in episodic memories. *Biological Psychology*, 91(1), 150-155. doi: 10.1016/j.biopsych.2012.05.012
- Grosvenor, A., & Lack, L. C. (1984). The Effect of Sleep Before or After Learning on Memory. *Sleep*, 7(2), 155-167.
- Guo, C., Duan, L., Li, W., & Paller, K. A. (2006). Distinguishing source memory and item memory: brain potentials at encoding and retrieval. *Brain Research*, 1118(1), 142-154. doi: 10.1016/j.brainres.2006.08.034
- Gupta, A. S., van der Meer, M. A., Touretzky, D. S., & Redish, A. D. (2010). Hippocampal replay is not a simple function of experience. *Neuron*, 65(5), 695-705. doi: 10.1016/j.neuron.2010.01.034
- Hales, J. B., & Brewer, J. B. (2011). The timing of associative memory formation: frontal lobe and anterior medial temporal lobe activity at associative binding predicts memory. *Journal of Neurophysiology*, 105(4), 1454-1463. doi: 10.1152/jn.00902.2010
- Harrison, Y., & Horne, J. A. (1999). One night of sleep loss impairs innovative thinking and flexible decision making. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, 78(2), 128-145. doi: 10.1006/obhd.1999.2827
- Harrison, Y., Horne, J. A., & Rothwell, A. (2000). Prefrontal neuropsychological effects of sleep deprivation in young adults--a model for healthy aging? *Sleep*, 23(8), 1067-1073.
- Heine, R. (1914). Über Wiedererkennen und rückwirkende Hemmung. *Zeitschrift für Psychologie mit Zeitschrift für Angewandte Psychologie* 68, 161-236.

- Henke, K. (2010). A model for memory systems based on processing modes rather than consciousness. *Nature Reviews Neuroscience* 11(7), 523-532. doi: 10.1038/nrn2850
- Henke, K., Buck, A., Weber, B., & Wieser, H. G. (1997). Human hippocampus establishes associations in memory. *Hippocampus*, 7(3), 249-256.
- Hirase, H., Leinekugel, X., Czurko, A., Csicsvari, J., & Buzsaki, G. (2001). Firing rates of hippocampal neurons are preserved during subsequent sleep episodes and modified by novel awake experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16), 9386-9390. doi: 10.1073/pnas.161274398
- Hockey, G. R., Davies, S., & Gray, M. M. (1972). Forgetting as a function of sleep at different times of day. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 24(4), 386-393.
- Hoffman, K. L., & McNaughton, B. L. (2002). Coordinated reactivation of distributed memory traces in primate neocortex. *Science*, 297(5589), 2070-2073. doi: 10.1126/science.1073538
- Holz, J., Piosczyk, H., Feige, B., Spiegelhalder, K., Baglioni, C., Riemann, D., & Nissen, C. (2012). EEG sigma and slow-wave activity during NREM sleep correlate with overnight declarative and procedural memory consolidation. *Journal of Sleep Research*. doi: 10.1111/j.1365-2869.2012.01017.x
- Holz, J., Piosczyk, H., Landmann, N., Feige, B., Spiegelhalder, K., Riemann, D., . . . Voderholzer, U. (2012). The Timing of Learning before Night-Time Sleep Differentially Affects Declarative and Procedural Long-Term Memory Consolidation in Adolescents. *PLoS One*, 7(7), e40963. doi: 10.1371/journal.pone.0040963

- Hu, P., Stylos-Allan, M., & Walker, M. P. (2006). Sleep facilitates consolidation of emotional declarative memory. *Psychological Science*, 17(10), 891-898. doi: 10.1111/j.1467-9280.2006.01799.x
- Huber, R., Ghilardi, M. F., Massimini, M., & Tononi, G. (2004). Local sleep and learning. *Nature*, 430(6995), 78-81. doi: 10.1038/nature02663
- Idzikowski, C. (1984). Sleep and memory. *British Journal of Psychology*, 75, 439-449.
- Imeri, L., & Opp, M. R. (2009). How (and why) the immune system makes us sleep. *Nature Reviews Neuroscience* 10(3), 199-210. doi: 10.1038/nrn2576
- Jacoby, L. L., Wahlheim, C. N., & Coane, J. H. (2010). Test-enhanced learning of natural concepts: effects on recognition memory, classification, and metacognition. *Journal of Experimental Psychology*, 36(6), 1441-1451. doi: 10.1037/a0020636
- Jadhav, S. P., Kemere, C., German, P. W., & Frank, L. M. (2012). Awake hippocampal sharp-wave ripples support spatial memory. *Science*, 336(6087), 1454-1458. doi: 10.1126/science.1217230
- Janowsky, J. S., Shimamura, A. P., & Squire, L. R. (1989). Source memory impairment in patients with frontal lobe lesions. *Neuropsychologia*, 27(8), 1043-1056.
- Jasper, H. (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*, 10, 371-375.
- Jenkins, J. G., & Dallenbach, K. M. (1924). Obliviscence during sleep and waking. *American Journal of Psychology*, 35, 605-612.
- Ji, D., & Wilson, M. A. (2007). Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep. *Nature Neuroscience*, 10(1), 100-107. doi: 10.1038/nn1825

- Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological Bulletin, 114*(1), 3-28.
- Joo, E. Y., Yoon, C. W., Koo, D. L., Kim, D., & Hong, S. B. (2012). Adverse effects of 24 hours of sleep deprivation on cognition and stress hormones. *Journal of Clinical Neurology, 8*(2), 146-150. doi: 10.3988/jcn.2012.8.2.146
- Jusezyk, P. W., & Luce, P. A. (2002). Speech perception and spoken word recognition: past and present. *Ear Hear, 23*(1), 2-40.
- Karni, A., Tanne, D., Rubenstein, B. S., Askenasy, J. J., & Sagi, D. (1994). Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science, 265*(5172), 679-682.
- Killgore, W. D., Balkin, T. J., & Wesensten, N. J. (2006). Impaired decision making following 49 h of sleep deprivation. *Journal of Sleep Research, 15*(1), 7-13. doi: 10.1111/j.1365-2869.2006.00487.x
- Kim, H. (2011). Neural activity that predicts subsequent memory and forgetting: a meta-analysis of 74 fMRI studies. *NeuroImage, 54*(3), 2446-2461. doi: 10.1016/j.neuroimage.2010.09.045
- Knutson, K. L., Spiegel, K., Penev, P., & Van Cauter, E. (2007). The metabolic consequences of sleep deprivation. *Sleep Medicine Reviews, 11*(3), 163-178. doi: 10.1016/j.smrv.2007.01.002
- Kopasz, M., Loessl, B., Hornyak, M., Riemann, D., Nissen, C., Piosczyk, H., & Voderholzer, U. (2010). Sleep and memory in healthy children and adolescents - a critical review. *Sleep Medicine Reviews, 14*(3), 167-177. doi: 10.1016/j.smrv.2009.10.006
- Kopasz, M., Loessl, B., Valerius, G., Koenig, E., Matthaeas, N., Hornyak, M., . . . Voderholzer, U. (2010). No persisting effect of partial sleep curtailment on

- cognitive performance and declarative memory recall in adolescents. *Journal of Sleep Research*, 19(1 Pt 1), 71-79. doi: 10.1111/j.1365-2869.2009.00742.x
- Kopin, I. J. (1984). Avenues of investigation for the role of catecholamines in anxiety. *Psychopathology*, 17, 83-97.
- Korman, M., Doyon, J., Doljansky, J., Carrier, J., Dagan, Y., & Karni, A. (2007). Daytime sleep condenses the time course of motor memory consolidation. *Nature Neuroscience*, 10(9), 1206-1213. doi: 10.1038/nn1959
- Kudrimoti, H. S., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1999). Reactivation of hippocampal cell assemblies: effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics. *The Journal of Neuroscience*, 19(10), 4090-4101.
- Kuhlmann, S., & Wolf, O. T. (2006). Arousal and cortisol interact in modulating memory consolidation in healthy young men. *Behavioral Neuroscience*, 120(1), 217-223. doi: 10.1037/0735-7044.120.1.217
- Kuriyama, K., Stickgold, R., & Walker, M. P. (2004). Sleep-dependent learning and motor-skill complexity. *Learning & Memory*, 11(6), 705-713. doi: 10.1101/lm.76304
- Lahl, O., Wispele, C., Willigens, B., & Pietrowsky, R. (2008). An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance. *Jornal of Sleep Research*, 17(1), 3-10.
- Lang, P. J. (1997). *International Affective Picture System (IAPS): technical manual and affective ratings*. Gainesville (FL): University of Florida.
- Lau, H., Alger, S. E., & Fishbein, W. (2011). Relational memory: a daytime nap facilitates the abstraction of general concepts. *PLoS One*, 6(11), e27139. doi: 10.1371/journal.pone.0027139

- Lau, H., Tucker, M. A., & Fishbein, W. (2010). Daytime napping: Effects on human direct associative and relational memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93(4), 554-560.
- Lewis, P. A., Cairney, S., Manning, L., & Critchley, H. D. (2011). The impact of overnight consolidation upon memory for emotional and neutral encoding contexts. *Neuropsychologia*, 49(9), 2619-2629. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.009
- Lewis, P. A., & Durrant, S. J. (2011). Overlapping memory replay during sleep builds cognitive schemata. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(8), 343-351. doi: 10.1016/j.tics.2011.06.004
- Locke, S. (2010). Zu wenig Schlaf macht krank, dumm und dick-Schlafforscher Jürgen Zulley *Frankfurter Allgemeine Zeitung*. Retrieved from <http://www.faz.net/aktuell/gesellschaft/gesundheit/schlafforscher-juergen-zulley-zu-wenig-schlaf-macht-krank-dumm-und-dick-1920260.html>
- Loomis, A. L., Harvey, E. N., & Hobart, G. (1935). Potential Rhythms of the Cerebral Cortex during Sleep. *Science*, 81(2111), 597-598. doi: 10.1126/science.81.2111.597
- Lovatt, D. J., & Warr, P. B. (1968). Recall after sleep. *American Journal of Psychology*, 81, 253-257.
- Luck, S.J. (2004). Ten Simple Rules for Designing and Interpreting ERP Experiments. In T.C. Handy (Ed.), *Event-Related Potentials: A Methods Handbook* (pp. 17-32). Cambridge, MA: MIT Press.
- Lundqvist, L. O., Carlsson, F., & Hilmersson, P. (2009). Emotional responses to music: experience, expression, and physiology. *Psychology of Music*, 37, 61-90.

- Lutz, A., Slagter, H. A., Dunne, J. D., & Davidson, R. J. (2008). Attention regulation and monitoring in meditation. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(4), 163-169. doi: 10.1016/j.tics.2008.01.005
- Macmillan, N. A., & Creelman, C. D. (2005). *Detection Theory: A User's Guide* (2nd ed.). Mahwah, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Madsen, P. L., & Vorstrup, S. (1991). Cerebral blood flow and metabolism during sleep. *Cerebrovascular and Brain Metabolism Reviews*, 3(4), 281-296.
- Maheu, F. S., Joober, R., Beaulieu, S., & Lupien, S. J. (2004). Differential effects of adrenergic and corticosteroid hormonal systems on human short- and long-term declarative memory for emotionally arousing material. *Behavioral Neuroscience*, 118(2), 420-428. doi: 10.1037/0735-7044.118.2.420
- Maquet, P. (2001). The role of sleep in learning and memory. *Science*, 294(5544), 1048-1052. doi: 10.1126/science.1062856
- Maquet, P., Laureys, S., Peigneux, P., Fuchs, S., Petiau, C., Phillips, C., . . . Cleeremans, A. (2000). Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep. *Nature Neuroscience*, 3(8), 831-836. doi: 10.1038/77744
- Marshall, L., & Born, J. (2007). The contribution of sleep to hippocampus-dependent memory consolidation. *Trends in Cognitive Science*, 11(10), 442-450. doi: 10.1016/j.tics.2007.09.001
- Marshall, L., Helgadottir, H., Molle, M., & Born, J. (2006). Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory. *Nature*, 444(7119), 610-613. doi: 10.1038/nature05278
- Marshall, L., Molle, M., Hallschmid, M., & Born, J. (2004). Transcranial direct current stimulation during sleep improves declarative memory. *Journal of Neuroscience*, 24(44), 9985-9992. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2725-04.2004

McCarthy, M. E., & Waters, W. F. (1997). Decreased attentional responsivity during sleep deprivation: orienting response latency, amplitude, and habituation. *Sleep, 20*(2), 115-123.

McClelland, J. L., McNaughton, B. L., & O'Reilly, R. C. (1995). Why there are complementary learning systems in the hippocampus and neocortex: insights from the successes and failures of connectionist models of learning and memory. *Psychological Review, 102*(3), 419-457.

McGaugh, J. L. (2000). Memory--a century of consolidation. *Science, 287*(5451), 248-251.

McGaugh, J. L., & Roozendaal, B. (2002). Role of adrenal stress hormones in forming lasting memories in the brain. *Current Opinion in Neurobiology, 12*(2), 205-210.

Mednick, S. C., Makovski, T., Cai, D. J., & Jiang, Y. V. (2009). Sleep and rest facilitate implicit memory in a visual search task. *Vision Research, 49*(21), 2557-2565. doi: 10.1016/j.visres.2009.04.011

Mednick, S. C., Nakayama, K., Cantero, J. L., Atienza, M., Levin, A. A., Pathak, N., & Stickgold, R. (2002). The restorative effect of naps on perceptual deterioration. *Nature Neuroscience, 5*(7), 677-681. doi: 10.1038/nn864

Mednick, S.C., Cai, D. J., Kanady, J., & Drummond, S. P. (2008). Comparing the benefits of caffeine, naps and placebo on verbal, motor and perceptual memory. *Behavioural Brain Research, 193*(1), 79-86. doi: 10.1016/j.bbr.2008.04.028

Mednick, S.C., Nakayama, K., & Stickgold, R. (2003). Sleep-dependent learning: a nap is as good as a night. *Nature Neuroscience, 6*(7), 697-698. doi: 10.1038/nn1078

- Meeter, M., & Murre, J. M. (2004). Consolidation of long-term memory: evidence and alternatives. *Psychological Bulletin, 130*(6), 843-857. doi: 10.1037/0033-2909.130.6.843
- Messinger, A., Squire, L. R., Zola, S. M., & Albright, T. D. (2001). Neuronal representations of stimulus associations develop in the temporal lobe during learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98*(21), 12239-12244. doi: 10.1073/pnas.211431098
- Miller, E. K. (1999). The prefrontal cortex: complex neural properties for complex behavior. *Neuron, 22*(1), 15-17.
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience, 24*, 167-202. doi: 10.1146/annurev.neuro.24.1.167
- Mitchell, K. J., & Johnson, M. K. (2009). Source monitoring 15 years later: what have we learned from fMRI about the neural mechanisms of source memory? *Psychological Bulletin, 135*(4), 638-677. doi: 10.1037/a0015849
- Molle, M., Marshall, L., Gais, S., & Born, J. (2002). Grouping of spindle activity during slow oscillations in human non-rapid eye movement sleep. *The Journal of Neuroscience, 22*(24), 10941-10947.
- Monk, T. H., & Carrier, J. (1997). Speed of mental processing in the middle of the night. *Sleep, 20*(6), 399-401.
- Moscovitch, C., Kapur, S., Kohler, S., & Houle, S. (1995). Distinct neural correlates of visual long-term memory for spatial location and object identity: a positron emission tomography study in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 92*(9), 3721-3725.
- Moscovitch, M., Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Addis, D. R., Westmacott, R., Grady, C., . . . Nadel, L. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic,

- semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *Journal of Anatomy*, 207(1), 35-66. doi: 10.1111/j.1469-7580.2005.00421.x
- Mu, Q., Nahas, Z., Johnson, K. A., Yamanaka, K., Mishory, A., Koola, J., . . . George, M. S. (2005). Decreased cortical response to verbal working memory following sleep deprivation. *Sleep*, 28(1), 55-67.
- Mullally, S. L., Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2012). Scene construction in amnesia: an fMRI study. *The Journal of Neuroscience*, 32(16), 5646-5653. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5522-11.2012
- Müller, G.E. Pilzecker, A. (1900). Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis. *Zeitschrift für Psychologie, Ergänzungsband*, 1-300.
- Mullington, J. M., Haack, M., Toth, M., Serrador, J. M., & Meier-Ewert, H. K. (2009). Cardiovascular, inflammatory, and metabolic consequences of sleep deprivation. *Progress in Cardiovascular Diseases*, 51(4), 294-302. doi: 10.1016/j.pcad.2008.10.003
- Murray, M. M., Michel, C. M., Grave de Peralta, R., Ortigue, S., Brunet, D., Gonzalez Andino, S., & Schnider, A. (2004). Rapid discrimination of visual and multisensory memories revealed by electrical neuroimaging. *NeuroImage*, 21(1), 125-135.
- Nadasdy, Z., Hirase, H., Czurko, A., Csicsvari, J., & Buzsaki, G. (1999). Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 19(21), 9497-9507.
- Nakashiba, T., Buhl, D. L., McHugh, T. J., & Tonegawa, S. (2009). Hippocampal CA3 output is crucial for ripple-associated reactivation and consolidation of memory. *Neuron*, 62(6), 781-787. doi: 10.1016/j.neuron.2009.05.013

- Nesca, M., & Koulack, D. (1994). Recognition memory, sleep and circadian rhythms. *Canadian Journal of Experimental Psychology, 48*(3), 359-379.
- Newman, E. B. (1939). Forgetting of meaningful material during sleep and waking. *American Journal of Psychology, 52*, 65-91.
- Nishida, M., Pearsall, J., Buckner, R. L., & Walker, M. P. (2008). REM Sleep, Prefrontal Theta, and the Consolidation of Human Emotional Memory. *Cerebral Cortex, 19*(5), 1158-1166.
- O'Carroll, R. E., Drysdale, E., Cahill, L., Shahajahan, P., & Ebmeier, K. P. (1999). Stimulation of the noradrenergic system enhances and blockade reduces memory for emotional material in man. *Psychological Medicine, 29*(5), 1083-1088.
- O'Neill, J., Pleydell-Bouverie, B., Dupret, D., & Csicsvari, J. (2010). Play it again: reactivation of waking experience and memory. *Trends in Neurosciences, 33*(5), 220-229. doi: 10.1016/j.tins.2010.01.006
- Orban, P., Rauchs, G., Balteau, E., Degueldre, C., Luxen, A., Maquet, P., & Peigneux, P. (2006). Sleep after spatial learning promotes covert reorganization of brain activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103*(18), 7124-7129. doi: 10.1073/pnas.0510198103
- Otten, L. J., & Rugg, M. D. (2001). Electrophysiological correlates of memory encoding are task-dependent. *Brain Research, 12*(1), 11-18.
- Paller, K. A., & Wagner, A. D. (2002). Observing the transformation of experience into memory. *Trends in Cognitive Sciences, 6*(2), 93-102.
- Pavlides, C., & Winson, J. (1989). Influences of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes. *The Journal of Neuroscience, 9*(8), 2907-2918.

- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes*. Oxford: Oxford University Press.
- Payne, J. D., Schacter, D. L., Propper, R. E., Huang, L. W., Wamsley, E. J., Tucker, M. A., . . . Stickgold, R. (2009). The role of sleep in false memory formation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(3), 327-334. doi: 10.1016/j.nlm.2009.03.007
- Payne, J. D., Stickgold, R., Swanberg, K., & Kensinger, E. A. (2008). Sleep preferentially enhances memory for emotional components of scenes. *Psychological Science*, 19(8), 781-788. doi: 10.1111/j.1467-9280.2008.02157.x
- Payne, J. D., Tucker, M. A., Ellenbogen, J. M., Wamsley, E. J., Walker, M. P., Schacter, D. L., & Stickgold, R. (2012). Memory for semantically related and unrelated declarative information: the benefit of sleep, the cost of wake. *PLoS One*, 7(3), e33079. doi: 10.1371/journal.pone.0033079
- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Collette, F., Perrin, F., Reggers, J., . . . Maquet, P. (2004). Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep? *Neuron*, 44(3), 535-545. doi: 10.1016/j.neuron.2004.10.007
- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Destrebecqz, A., Collette, F., Delbeuck, X., . . . Maquet, P. (2003). Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep. *NeuroImage*, 20(1), 125-134.
- Pennartz, C. M., Lee, E., Verheul, J., Lipa, P., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (2004). The ventral striatum in off-line processing: ensemble reactivation during sleep and modulation by hippocampal ripples. *The Journal of Neuroscience*, 24(29), 6446-6456. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0575-04.2004

- Peyrache, A., Khamassi, M., Benchenane, K., Wiener, S. I., & Battaglia, F. P. (2009). Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep. *Nature Neuroscience*, 12(7), 919-926. doi: 10.1038/nn.2337
- Plihal, W., & Born, J. (1997). Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(4), 534-547.
- Plihal, W., & Born, J. (1999a). Effects of early and late nocturnal sleep on priming and spatial memory. *Psychophysiology*, 36(5), 571-582.
- Plihal, W., & Born, J. (1999b). Memory consolidation in human sleep depends on inhibition of glucocorticoid release. *Neuroreport*, 10(13), 2741-2747.
- Plihal, W., Pietrowsky, R., & Born, J. (1999). Dexamethasone blocks sleep induced improvement of declarative memory. *Psychoneuroendocrinology*, 24(3), 313-331.
- Poe, G. R., Nitz, D. A., McNaughton, B. L., & Barnes, C. A. (2000). Experience-dependent phase-reversal of hippocampal neuron firing during REM sleep. *Brain Research*, 855(1), 176-180.
- Rainer, G., Asaad, W. F., & Miller, E. K. (1998). Selective representation of relevant information by neurons in the primate prefrontal cortex. *Nature*, 393(6685), 577-579. doi: 10.1038/31235
- Ranganath, C., & Knight, R. T. (2003). Prefrontal cortex and episodic memory: integrating findings from neuropsychology and event-related functional neuroimaging. In Parker A., Wilding E. L. & Bussey T. J. (Eds.), *Memory encoding and retrieval: a cognitive neuroscience perspective* (pp. 83–99.). New York: Psychology Press.
- Ranganath, C., Yonelinas, A. P., Cohen, M. X., Dy, C. J., Tom, S. M., & D'Esposito, M. (2004). Dissociable correlates of recollection and familiarity within the medial temporal lobes. *Neuropsychologia*, 42(1), 2-13.

- Rasch, B., Buchel, C., Gais, S., & Born, J. (2007). Odor Cues During Slow-Wave Sleep Prompt Declarative Memory Consolidation. *Science*, 315(5817), 1426-1429.
- Rauchs, G., Orban, P., Schmidt, C., Albouy, G., Balteau, E., Degueldre, C., . . . Peigneux, P. (2008). Sleep Modulates the Neural Substrates of Both Spatial and Contextual Memory Consolidation. *PLoS ONE*, 3(8), e2949.
- Rechtschaffen, A., & Kales, A. (1968). *A manual of standardized terminology, techniques and scoring system of sleep stages of human subjects*. Bethesda, MD: United States: Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service.
- Richardson, A., & Gough, J. E. (1963). The long range effect of sleep on retention. *Australian Journal of Psychology*, 15, 37-41.
- Rudoy, J. D., Voss, J. L., Westerberg, C. E., & Paller, K. A. (2009). Strengthening individual memories by reactivating them during sleep. *Science*, 326(5956), 1079. doi: 10.1126/science.1179013
- Saletin, J. M., Goldstein, A. N., & Walker, M. P. (2011). The role of sleep in directed forgetting and remembering of human memories. *Cerebral Cortex*, 21(11), 2534-2541. doi: 10.1093/cercor/bhr034
- Saletu, B. (2001). *Was Sie schon immer über Schlaf wissen wollten*. Wien: Ueberreuter.
- Sanquist, T. F., Rohrbaugh, J. W., Syndulko, K., & Lindsley, D. B. (1980). Electrocortical signs of levels of processing: perceptual analysis and recognition memory. *Psychophysiology*, 17(6), 568-576.
- Sauvage, M. M., Fortin, N. J., Owens, C. B., Yonelinas, A. P., & Eichenbaum, H. (2008). Recognition memory: opposite effects of hippocampal damage on

- recollection and familiarity. *Nature Neuroscience*, 11(1), 16-18. doi: 10.1038/nn2016
- Schabus, M., Gruber, G., Parapatics, S., Sauter, C., Klosch, G., Anderer, P., . . . Zeithofer, J. (2004). Sleep spindles and their significance for declarative memory consolidation. *Sleep*, 27(8), 1479-1485.
- Schabus, M., Hoedlmoser, K., Pecherstorfer, T., Anderer, P., Gruber, G., Parapatics, S., . . . Zeithofer, J. (2008). Interindividual sleep spindle differences and their relation to learning-related enhancements. *Brain Research*, 1191, 127-135. doi: 10.1016/j.brainres.2007.10.106
- Schacter, D., & Tulving, E. (1994). What are the memory systems of 1994? In D. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory Systems 1994* (pp. 1-38). Cambridge: MIT Press.
- Schmidt, C. (2006). Encoding Difficulty Promotes Postlearning Changes in Sleep Spindle Activity during Napping. *Journal of Neuroscience*, 26(35), 8976-8982.
- Schmidt, C., Collette, F., Cajochen, C., & Peigneux, P. (2007). A time to think: circadian rhythms in human cognition. *Cognitive Neuropsychology*, 24(7), 755-789. doi: 10.1080/02643290701754158
- Sejnowski, T. J., & Destexhe, A. (2000). Why do we sleep? *Brain Research*, 886(1-2), 208-223.
- Sheth, B. R., Nguyen, N., & Janvelyan, D. (2009). Does sleep really influence face recognition memory? *PLoS One*, 4(5), e5496. doi: 10.1371/journal.pone.0005496
- Sheth, B. R., Varghese, R., & Truong, T. (2012). Sleep shelters verbal memory from different kinds of interference. *Sleep*, 35(7), 985-996. doi: 10.5665/sleep.1966

- Siapas, A. G., & Wilson, M. A. (1998). Coordinated interactions between hippocampal ripples and cortical spindles during slow-wave sleep. *Neuron*, 21(5), 1123-1128.
- Siedlecki, K. L., Salthouse, T. A., & Berish, D. E. (2005). Is there anything special about the aging of source memory? *Psychology and Aging*, 20(1), 19-32. doi: 10.1037/0882-7974.20.1.19
- Siegel, J. M. (2005). Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature*, 437(7063), 1264-1271. doi: 10.1038/nature04285
- Simons, J. S., & Spiers, H. J. (2003). Prefrontal and medial temporal lobe interactions in long-term memory. *Nature Reviews Neuroscience* 4(8), 637-648. doi: 10.1038/nrn1178
- Sirota, A., Csicsvari, J., Buhl, D., & Buzsaki, G. (2003). Communication between neocortex and hippocampus during sleep in rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(4), 2065-2069. doi: 10.1073/pnas.0437938100
- Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996). Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience. *Science*, 271(5257), 1870-1873.
- Smith, M. E., McEvoy, L. K., & Gevins, A. (2002). The impact of moderate sleep loss on neurophysiologic signals during working-memory task performance. *Sleep*, 25(7), 784-794.
- Soeter, M., & Kindt, M. (2011). Noradrenergic enhancement of associative fear memory in humans. *Neurobiology of Learning and Memory*, 96(2), 263-271. doi: 10.1016/j.nlm.2011.05.003
- Sommer, T., Rose, M., Weiller, C., & Buchel, C. (2005). Contributions of occipital, parietal and parahippocampal cortex to encoding of object-location

- associations. *Neuropsychologia*, 43(5), 732-743. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2004.08.002
- Spiegel, K., Knutson, K., Leproult, R., Tasali, E., & Van Cauter, E. (2005). Sleep loss: a novel risk factor for insulin resistance and Type 2 diabetes. *Journal of Applied Physiology*, 99(5), 2008-2019. doi: 10.1152/japplphysiol.00660.2005
- Squire, L. R., Stark, C. E., & Clark, R. E. (2004). The medial temporal lobe. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 279-306. doi: 10.1146/annurev.neuro.27.070203.144130
- Squire, L. R., & Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe memory system. *Science*, 253(5026), 1380-1386.
- Squire, L. R., & Zola, S. M. (1996). Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(24), 13515-13522.
- Stauffacher, J. C. (1937). The effect of induced muscular tension upon various phases of the learning process. *Journal of Experimental Psychology*, 21, 26-46.
- Steriade, M., McCormick, D. A., & Sejnowski, T. J. (1993). Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. *Science*, 262(5134), 679-685.
- Sterpenich, V., Albouy, G., Boly, M., Vandewalle, G., Darsaud, A., Balteau, E., . . . Maquet, P. (2007). Sleep-Related Hippocampo-Cortical Interplay during Emotional Memory Recollection. *Plos Biology*, 5(11), e282.
- Sterpenich, V., Albouy, G., Darsaud, A., Schmidt, C., Vandewalle, G., Dang Vu, T. T., . . . Maquet, P. (2009). Sleep Promotes the Neural Reorganization of Remote Emotional Memory. *Journal of Neuroscience*, 29(16), 5143-5152.
- Stickgold, R. (2005). Sleep-dependent memory consolidation. *Nature*, 437(7063), 1272-1278. doi: 10.1038/nature04286

- Stickgold, R., James, L., & Hobson, J. A. (2000). Visual discrimination learning requires sleep after training. *Nature Neuroscience*, 3(12), 1237-1238. doi: 10.1038/81756
- Swick, D., & Knight, R. T. (1996). Is prefrontal cortex involved in cued recall? A neuropsychological test of PET findings. *Neuropsychologia*, 34(10), 1019-1028.
- Taheri, S. (2006). The link between short sleep duration and obesity: we should recommend more sleep to prevent obesity. *Archives of Disease in Childhood*, 91(11), 881-884. doi: 10.1136/adc.2005.093013
- Taheri, S., Lin, L., Austin, D., Young, T., & Mignot, E. (2004). Short sleep duration is associated with reduced leptin, elevated ghrelin, and increased body mass index. *PLoS Medicine*, 1(3), e62. doi: 10.1371/journal.pmed.0010062
- Talamini, L. M, Nieuwenhuis, I. L.C, Takashima, A, & Jensen, O. (2008). Sleep directly following learning benefits consolidation of spatial associative memory. *Learning & Memory*, 15(4), 233-237.
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2006). Sleep function and synaptic homeostasis. *Sleep Medicine Reviews*, 10(1), 49-62. doi: 10.1016/j.smrv.2005.05.002
- Tsivilis, D., Otten, L. J., & Rugg, M. D. (2001). Context effects on the neural correlates of recognition memory: an electrophysiological study. *Neuron*, 31(3), 497-505.
- Tucker, M. A., & Fishbein, W. (2008). Enhancement of declarative memory performance following a daytime nap is contingent on strength of initial task acquisition. *Sleep*, 31(2), 197-203.
- Tucker, M. A., Hirota, Y., Wamsley, E. J., Lau, H., Chaklader, A., & Fishbein, W. (2006). A daytime nap containing solely non-REM sleep enhances declarative

- but not procedural memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 86(2), 241-247.
- Tucker, M. A., Tang, S. X., Uzoh, A., Morgan, A., & Stickgold, R. (2011). To sleep, to strive, or both: how best to optimize memory. *PLoS One*, 6(7), e21737. doi: 10.1371/journal.pone.0021737
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of memory*. New York Academic Press, 381-403.
- Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology*, 26, 1-12.
- Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 4(2), 157-165.
- Van Cauter, E., Spiegel, K., Tasali, E., & Leproult, R. (2008). Metabolic consequences of sleep and sleep loss. *Sleep Medicine*, 9 23-28. doi: 10.1016/S1389-9457(08)70013-3
- Van der Helm, E., Gujar, N., Nishida, M., & Walker, M. P. (2011). Sleep-dependent facilitation of episodic memory details. *PLoS One*, 6(11), e27421. doi: 10.1371/journal.pone.0027421
- Van Dongen, E. V., Takashima, A., Barth, M., Zapp, J., Schad, L. R., Paller, K. A., & Fernandez, G. (2012). Memory stabilization with targeted reactivation during human slow-wave sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(26), 10575-10580. doi: 10.1073/pnas.1201072109
- Van Dongen, H. P., Maislin, G., Mullington, J. M., & Dinges, D. F. (2003). The cumulative cost of additional wakefulness: dose-response effects on neurobehavioral functions and sleep physiology from chronic sleep restriction and total sleep deprivation. *Sleep*, 26(2), 117-126.

- Van Ormer, E. B. (1932). Retention after intervals of sleep and waking. *Archives of Psychology, 21*, 1-49.
- Van Petten, C., Senkfor, A. J., & Newberg, W. M. (2000). Memory for drawings in locations: spatial source memory and event-related potentials. *Psychophysiology, 37*(4), 551-564.
- Van Stegeren, A. H., Everaerd, W., Cahill, L., McGaugh, J. L., & Gooren, L. J. (1998). Memory for emotional events: differential effects of centrally versus peripherally acting beta-blocking agents. *Psychopharmacology, 138*(3-4), 305-310.
- Van Stegeren, A. H., Goekoop, R., Everaerd, W., Scheltens, P., Barkhof, F., Kuijer, J. P., & Rombouts, S. A. (2005). Noradrenaline mediates amygdala activation in men and women during encoding of emotional material. *NeuroImage, 24*(3), 898-909. doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.09.011
- Voderholzer, U., Piosczyk, H., Holz, J., Landmann, N., Feige, B., Loessl, B., . . . Nissen, C. (2011). Sleep restriction over several days does not affect long-term recall of declarative and procedural memories in adolescents. *Sleep Medicine, 12*(2), 170-178.
- Wagner, A. D., Schacter, D. L., Rotte, M., Koutstaal, W., Maril, A., Dale, A. M., . . . Buckner, R. L. (1998). Building memories: remembering and forgetting of verbal experiences as predicted by brain activity. *Science, 281*(5380), 1188-1191.
- Wagner, U. (2004). *Schlaf-assoziierte Konsolidierungs- und Restrukturierungsprozesse in der emotionalen und kognitiven Gedächtnisbildung*. Lübeck: Institut für Neuroendokrinologie.

Wagner, U., Gais, S., & Born, J. (2001). Emotional memory formation is enhanced across sleep intervals with high amounts of rapid eye movement sleep.

Learning & Memory, 8(2), 112-119. doi: 10.1101/lm.36801

Wagner, U., Gais, S., Haider, H., Verleger, R., & Born, J. (2004). Sleep inspires insight. *Nature*, 427(6972), 352-355. doi: 10.1038/nature02223

Wagner, U., Hallschmid, M., Rasch, B., & Born, J. (2006). Brief sleep after learning keeps emotional memories alive for years. *Biological Psychiatry*, 60(7), 788-790. doi: 10.1016/j.biopsych.2006.03.061

Wagner, U., Kashyap, N., Diekelmann, S., & Born, J. (2007). The impact of post-learning sleep vs. wakefulness on recognition memory for faces with different facial expressions. *Neurobiology of Learning & Memory*, 87(4), 679-687. doi: 10.1016/j.nlm.2007.01.004

Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2002). Practice with sleep makes perfect: sleep-dependent motor skill learning. *Neuron*, 35(1), 205-211.

Walker, M. P., Brakefield, T., Seidman, J., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Sleep and the time course of motor skill learning. *Learning & Memory*, 10(4), 275-284. doi: 10.1101/lm.58503

Walker, M. P., & Stickgold, R. (2004). Sleep-dependent learning and memory consolidation. *Neuron*, 44(1), 121-133. doi: 10.1016/j.neuron.2004.08.031

Walker, M. P., & Stickgold, R. (2006). Sleep, memory, and plasticity. *Annual Review of Psychology*, 57, 139-166. doi: 10.1146/annurev.psych.56.091103.070307

Walker, M. P., & Stickgold, R. (2010). Overnight alchemy: sleep-dependent memory evolution. *Nature Reviews Neuroscience* 11(3), 218; author reply 218. doi: 10.1038/nrn2762-c1

- Wamsley, E. J., Tucker, M. A., Payne, J. D., & Stickgold, R. (2010). A brief nap is beneficial for human route-learning: The role of navigation experience and EEG spectral power. *Learning & Memory*, 17(7), 332-336. doi: 10.1101/lm.1828310
- Wegner, D. M., & Erber, R. (1992). The hyperaccessibility of suppressed thoughts. *Journal of Personality and Social Psychology*, 63(6), 903-912.
- Wenzlaff, R. M., & Bates, D. E. (2000). The relative efficacy of concentration and suppression strategies of mental control. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 26, 1200-1212.
- Wilhelm, I., Diekelmann, S., Molzow, I., Ayoub, A., Molle, M., & Born, J. (2011). Sleep selectively enhances memory expected to be of future relevance. *Journal of Neuroscience*, 31(5), 1563-1569. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3575-10.2011
- Wilhelm, I., Wagner, U., & Born, J. (2011). Opposite effects of cortisol on consolidation of temporal sequence memory during waking and sleep. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(12), 3703-3712. doi: 10.1162/jocn_a_00093
- Wilson, J. K., Baran, B., Pace-Schott, E. F., Ivry, R. B., & Spencer, R. M. (2012). Sleep modulates word-pair learning but not motor sequence learning in healthy older adults. *Neurobiology of Aging*, 33(5), 991-1000. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2011.06.029
- Wilson, M. A., & McNaughton, B. L. (1994). Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265(5172), 676-679.
- Winocur, G., Moscovitch, M., & Sekeres, M. (2007). Memory consolidation or transformation: context manipulation and hippocampal representations of memory. *Nature Neuroscience*, 10(5), 555-557. doi: 10.1038/nn1880
- Wixted, J. T. (2004). The psychology and neuroscience of forgetting. *Annual Review of Psychology*, 55, 235-269. doi: 10.1146/annurev.psych.55.090902.141555

- Wood, C., & Hokanson, J. (1965). Effects of induced muscular tension on performance and the inverted-U function. *Journal of Personality and Social Psychology, 1*, 506-510.
- Woodward, A.E. , Bjork, R.A. , & Jongeward, R.H. (1973). Recall and recognition as a function of primary rehearsal. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior, 12*, 608-617.
- Yaggi, H. K., Araujo, A. B., & McKinlay, J. B. (2006). Sleep duration as a risk factor for the development of type 2 diabetes. *Diabetes Care, 29*(3), 657-661.
- Yaroush, R., Sullivan, M. J., & Ekstrand, B. R. (1971). Effect of sleep on memory. II. Differential effect of the first and second half of the night. *Journal of Experimental Psychology, 88*(3), 361-366.
- Yerkes, R.M., & Dodson, J.D. (1908). The relation of strength of stimulus to rapidity of habit-formation. *Journal of Comparative Neurology and Psychology, 18*, 459-482.
- Yordanova, J., Kolev, V., Verleger, R., Bataghva, Z., Born, J., & Wagner, U. (2008). Shifting from implicit to explicit knowledge: different roles of early- and late-night sleep. *Learning & Memory, 15*(7), 508-515. doi: 10.1101/lm.897908

9 Danksagung

Ich möchte mich bei meinem Betreuer Steffen für die letzten vier Jahre für die intensive Weiterbildung im wissenschaftlichen Arbeiten, sowie für die Unterstützung meiner Studienwünsche, für seine Zeit und Geduld (v. a. in MATLAB), für den Glauben in mich, als auch für seine generelle Großzügigkeit bedanken.

Des Weiteren möchte ich mich bei Hermann Müller und Kristina Hennig-Fast dafür bedanken, dass sie sich als Zweitgutachter bzw. Drittprüfer bereiterklärt haben.

Bei Moni möchte ich mich für die wissenschaftlichen Diskussionen, sowie für ihre Hilfsbereitschaft bedanken.

Lisa und Hermann, herzlichen Dank für die hilfreichen Kommentare.

Bei Anne, Conny und Corinna, welche bei uns im Labor wissenschaftliche Arbeiten verfasst haben, möchte ich mich für ihr Engagement bei den Projekten, sowie für ihren Humor bedanken.

Des Weiteren gebührt unseren Hilfskräften Anna und Alessa Dank, ohne die der ganze Betrieb sicherlich langsamer und weniger fröhlich verlaufen wäre.

Melanie und Jakob, meinen Wegbegleitern, möchte ich für viele schöne gemeinsame Stunden, sowie für die gegenseitige Hilfe danken.

Frau Matsche, Herrn Gilbers und Frau Jacobson möchte ich für ihre Zuverlässigkeit und ihr freundliches Wesen danken.

Meiner Freundin Iris, Danke für die vielen schönen Mensagänge oder Picknicks verbunden mit tiefen persönlichen Gesprächen und natürlich Danke für deine EEG Kompetenz.

Meinem Freund Michi, der mich und meine Launen in den letzten Monaten bestens gemeistert hat, mir immer zur Seite stand, mich immer wieder motiviert und mich in technischen Angelegenheiten unterstützt hat, vielen lieben Dank!

Meinen Eltern gebührt Dank, da sie mein Studium finanziert haben und mir damit die Promotion erst ermöglicht haben. Besonders möchte ich mich bei ihnen bedanken, da sie den Glauben in mich nie verloren und mir zu allen Zeiten meines Zweifels den Rücken gestärkt haben.

Kira danke für dein Mitfeiern und Mitfeiern!

Meiner besonderen Freundin Nina möchte ich herzlichst für den Egoputsch danken, sowie für ihre strategische Hilfe. Yes I can!

10 Lebenslauf

Name: **Annedore Pawlizki**

Adresse: Ohlmüllerstraße 7
81541 München
Tel: +49 151 21687409
pawlizki@psy.lmu.de

Geburtsdatum: 16. September 1984

Nationalität: Deutsch

Ausbildung

seit März 2009

Ludwig-Maximilians-Universität München

Promotion am Lehrstuhl der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie

Thema: "Spezifikation des deklarativen Schlafeffekts und Signaturen von deklarativem Gedächtnis im Elektroenzephalogramm"

November - Dezember 2008

Ludwig-Maximilians-Universität München

Wissenschaftliche Hilfskraft der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie

März 2007 - Dezember 2008

Universität Salzburg

Hauptstudium der Psychologie

Schwerpunkt Neuropsychologie und Entwicklungsstörungen

Abschlussnote: "sehr gut"

Thema der Diplomarbeit: "Non-pharmakologische Intervention bei primären Insomnikern via Neurofeedback", Note "sehr gut"

September 2006 - Februar 2007

Universitat Autonoma in Bellaterra (Barcelona, Spanien)

Auslandssemester

Oktober 2004-August 2006

Universität Salzburg

Grundstudium der Psychologie

Zwischenzeugnis "sehr gut"

Wissenschaftliche Weiterbildung

20 – 23.07. 2012

Symposium der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München in Holzhausen, Ammersee

14 – 18.07.2012

8te FENS "The Federation of European Neuroscience Societies" in Barcelona, Spanien

06 – 07.10.2011

6ter internationaler Workshop "Sleep: a window to the world of wakefulness" am Institut für Neurophysiologie, Moskau, Russland

24 – 26.06. 2011

Symposium der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München Holzhausen, Ammersee

2007 - 2010

Schlafforschung und Schlaftrainingsprogram der Europäischen Schlafforschungsgesellschaft (ESRS)

- theoretisches Training in Schlafforschung und Schlafmedizin mit Schlaf und Gedächtnisforschung in Bertinoro (1 Woche),
- praktisches Training in Montpellier am Gui de Chauliac de Montpellier (1 Woche)
- Abschlussssymposium in Seeon (2 Tage)

23 - 24.10.10

"The Brain Basis of Conscious States", Workshop von Allan Hobson am Max Planck Institut für Psychiatrie, München

01 – 03.12.10

"Plasticity across systems – linking neuronal, immune and metabolic memory" am Department der Neuroendokrinologie, Universität Lübeck

11 - 13.06.09

35. Kongress der Arbeitstagung Psychophysiologie und Methodik (APM), Leipzig

Poster

Pawlizki, A. & Gais, S. (2012). Early left prefrontal and temporal-occipital components predict successful source memory. Dieses Poster wurde bei der Federation of European Neurosciences (FENS), in Spanien, Barcelona vom 14 bis 18 Juli 2012, sowie beim Symposium der Allgemeinen und Experimentellen Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München in Holzhausen, Ammersee vom 20 bis 23 Juli 2012 präsentiert.

Pawlizki, A. & Gais, S. (2011). The role of sleep in declarative memory consolidation. Dieses Poster wurde bei dem 6ten internationalen Workshop "Sleep: a window to the world of wakefulness", in Moskau, Russland vom 6 bis 7 Oktober 2011 präsentiert.

Schabus, M., Hoedlmoser, K., Griessenberger, H., Heib, D., **Pawlizki, A.**, & Klimesch, W. (2011). Instrumental conditioning of 12-15Hz brain oscillations enhances EEG frequencies and sleep quality. Dieses Poster wurde bei dem 17ten jährlichen Treffen der Human Brain Mapping (HBM) Organisation in Quebec, Kanada, vom 26 bis 30 Juni 2011, präsentiert.

