Aus der Klinik für Neurologie der Universität zu Lübeck
Direktor: Prof. Dr. Thomas F. Münte

Lernen im Schlaf?

Die Änderung einer visuo-motorischen Fähigkeit zwischen dem Ende des Übens und dem erneuten Ausführen nach einer Zeit des Nichtstuns

Inauguraldissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Universität zu Lübeck
- Sektion Medizin -

Vorgelegt von Jens Rodeck
aus Hannover

Lübeck, den 28. Januar 2019

UNIVERSITÄT ZU LÜBECK

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

2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. med. Jan Philipp Klein

Tag der mündlichen Prüfung: 19.08.2019

Zum Druck genehmigt. Lübeck, den 19.08.2019

-Promotionskomission der Sektion Medizin-

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung **5**
1.1 Gedächtnis . . . 5
1.1.1 Definition . . . 5
1.1.2 Konsolidierung . . . 6
1.1.3 Rekonsolidierung . . . 8
1.1.4 Neuroanatomische Grundlagen . . . 9
1.2 Schlaf . . . 9
1.2.1 Grundlagen . . . 9
1.2.2 Schlafphasen . . . 10
1.2.3 Konsolidierung im Schlaf . . . 11
1.3 Lernen . . . 14
1.3.1 Hemisphären . . . 14
1.3.2 Implizites Lernen und explizites Wissen . . . 14
1.4 Ereignisbezogene EEG-Potentiale . . . 16
1.4.1 Das N1- und P3-Potential . . . 16
1.5 Wissenschaftliche Fragestellung . . . 18

2 Material und Methoden **20**
2.1 Versuchspersonen . . . 20
2.1.1 Tag-Probanden . . . 21
2.1.2 Nacht-Probanden . . . 22
2.2 Versuchsaufbau . . . 23
2.2.1 Eye-Tracking . . . 25
2.2.2 Versuchs-EEG . . . 26
2.2.3 Schlaf-EEG . . . 28
2.3 Datenverarbeitung . . . 29
2.4 Datenanalyse . . . 29

3 Ergebnisse **32**
3.1 Reaktionszeiten . . . 32
3.2 Fehlerrate . . . 33
3.3 N1-P1 Amplituden . . . 37
3.4 N1-Latenzen . . . 41
3.5 P3-Amplituden . . . 45
3.6 vEOG und hEOG . . . 50
3.7 Explizites Wissen . . . 53

4 Diskussion **56**
4.1 Lernen im Schlaf? . . . 58
4.2 Ereignisbezogene Potentiale . . . 59

5 Zusammenfassung **61**

6 Anhang **63**

7 Literaturverzeichnis **69**

8 Abkürzungsverzeichnis **79**

9 Danksagung **80**

10 Lebenslauf **81**

1 Einleitung

Diese Arbeit behandelt das Thema „Die Änderung einer visuo-motorischen Fähigkeit zwischen dem Ende des Übens und dem erneuten Ausführen nach einer Zeit des Nichtstuns“. Die zentrale Frage ist die Rolle des Schlafes für die Gedächtniskonsolidierung unter Berücksichtigung hemisphärenspezifischen Lernens. Daher werden im folgenden grundlegend die Themen Gedächtnis, Schlaf, Lernen und EEG-Potentiale beschrieben. Anschließend erfolgt am Ende der Einleitung die wissenschaftliche Fragestellung dieser Arbeit.

1.1 Gedächtnis

1.1.1 Definition

Gedächtnis ist die Fähigkeit Informationen aufzunehmen, zu speichern und wiederzugeben. Es ist eine alltägliche, selbstverständliche Fähigkeit, deren Notwendigkeit uns meist erst bei einer Beeinträchtigung bewusst wird. Ohne Erinnerungen würde unser Leben nur aus Augenblicken bestehen. Die Fähigkeit, Informationen aus unserer Umwelt aufzunehmen und zu speichern, ist für das Überleben essenziell. Der Erwerb von neuen Fähigkeiten und Fertigkeiten basiert auf Gedächtnis. Ohne Fähigkeit zur Gedächtnisbildung fehlt eine Grundvoraussetzung zur Anpassung an unsere Umwelt. Die weitere Entwicklung zu einer immer älter werdenden Gesellschaft mit einer deutlichen Zunahme an Demenzerkrankungen mit zunehmendem Gedächtnisverlust zeigt die Aktualität der neuropsychologischen Erforschung von Gedächtnisprozessen. Verlieren wir die Fähigkeit, Informationen in unserem Gedächtnis zu speichern, bedeutet dies eine massive Einschränkung der Teilnahme an gesellschaftlichen und sozialen Prozessen. Das Gedächtnis ist Spiegel einer Komplexität, bestehend aus sich ständig verändernden und anpassenden synaptischen Verbindungen in multiplen neuronalen Netzwerken. Diese neurobiologischen Eigenschaften bilden die Grundlage für Gedächtnisprozesse [1]. Nach heutigem Kenntnisstand ist das Gehirn keine Festplatte, auf der Informationen unverändert abgelegt werden und jederzeit wieder abgerufen werden können. Vielmehr formen sich Gedächtnisprozesse aus Interaktionen von vielen verschiedenen Gehirnregionen untereinander [2].

Es gibt verschiedene Klassifizierungen von Gedächtnis. Zeitlich lässt sich das Gedächtnis in ein Kurzzeit- und ein Langzeitgedächtnis trennen. Das Kurzzeitgedächtnis wird durch Zeit und Fassungsvermögen begrenzt [3] [4]. Das Langzeitgedächtnis ist zeitlich unbestimmt mit einer nicht messbaren Kapazität [2]. Der Mensch kann bestimmte Informationen ein Leben lang speichern.

Das Langzeitgedächtnis kann man weiterhin in ein deklaratives und in ein prozedurales Gedächtnis trennen [5]. Deklarativ sind alle bewusst replizierbaren Erinnerungen an Ereignisse und Sachverhalte. Prozedurale Erinnerungen beinhalten vor allem das Lernen von Bewegungsabläufen.

Erste Hinweise für diese Aufteilung erarbeiteten Cohen und Squire. Patienten mit Amnesie verbesserten sich in prozeduralen Lernaufgaben, z.B. im Spiegelzeichnen. In deklarativen Aufgaben verbesserten sich die Patienten dagegen nicht [6].

Im Allgemeinen wird das deklarative Gedächtnis als explizites Wissen interpretiert [5]. Es beschreibt die Fähigkeit, sich der gelernten Informationen bewusst zu sein und diese wiedergeben zu können. Es wird zwischen semantischen und episodischen Erinnerungen unterschieden. Episodische Erinnerungen beinhalten persönliche Situationen und Tatsachen (z.B. meine Erinnerungen an das Humanmedizinstudium in Lübeck). Semantische Erinnerungen beschreiben personenunabhängiges, generelles Wissen über Fakten und Aspekte über die Welt (z.B. in Lübeck kann man Medizin studieren). Prozedurales Gedächtnis wird meist als implizite Erinnerungen, also als Lernen ohne Bewusstwerdung, beschrieben [7]. Dies sind motorische Prozesse, wie Fahrrad fahren oder schwimmen. Implizites Gedächtnis ist dem prozeduralem Gedächtnis allerdings nicht gleichzusetzen. Implizite Erinnerungen sind vielmehr unbewusste Gedächtnisinhalte, die nicht mit einer vorangegangenen Lernphase in Verbindung gebracht werden können.

Das Erlernen einer motorischen Fähigkeit besteht aus zwei unterschiedlichen Aspekten. Das Ziel des Kindes beim Erlernen vom Fahrradfahren ist es, die Balance zu halten. Die motorischen Ausgleichsbewegungen zur Erhaltung der Balance sind sehr komplex und bedarfsorientiert. Es gibt also innerhalb der motorischen Fähigkeit einen Unterschied zwischen dem zielorientierten (die Balance zu halten) und dem bewegungsorientierten (was muss ich wann bewegen) Lernen, welche zeitgleich erlernt werden [8] [9].

1.1.2 Konsolidierung

Wir können uns nicht an alle Dinge erinnern, die wir täglich aus unserer Umwelt aufnehmen. Zum Leidwesen vieler Menschen gehört zur Aufnahme von Wissen auch das schnelle Vergessen von Informationen. Dies liegt unter anderem an der Beeinflussung von Wissen durch neu aufgenommene Informationen. Folgt einer Informationsaufnahme nach kurzer Zeit eine erneute Erfassung von neuen Informationen, ist das Risiko, die zuerst aufgenommen Informationen zu vergessen, am größten [10].

Diese Eigenschaft untersuchte vor über 100 Jahren erstmals Georg Elias Müller [11]. Er postulierte, dass Lernen nicht sofort permanente Erinnerungen produziert. Müller ließ Probanden verschiedene Lernaufgaben in unterschiedlichen zeitlichen Abständen zwischen den Aufgaben bearbeiten. Wenn die Probanden nach Abschluss einer Lernaufgabe sofort eine andere Aufgabe lernen sollten, interferierten die Informationen aus der zweiten Aufgabe mit denen aus der ersten. Sie wurden offenbar überlagert und nicht weiter vertieft. Müller schlussfolgerte daraus,

dass neu aufgenommene Informationen im Rahmen einer Offline-Konsolidierung erst stabilisiert werden müssen, um permanentes Gedächtnis zu bilden.

Daraus ergibt sich eine zentrale Fragestellung in der Gedächtnisforschung. Wie kann das Gehirn neu erlernte Informationen abspeichern ohne alte Erinnerungen zu überschreiben? Dieses Problem wird in der Informatik als sog. „Stability-Plasticity Dilemma“ klassifiziert [12]. Eine theoretische Erklärung für dieses Problem bietet das sogenannte „Two-Stage-Model“ [13]. Laut dem Two-Stage-Model gibt es zwei verschiedene Systeme der Gedächtnisverarbeitung. Das eine System verarbeitet Informationen sehr schnell, kann sie aber nur temporär speichern. Das andere lernt neue Informationen mit einem viel langsameren Tempo, speichert diese aber umso länger ab und stellt somit das Langzeitgedächtnis dar. Es vergisst langsamer und überschreibt altes Wissen nicht. Neue Informationen werden zunächst in beiden Systemen parallel aufgenommen und verarbeitet. Im Zuge der Gedächtniskonsolidierung werden die aus dem temporären System verarbeiteten Informationen wiederholt reaktiviert. Diese Reaktivierung von Gedächtnis des temporären Systems scheint zu qualitativen und quantitativen Veränderungen der Informationen zu führen. Durch die Wiederholung dieser Gedächtnisinhalte scheint das Langzeitgedächtnis diese Informationen zu adaptieren und abzuspeichern. In diesem Schritt könnte es auch zu einem endgültigem Löschen von irrelevanten Informationen kommen [14] (siehe auch Kapitel 1.1.3).

Aus diesem Modell der zwei Systeme ergeben sich vier relevante Eigenschaften der Gedächtniskonsolidierung:

1. Es findet eine Reaktivierung von Gedächtnis statt.
2. Die Konsolidierung von Gedächtnis führt zu qualitativen und quantitativen Veränderungen.
3. Die Konsolidierung ist selektiv.
4. Da sowohl das temporäre als auch das Langzeit-System Informationen nicht nur konsolidieren, sondern auch aufnehmen, könnte es zu einer gegenseitigen Beeinflussung im Rahmen der Konsolidierung kommen.

E. M. Robertson trennt die Verarbeitung von aufgenommenen Informationen im Rahmen der Konsolidierung in qualitative und quantitative Veränderungen [9]. Qualitative Konsolidierung ist das Bewusstwerden einer deklarativen Information, also z.B. die bewussten Erinnerungen an wichtige Ereignisse oder Fakten. Als quantitative Veränderungen werden eine Verbesserung oder eine Stabilisierung von Fähigkeiten insbesondere bei prozeduralen Gedächtnisprozessen bezeichnet.

Ein klassisches Beispiel für eine Verbesserung von prozeduralem Gedächtnis ist eine Verkürzung von Reaktionszeiten eines Probanden auf eine festgelegte Reizreihenfolge [15] [8]. Ein in der Literatur häufig verwendeter Versuchsaufbau ist die Serial Reaction Time Task (SRTT). Aufgabe der Probanden ist es auf einen visuellen Reiz, z.B. Darbietung einer Zahl auf einem Bildschirm, so schnell es geht durch Drücken einer Computertaste zu antworten. Jeder Zahl ist dabei eine Computertaste fest zugeordnet. Die Finger des Probanden sind auf je eine Taste festgelegt, d.h. dass auf jeden Reiz durch Drücken einer vorher festgelegten Taste mit einem

zugeordneten Finger geantwortet werden muss. Das Experiment besteht aus zwei Durchgängen. Im ersten Durchgang ist die Reizreihenfolge zu Beginn des Experiments zufällig. Im Verlauf wiederholen sich die Reize aber in einer durch den Untersucher vorher festgelegten Reihenfolge, welche den Probanden nicht bekannt ist. Diese Blöcke mit jeweils zufälliger und regelhafter Reizreihenfolge wechseln sich ab. Nach einer Pause, also nach einer Offline-Konsolidierung, findet dann ein zweiter Durchgang statt. Hier muss der Proband wieder Blöcke mit zufälliger und regelhafter Reizreihenfolge bearbeiten. Eine Konsolidierung zeigt sich dann in einer Verkürzung der Reaktionszeiten des Probanden während der regelhaften Reihenfolge im Unterschied zu den zufälligen Folgen. Das Gehirn scheint folglich auch in Lernpausen weiter zu lernen. Das Modell der sogenannten Serial-Reaction-Time-Task wurde auch in der vorliegenden Versuchsreihe benutzt (siehe Kapitel 1.3.2 und 2).

Offline-Konsolidierung findet sowohl im Schlaf als auch im Wachzustand statt [16] [8]. Es scheint jedoch, abhängig von der zu verarbeitenden Information (deklarativ, prozedural), Unterschiede in der Konsolidierung zu geben. Sowohl der Konsolidierungszeitpunkt (siehe 1.2.3) als auch die beteiligten neuroanatomischen Strukturen spielen dabei eine große Rolle [9] (siehe 1.1.4).

1.1.3 Rekonsolidierung

Konsolidierung ist eine Stabilisierung von Gedächtnis, also die Herstellung einer reduzierten Beeinflussbarkeit durch andere Gedächtnisprozesse oder die Verbesserung einer Fähigkeit [16]. Sie ist ein Teilprozess der Gedächtnisbildung. Die frühen Konsolidierungstheorien gingen von einem einmaligen Konsolidierungsprozess für jede Erinnerung aus, der Gedächtnisinhalte für unbestimmte Zeit fest in unseren Erinnerungen verankern sollte. 1968 fanden Misanin et al. und Schneider und Sherman erste Evidenzen, die diese Theorie anzweifeln [17] [18]. Sie konnten experimentell durch Elektroschocks zuvor konditioniertes Gedächtnis von Ratten sowohl temporär als auch permanent löschen. Ihnen gelang es, durch Darbietung des konditionierten Reizes das zuvor konditionierte Gedächtnis wieder in einen instabilen, beeinflussbaren Zustand zu bringen.

Weitere Untersuchungen unterstützten diese Thesen. Konsolidiertes Gedächtnis kann reaktiviert werden und scheint in diesem Zustand auch wie neu aufgenommene, noch nicht konsolidierte Informationen beeinfluss- und veränderbar zu sein [19]. Experimentell konnten sowohl mit invasiven als auch mit non-invasiven Methoden alte Gedächtnisinhalte nach ihrer Reaktivierung verändert bzw. gelöscht werden [20] [21] [22] [23] [24] [25].

Eine Rekonsolidierung konnte experimentell nicht immer nachgewiesen werden. Dies führte zu der Theorie, dass für eine Reaktivierung von Gedächtnis gewisse Rahmenbedingungen erfüllt sein müssen [26].

Genauere Erkenntnisse über den Zusammenhang und das Zusammenspiel von Konsolidierung und Rekonsolidierung bleiben abzuwarten. Es scheint allerdings eine enge Vernetzung dieser beiden Mechanismen zu geben.

Mehrere Autoren sehen die Konsolidierung mittlerweile als immer fortwährenden Prozess an [27]. Die Rekonsolidierung könnte diesen Prozess unterstützen. McKenzie und Eichenbaum (2011) sehen die Konsolidierung als Teil einer niemals endenden Rekonsolidierung an und setzen beide Prozesse miteinander gleich:

> „Konsolidierung ist Rekonsolidierung“

[28].

1.1.4 Neuroanatomische Grundlagen

Der Hippocampus mit seinen umgebenden medio-temporalen Gebieten spielt eine zentrale Rolle in der Konsolidierung von Gedächtnis. Obwohl lange Zeit nur mit der Verarbeitung von deklarativem Gedächtnis in Verbindung gebracht ([29] [30]), scheint der hippocampale Komplex unabhängig von der explizit/impliziten Charakterisierung von Gedächtnis zu arbeiten [31] [32]. Der Hippocampus scheint zunächst ein temporärer Zwischenspeicher zu sein. Hier findet eine Selektierung von Informationen statt. Er wird im Rahmen einer Konsolidierung und beim Abrufen von Erinnerungen aktiv [33]. Information aus dem Hippocampus werden über medio-temporale Anteile im Kortex verarbeitet.

Kortikale Anteile sind an der Speicherung des Langzeitgedächtnisses beteiligt. Konsolidierte Erinnerungen werden hier abgespeichert und können unabhängig vom Hippocampus aktiviert werden [34].

Prozedurales Gedächtnis basiert auf den dynamischen Interaktionen zwischen kortikalen Arealen, dem Striatum und dem Kleinhirn [2] [35]. Der primäre Motorcortex scheint insbesondere bei bewegungsorientierten Lernprozessen aktiviert zu werden [36] [37] [38]. Bei der Konsolidierung von zielorientierten Gedächtnisprozessen finden sich vor allem Oszillationen im EEG mit langsamer Frequenz in inferior-parietalen und dorsolateral-präfrontalen Hirnrinden [9]. Allerdings ist das Erlernen von motorischem Gedächtnis nicht auf den primären Motorkortex beschränkt [38].

1.2 Schlaf

1.2.1 Grundlagen

Schlaf ist durch eine Reduktion sowohl des somatischen als auch des vegetativen Nervensystems gekennzeichnet. Wir empfinden Schlaf als einen Zustand der Ruhe und Entspannung. Im Schlaf ist man durch äußere Einflüsse weniger beeinflussbar. Das sicherlich markanteste Merkmal des Schlafes ist der Verlust der Verhaltenssteuerung und des Bewusstseins [12]. Siegel (2009) definiert den Schlaf unter physiologischen Gesichtspunkten als Zustand reduzierter Ansprechbarkeit, motorischer Aktivität und metabolischer Vorgänge [39].

Diese Eigenschaften scheinen von immenser Bedeutsamkeit zu sein. Es gibt zahlreiche Evidenzen für einen positiven Effekt von Schlaf auf die Gesundheit des Menschen [40]. Analog wurden gravierende Folgen des Schlafentzugs beschrieben. Die American Academy of Sleep Medicine und die Sleep Research Society verdeutlichen die Bedeutsamkeit des Schlafes für die Gesundheit des Menschen:

> "Sleep deficiency contributes to the risk for several of modern societies medical epidemics, including cardiovascular disease, diabetes, obesity, and cancer"

[41].

Gesunder Schlaf ist nicht nur von individuellem, sondern auch von volkswirtschaftlichem Interesse.

1.2.2 Schlafphasen

Schlaf ist allerdings kein homogener, primär durch Verlust gekennzeichneter Ruhezustand. Mit dem Schließen der Augen und dem Beginn des Schlafens beginnt bei Vögeln und Säugetieren ein periodischer Ablauf von verschiedenen Schlafphasen, die durch spezifische Veränderungen im Elektroenzephalogramm gekennzeichnet sind [42]. Es gibt zwei Arten von Schlaf, NREM (non-rapid-eye-movement) und REM (rapid-eye-movement) Schlaf. Nach Rechtschaffen und Kales (1968) gliedert sich der NREM-Schlaf in 4 weitere der Schlaftiefe entsprechenden Schlafphasen (S1 bis S4). Ein Zyklus aus REM und NREM-Schlaf dauert 90 Minuten. Diese Zeitspanne verändert sich während des Schlafens nicht. Das Verhältnis der einzelnen Schlafphasen innerhalb eines Schlafzyklusses verlagert sich hingegen. Im frühen Schlafstadium dominieren neben der häufigsten leichten Schlafphase S2 die Schlafphasen S3 und S4. Im Verlauf findet dann neben der leichten Schlafphase S2 vermehrt REM-Schlaf statt. Die einzelnen Schlafphasen werden in einem Hypnogramm (siehe Abbildung 1.1) dargestellt. Nach dem Standard der American Academy of Sleep Medicine (2007) werden die Schlafphasen S1 - S4 zu drei Schlafphasen N1 - N3 zusammengefasst [43]. Die Tiefschlafphasen S3 und S4 werden als Stufe N3 definiert [44].

Je tiefer der Schlaf, umso langsamer wird die Frequenz der Oszillationen im Elektroenzephalogramm. Spezifische EEG-Muster charakterisieren die einzelnen Schlafphasen. Kennzeichnend für die NREM-Phase S2 sind sogenannte K-Komplexe (lange, spitzzackige Wellen im EEG) und Schlafspindeln (synchronisierte Ausschläge von 12- 14 Hz im EEG). In Phase S3 und S4 finden sich niedrigfrequente Schwingungen, sog. Slow-Waves, in einem Frequenzbereich von ca. 0.8 Hz. Aufgrund dieses Merkmals werden die Tiefschlafphasen S3 und S4 auch als Slow-Wave-Sleep zusammengefasst [42]

Im EEG ähnelt der REM-Schlaf dem Wachheitszustand. Es finden sich hochfrequente ($\geq$ 15 Hz), nicht synchrone Aktivitäten. Im EOG und EMG zeigen sich schnelle Augenbewegungen und ein erniedrigter Muskeltonus [45].

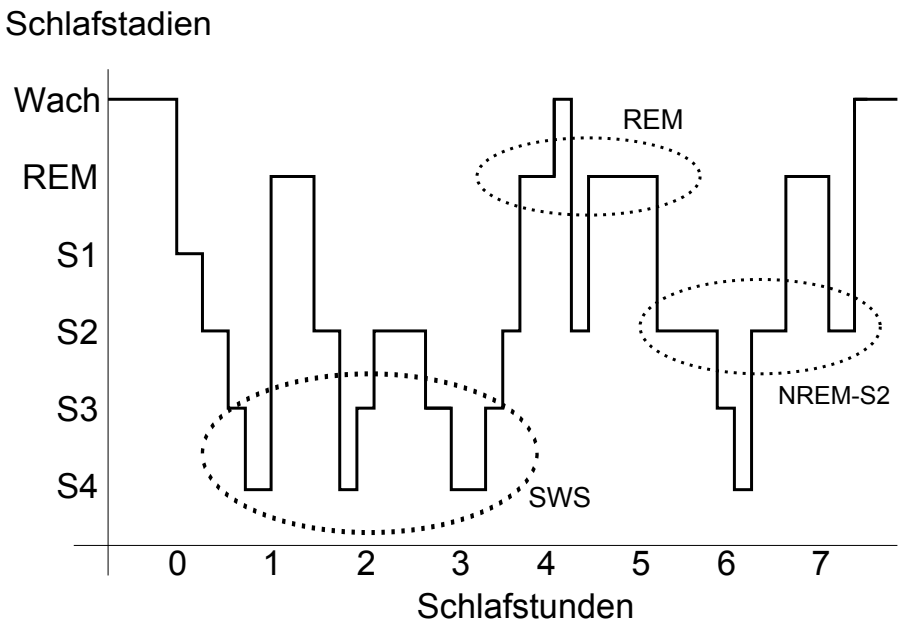


Abbildung 1.1: Darstellung eines Schlafprofils in einem idealisiertem Hypnogramm nach Rechtschaffen und Kales (1968)

1.2.3 Konsolidierung im Schlaf

Die Vorstellung, dass sich die beiden Systeme des Two-Stage-Modells (siehe 1.1.2) sowohl von äußeren Einflüssen als auch untereinander beeinflussen könnten, prädestiniert den Schlaf geradezu für einen optimalen Zeitpunkt der Gedächtniskonsolidierung. Schlaf ist nicht nur der periodische Ablauf von verschiedenen Phasen, sondern scheint auch ein Zustand der Gedächtniskonsolidierung zu sein. Durch die fehlende Beeinflussbarkeit von neuen Informationen ist eine Grundlage zur Konsolidierung geschaffen. In den letzten 2 Jahrzehnten wurden zahlreiche Hinweise für einen positiven Effekt von Schlaf auf die Gedächtnisbildung gefunden; Schlaf fördert die Bildung von Gedächtnis [14] [46] [12] [47] [48].

Es gibt hinreichende Evidenzen, dass Schlaf nach einer Lernaufgabe sowohl zu verbessertem deklarativen als auch prozeduralem Gedächtnis führt [49] [50] [51] [52]. Als Verbesserung wird zum einen eine Stabilisierung von Gedächtnis, also eine reduzierte Beeinflussbarkeit des Gedächtnisses, zum anderen eine Verbesserung einer Leistung, z.B. schnellere Reaktionszeiten in einer Lernaufgabe, gewertet [12] [53]. Stabilisierende und zu einer Verbesserung führende Effekte von Schlaf wurden sowohl für deklaratives als auch prozedurales Gedächtnis gefunden [53] [51] [54] [8] [50].

Generell scheint Schlaf auch bei kurzer Dauer positiv auf die Gedächtniskonsolidierung zu wirken [55], entsprechende Effekte wurden bei einer Schlafdauer von 6 Minuten bis zu 8 Stunden gefunden [51] [52] [56] [57].

Im Schlaf findet aktive Konsolidierung statt. In bildgebenden Verfahren, wie der Positronen-Emissions-Tomographie und der funktionellen cerebralen Magnetresonanztomographie (fMRT), zeigten die während einer Lernaufgabe aktivierten Areale auch im Schlaf erhöhte Aktivität [58]

[59]. Gedächtnis wird im Rahmen dieser Aktivitäten nicht nur „stabiler“, sondern auch qualitativ verändert [60].

Die in Kapitel 1.1.2 besprochen 4 Eigenschaften der Gedächtniskonsolidierung auf Grundlage des „Two Stage Model“ konnten durch zahlreiche Studien in enge Beziehung mit Schlaf gebracht werden. Schlaf scheint zwar die Konsolidierung zu unterstützen, es werden aber nicht alle neu aufgenommenen Informationen konsolidiert. Einige Informationen werden konsolidiert und in ein Langzeitgedächtnis transformiert, während andere Informationen gelöscht, also vergessen werden. Die Konsolidierung im Schlaf ist selektiv. Talamini et al. (2008) sprechen in diesem Zusammenhang von einem konkurrenzbetontem System [60]. Es werden nicht alle neu gelernten Informationen im Schlaf konsolidiert. Viel mehr scheinen sich nur die Informationen durchzusetzen, die subjektiv für das Individuum relevanter sind. Je „stärker“ die Informationen vor dem Schlaf sind, umso stärker werden sie konsolidiert [61]. Wie in Kapitel 1.1.2 bereits erwähnt, ist Konsolidierung ein komplexer Prozess und von vielen unterschiedlichen Parametern abhängig. Dies gilt auch für Offline-Konsolidierung während des Schlafens. Insbesondere der Effekt von Schlaf auf motorisches Lernen ist umstritten (siehe 1.3.2).

Reaktivierung von Gedächtnisinhalten

Die Reaktivierung von neu aufgenommenen Gedächtnisinhalten scheint besonders im Schlaf eine große Rolle zu spielen. Erste Hinweise darauf zeigten sich durch den Vergleich von Wach- und Schlafaktivität einzelner Nervenzellen von Ratten. Es fanden sich identische Muster im Schlaf im Hippocampus, die zuvor im wachen Zustand abgeleitet werden konnten. Diese sich wiederholende spezifische neuronale Aktivität konnte zunächst nur bei den neuronalen Strukturen nachgewiesen werden, die auch im wachen Zustand diese Muster zeigten [62] [63] [64]. In weiteren Experimenten verdichteten sich Evidenzen auf eine Beteiligung vom Striatum und vom Neokortex an der Gedächtnisreaktivierung [65] [66] [67].

Rasch et al. (2007) konnten als erste experimentell belegen, dass diese Reaktivierung im Schlaf zu einer verbesserten Gedächtnisleistung führt [68]. Durch Verknüpfung von neu aufgenommen Informationen während einer Lernaufgabe mit einem Geruch konnten Rasch et al. gezielt durch erneute Vorgabe des Geruchs während des SWS-Schlafes bei den Probanden deklaratives Gedächtnis reaktivieren. Diese Reaktivierung führte zu einer Verbesserung von deklarativem Gedächtnis nach dem Schlaf. Ein ähnliches Ergebnis fanden Rudoy et al.. Sie reaktivierten Gedächtnis im Schlaf durch Verknüpfung mit einem auditiven Signal [69]. Auch hier zeigten die Probanden eine Verbesserung von Gedächtnis bei einer Abfrage der Lernaufgabe nach dem Schlafen.

Diese Reaktivierung führt zu qualitativen Veränderungen der neu aufgenommenen Informationen [70] [71]. Da reaktiviertes Gedächtnis durch äußere Einflüsse beeinflussbar ist [19], scheint die zur Rekonsolidierung notwendige Reaktivierung von Gedächtnis letztlich nur im Schlaf zu erneutem stabilem Gedächtnis zu führen [72].

Es gibt drei wichtige elektrophysiologische Phänomene, die der Konsolidierung von deklarativem Wissen zugeordnet werden. Nach einer Lernaufgabe zeigen sich erhöhte Aktivitäten von

sogenannten Slow-Wave Oszillationen im Neocortex, von Spindeln im Thalamus und von Sharp-Ripples im Hippocampus [73] [74]. Die Slow-Wave Oszillationen (siehe 1.2.2) sind Potentiale mit einer Frequenz von ca. 0.8 Hz, deren Amplituden und Synchronität im Schlaf zunehmen [75]. Diese erhöhten Aktivitäten scheinen mit der Qualität der Gedächtniskonsolidierung zu korrelieren. Jeder experimentelle Eingriff, der eine negative Beeinflussung auf diese Aktivitäten hat, führt zu einer geringeren Gedächtnisvertiefung. Eine selektive Auslöschung von hippocampalen Sharp-Ripples schränkt die Konsolidierung von neu erworbenen Informationen ein [76] [77].

Besondere Bedeutung für die Konsolidierung von Gedächtnis im Schlaf spielen die langsamen Oszillationen im Slow-Wave-Sleep. Es gibt zahlreiche Hinweise auf eine verbesserte Konsolidierung während dieser Schlafphase (siehe 1.2.3). Experimentelle Induktion von Slow-Wave Oszillationen, die kennzeichnend für den SWS sind, führen zu einer verbesserten Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis [78]. Huber et al. (2004) zeigten, dass mit der Größenzunahme der Amplituden der Slow-Wave Oszillationen die Qualität der Konsolidierung steigt [79]. Im Slow-Wave-Sleep ist die cholinerge Aktivität erniedrigt. Eine experimentelle Steigerung der cholinergen Aktivität durch Hemmung der Acetylcholinesterase führt zu eine reduzierten Konsolidierung von deklarativem Gedächtnis [80].

Die vor allem vom präfrontalen Kortex ausgehenden Slow-Wave Oszillationen synchronisieren über efferente Bahnen die thalamischen Spindeln und hippocampalen Ripples. Diese Synchronisierung scheint ein Hinweis auf einen direkten Transfer der im Hippocampus temporär gespeicherten Informationen in den Neokortex zu sein [14]. Im Schlaf findet also eine aktive Interaktion des Neokortex mit dem Hippocampus im Slow-Wave-Sleep statt [81] [82]. Reaktivierung von Gedächtnis findet allerdings nicht nur im Slow-Wave-Sleep statt (siehe 1.2.3). Zwar konnten die meisten experimentell ausgelösten Reaktivierungen nur im Slow-Wave-Sleep ausgelöst werden [68] [83], es gibt aber auch vereinzelte Nachweise von Reaktivierung im REM-Schlaf [84] [85].

Einfluss der Schlafphasen auf Gedächtniskonsolidierung

Es gibt eine Reihe widersprüchlicher Studien bei dem Versuch, einzelne Schlafphasen in Zusammenhang mit der Konsolidierung von bestimmten Gedächtnisarten (deklarativ, prozedural) zu bringen. Insgesamt verbessert Slow-Wave-Sleep sowohl deklaratives als auch prozedurales Gedächtnis [12] [86] [79] [87]. REM-Schlaf, der lange Zeit der Verarbeitung von non-deklarativem Gedächtnis zugeordnet wurde [88] [89], scheint auch deklaratives Gedächtnis zu verbessern [90]. Selbst leichter Schlaf (S2) scheint an der Konsolidierung von Gedächtnis beteiligt zu sein [91]. Entgegengesetzte Evidenz erbrachten Rasch et al. (2009): Eine pharmakologische Unterdrückung von REM-Schlaf führte zu eine Verbesserung von Gedächtnisleistungen [92]. Welche Auswirkungen speziell REM-Schlaf auf eine Gedächtniskonsolidierung hat, bleibt abzuwarten. Probanden, die Schlaf mit SWS- als auch REM-Phasen hatten, zeigten die stärksten Gedächtnisverbesserungen [87] [56]. Es scheinen weniger die einzelnen Schlafphasen als vielmehr die gesamte Abfolge von Slow-Wave-Sleep mit nachfolgenden REM-Phasen ausschlaggebend für eine optimale Gedächtniskonsolidierung zu sein [12].

1.3 Lernen

1.3.1 Hemisphären

Das hemisphärenspezifische Lernen spielte in der Planung dieses Experimentes eine wichtige Rolle. Funktionell unterscheiden sich die Hemisphären in ihren Aufgaben [93]. Es gibt unterschiedliche Hemisphärendominanzen für verschiedene Aufgaben. Rechtshänder zeigen eine dominante linke Hemisphäre für Handmotorik und Sprache. Auch hinsichtlich einer Schlafkonsolidierung wurden asymmetrische Hemisphärenaktivitäten gefunden [94]. Die genauen Unterschiede zwischen linker und rechter Hemisphäre sind Gegenstand einer anderen Dissertation und werden hier nicht vertieft. Relevant für die Auswertung (siehe Kapitel 3) in diesem Experiment war der Unterschied zwischen Hemisphärengleichheit und Hemisphärenwechsel zwischen den zwei Sitzungen (siehe Kapitel 1.5).

1.3.2 Implizites Lernen und explizites Wissen

Wie in Kapitel 1.1.1 beschrieben, kann zwischen einem impliziten, unbewussten und einem expliziten, bewussten Gedächtnis unterschieden werden.

Eine häufig benutzte Methode zum Nachweis von implizit gelernten Informationen ist die Serial-Reaction-Time-Task (SRTT), die auch in diesem Experiment benutzt worden ist (siehe Kapitel 2.2). Den Probanden wird auf einem Bildschirm ein Stimulus gezeigt, auf den sie so schnell wie möglich durch Drücken einer entsprechenden Taste reagieren sollen. Jedem Stimulus ist eine bestimmte Taste zugeordnet. Die Abfolge der Reize folgt in einigen Abschnitten des Experiments einem festgelegten Schema, welches die Probanden nicht kennen. In anderen Abschnitten erscheinen die Stimuli in einer zufälligen Reihenfolge. Die Differenzen der Reaktionszeiten zwischen der zufälligen und der festgelegten Reihenfolge dienen als Parameter für implizites Lernen. Wenn Probanden die festgelegte Reihenfolge nicht erkennen, aber in diesen Abschnitten schnellere Reaktionszeiten als in Abschnitten der zufälligen Reihenfolge zeigen, kann man von unbewussten Lernvorgängen ausgehen. Als explizites Wissen wird das verbale Wiedergeben der Reihenfolge gewertet [8].

Einige Autoren teilen die Verarbeitung von implizitem und explizitem Gedächtnis in zwei voneinander unterschiedliche Systeme ein [95]. Willingham et al. unterscheiden zwei unabhängige Systeme, in denen Informationen explizit und implizit parallel gelernt werden [96]. Unterstützung bekommt diese Theorie von Belegen, dass explizites Wissen nicht zu einer Verbesserung von implizitem Gedächtnisleistungen führt, also keine Interaktionen stattfinden [97].

Es gibt aber auch Evidenzen gegen die Theorie von zwei unabhängigen Systemen [98] [99] [48]. Brown et al. (2007) konnten die Konsolidierung von prozeduralem Gedächtnis durch deklarative Lernaufgaben blockieren [100]. Es scheint also zumindest Interaktionen zwischen implizitem und explizitem Gedächtnis zu geben. Poldrack et al. (2001) fanden Belege, dass beide Gedächtnisformen in einer Art Konkurrenz zueinander stehen und dass dieser kompetitive Austausch wichtig für den Lernprozess ist [101].

Einfluss von Schlaf auf implizite und explizite Lernprozesse

Sehr deutlich zeigt sich eine mögliche Interaktion zwischen den im Kapitel 1.1.2 beschriebenen qualitativen Veränderungen von Gedächtnisinhalten im Rahmen einer Konsolidierung. Es gibt Hinweise darauf, dass im Rahmen einer Schlafkonsolidierung impliziertes Gedächtnis zu explizitem Wissen werden kann [70] [48] [32].

Einige Arbeitsgruppen verwendeten die SRTT und lieferten Beweise dafür, dass explizite Gedächtnisinhalte im Schlaf konsolidiert werden. Ohne Schlaf konnte keine Verbesserung von explizitem Wissen festgestellt werden. Ganz im Gegenteil zu impliziten Lernprozessen. Diese wiesen vor allem eine zeitliche Komponente auf. Eine Verbesserung zeigte sich nur, wenn die Probanden eine zeitlich definierte Pause zwischen Lernaufgabe und Abfrage hatten [102]. Zusätzlich scheinen vor allem die Informationen im Schlaf konsolidiert zu werden, die subjektiv von Interesse sind. Probanden konsolidierten vor allem die Informationen im Schlaf, die sie für die Abfrage danach am relevantesten hielten [103].

Cohen et al. (2005) untersuchten als Erste die Konsolidierung von prozeduralem Gedächtnis unter strikt hand-spezifischem Lernen [8]. Als Lernaufgabe benutzten sie die Serial-Reaction-Time-Task. Alle Probanden bearbeiteten die erste SRTT-Aufgabe mit der rechten Hand. Den Probanden wurde auf einem Computerbildschirm ein Kreis gezeigt. Dieser Kreis konnte auf vier verschiedenen Positionen erscheinen. Jeder Position war eine entsprechende Taste auf einer Tastatur zugeordnet. Die Probanden sollten so schnell wie möglich auf die Position des Kreises reagieren, indem sie die entsprechende Taste drückten.

Die erste Aufgabe enthielt mehrere Testblöcke mit einer festgelegten Positionsreihenfolge und dazwischen kurze Trainingsblöcke mit einer zufälligen Abfolge. Nach einem Intervall von 12 Stunden mussten alle Probanden die zweite Aufgabe mit der linken Hand bearbeiten. Diese bestand nur aus einem Testblock. Die eine Hälfte der Probanden schlief zwischen den beiden SRTT-Aufgaben. Sie bearbeiteten die erste Aufgabe um 8 Uhr abends und die zweite Aufgabe um 8 Uhr morgens. Die andere Hälfte der Probanden blieb zwischen den Aufgaben wach. Sie bearbeiteten die erste Aufgabe um 8 Uhr morgens und den zweiten Teil um 8 Uhr abends.

Einen weiteren Unterschied zwischen den Probandengruppen gab es in der Bearbeitung der zweiten Aufgabe mit der linken Hand. Cohen et al. (2005) differenzierten zwischen einer ziel- und einer bewegungsorientierten Konfiguration (siehe auch 1.1.1). In der zielorientierten Konfiguration der zweiten Aufgabe wurde den Probanden die gleiche Positionsreihenfolge des Kreises aus der ersten Aufgabe gezeigt. Aufgrund des Handwechsels mussten die Probanden deshalb eine andere Fingerreihenfolge benutzen, um die Aufgabe korrekt zu bearbeiten. In der bewegungsorientierten Konfiguration wurde die Fingerreihenfolge in beiden Aufgaben nicht verändert. Um dies trotz des Handwechsels in der zweiten Aufgabe zu ermöglichen, spiegelten Cohen et al. (2005) die Positionsreihenfolge der zweiten Aufgabe.

Als Verbesserung dieses prozeduralen Gedächtnisses werteten Cohen et al. (2005) eine Differenz der Reaktionszeiten zwischen der ersten und zweiten Aufgabe.

Probanden in der zielorientierten Gruppe zeigten eine Verbesserung des prozeduralen Gedächtnisses nur, wenn sie geschlafen hatten. Im wachen Intervall konnte keine Verbesserung festgestellt werden. Im Gegensatz dazu hatte Schlaf keinen Einfluss auf das bewegungsorientierte Lernen. Cohen et al. (2005) konnten eine Verbesserung des bewegungsorientierten Lernen nur bei den Probanden nachweisen, die nicht geschlafen hatten. Sie folgerten daraus, dass es verschiedene Aspekte des prozeduralen Gedächtnisses gibt und dass diese Aspekte über unterschiedliche Mechanismen konsolidiert werden. Diese Konsolidierung scheint unter anderem abhängig vom Zeitpunkt zu sein (Schlaf vs. Wachzustand) (siehe 1.3.2).

1.4 Ereignisbezogene EEG-Potentiale

Ereignisbezogene EEG-Potentiale, sogenannte ERPs (event-related potentials), sind im EEG nachweisbare Spannungsveränderungen des Gehirns, die in einer zeitlichen Verbindung zu Sinneswahrnehmungen, motorischen oder kognitiven Prozessen stehen. Durch den zeitlichen Zusammenhang wurde in der frühen ERP-Erforschung davon ausgegangen, dass diese Potentiale direkt durch den Stimulus ausgelöst („evoziert“) werden. Nach heutigem Forschungsstand ist man vorsichtiger und spricht von ereignisbezogenen Potentialen, da einige dieser Potentiale nur im indirekten Zusammenhang mit dem auslösenden Stimulus stehen [104].

Ereignisbezogene Potentiale sind in der EEG-Ableitung Ausdruck einer Spannungsveränderung, ausgelöst durch eine in einem bestimmten Zeitintervall simultane Aktivität einer unbestimmten Anzahl an Neuronen. Die zwei großen Herausforderungen der ERP-Analyse sind die Identifikation und Extraktionen dieser Spannungsveränderung. Um von einer auf ein Ereignis bezogener Antwort sprechen zu können, muss man zufällige elektrische Aktivität ausschließen. Die übliche Methode dafür ist die Mittelung der Spannungsveränderungen über gleichartige Durchgänge in einem bestimmten Zeitintervall (z.B. von 100 ms vor bis 1000 ms nach einem Stimulus). Für die Details der Datenverarbeitung sei an dieser Stelle auf das Kapitel 2.3 verwiesen.

Die Nomenklatur von ERPs bezieht sich auf die gemessene Polarität (P für positiv, N für negativ) und die Latenz der Spannungsveränderung bezogen auf die Reizdarbietung (z.B. wird ein ERP 300 ms nach einer Reizdarbietung mit positiver Polarität als P300 bezeichnet). Alternativ wird die Position der Spannungsänderung im Schwingungsverlauf verwendet (ein positiver Ausschlag an 3. Stelle wird P3 genannt).

1.4.1 Das N1- und P3-Potential

1965 beschrieben Sutton et al. (1965) als erste einen deutlichen positiven Ausschlag ca. 300 ms, nachdem Probanden einem unbekannten, von ihnen vorherzusagenden visuellen oder auditiven Reiz ausgesetzt worden waren [105]. Diese sogenannte P3-Komponente wurde in vielen weiteren Studien erforscht und wird heute vor allem mit Aufmerksamkeit assoziiert [106]. Auch wenn ein breiter Konsens darüber herrscht, dass die P3 als Ausdruck bzw. Folge der Bildung von Aufmerksamkeit auf einen Reiz zu werten ist, ist ihre genaue Funktion bis heute nicht vollständig geklärt und Gegenstand aktueller Diskussion [107] [108].

Die Höhe der Amplitude und die Latenz der P3 sind von zahlreichen Faktoren abhängig. Johnson (1986) definierte 3 bedeutende Faktoren; die subjektive Wahrscheinlichkeit des Reizes, die Relevanz des Reizes und die Sicherheit über das Wahrgenommene [109]. Die P3 ist als Komplex aus mehreren verschiedenen neuronalen Prozessen zu verstehen. Diese Prozesse beeinflussen in unterschiedlicher Stärke die Amplitude und Latenz der P3 [110]. Insbesondere die Latenz scheint direkt mit Änderungen von Reaktionszeiten eines Probanden in Verbindung zu stehen [111].

Die ERP-Methode wurde zur Untersuchung der Vorgänge im SRTT, siehe Kapitel 1.3.2, eingesetzt. Beispielsweise ließen Rüsseler et al. (2003) Probanden eine Sequenz aus 16 Buchstaben lernen. Die Sequenz wurde in einigen Abschnitten durch Störreize unterbrochen. Ein Teil der Probanden wusste vor der Lernaufgabe explizit über die Sequenz Bescheid, der andere Teil nicht. Anhand der gemessenen Reaktionszeiten konnten Rüsseler et al. davon ausgehen, dass alle Probanden die Sequenz nach Abschluss der Aufgabe zumindest implizit gelernt hatten. Nur die Probanden in der expliziten Gruppe zeigten eine Größenzunahme der Amplituden N2 und P3 bei zufälliger Buchstabenreihenfolge [95]. Sind Veränderungen in ereignisbezogenen Potentialen folglich Hinweise auf explizites Wissen? In einigen Experimenten mit der Serial-Reaction-Time-Task wurden zumindest Hinweise darauf gefunden [112] [113]. Bei all diesen Studien wurden erhöhte P3-Amplituden aber nur bei den eingestreuten Störreizen und nicht bei der zu lernenden Sequenz gefunden.

140 bis 230 ms nach einem visuellen und 70 - 130 ms nach einem auditiven Reiz wird im EEG ein modalitätsspezifisches, negatives Potential, das sogenannte N1-Potential, abgeleitet [114]. Auch dieses Potential ist durch zahlreiche Faktoren beeinflussbar [115] [116]. Eine große Auswirkung auf das N1-Potential hat die Steigerung der Aufmerksamkeit von Probanden. Je stärker die Konzentration auf einen visuellen Reiz ist, desto größer ist die Amplitude des N1 [117]. Bei diesem ereignisbezogenen Potential ist je nach Darbietung des Reizes eine asymmetrische Verteilung über den Kortex festzustellen [118] [117] [119]. In einem Halbfeld dargestellte Stimuli führen zu einer gesteigerten N1-Aktivität im kontralateralen, occipitalen Kortex [117].

Neben diesem mit dem Grad der Aufmerksamkeit korrelierenden Effekt des N1-Potentials konnten Marzecová et al. (2017) Evidenz für eine durch einen prädiktiven Stimulus ausgelöste Reduktion des N1-Potentials finden. Es konnte eine signifikante Reduktion des N1-Potentials nachgewiesen werden, welche durch einen Stimulus ausgelöst wurde, welchen die Versuchsperson erwartet bzw. vorhergesehen hatten [120].

Es gibt vereinzelte Studien, in denen Versuchspersonen hemisphärenspezifische Lernaufgaben mit visuellen Stimuli bearbeiten mussten [121][122][123]. Wie weiter oben bereits beschrieben zeigte sich auch in diesen Untersuchungen eine asymmetrische Verteilung der ereignisbezogenen Potentiale mit stärkerer Aktivierung der kontralateralen Hemisphäre. In mehreren Experimenten fanden Gratton et al. (1997) heraus, dass Probanden in einer zweiten Sitzung bessere Lernergebnisse hatten, wenn der visuelle Stimulus im ipsilateralen Halbfeld gezeigt wurde. Sie ließen zudem nach einer Lernphase, in welcher visuelle Stimuli in einem Halbfeld dargestellt wurden, in der nachfolgenden Testphase die Stimuli zentral, also in beiden Gesichtsfeldern, zeigen. In dieser Testphase zeigte sich die größte Aktivität in der Hemisphäre, welche bereits in der Lernphase am stärksten aktiviert wurde. Dies war, wie in vielen anderen Studien bereits gezeigt, die

kontralaterale Hemisphäre [123]. Darüber hinaus konnten Fabiani et al. (2003) in der Analyse der ereignisbezogenen Potentiale für visuelle Reize spezifische Erinnerungsmuster identifizieren [122]. Auch die Arbeitsgruppe von Shin et al. (2006) konnte ähnliche Ergebnisse zeigen. Visuelle Stimuli in einem Halbfeld scheinen spezifische ereignisbezogene Potentiale stärker in der kontralateralen Hemisphäre auszulösen. Da diese ERPs nach einer Pause bei erneuter Darbietung der Stimuli auszulösen sind, könnten sie Ausdruck einer Gedächtniskonsolidierung sein [121].

1.5 Wissenschaftliche Fragestellung

Durch die Trennung von Schlaf- und Wachgruppen untersuchen wir den Einfluss von Schlaf auf die Konsolidierung von neuen Gedächtnisinformationen. Schlaf scheint, zumindest für die Konsolidierung des deklarativen Gedächtnisses, ein optimaler Zeitpunkt zu sein (siehe Kapitel 1.2.3). Wie in 1.2.3 erläutert gibt es unterschiedliche Evidenz für den Einfluss von Schlaf auf das Erlernen einer visuo-motorischen Fähigkeit. Cohen et al. (2005) lieferten Hinweise, dass prozedurales Gedächtnis aus unterschiedlichen Komponenten besteht, auf die Schlaf einen unterschiedlichen Einfluss besitzt. Song et al. (2007) griffen diese Erkenntnis auf und lieferten Evidenz, dass visuo-motorisches Lernen nicht immer durch eine Konsolidierung im Schlaf verbessert wird. Ein positiver Effekt von Schlaf auf die Verarbeitung von visuo-motorischem Lernen scheint erstens von der Art der Lernaufgabe und zweitens von dem zu untersuchendem Aspekt bzw. Prozess des prozeduralen Lernen abhängig zu sein. Rickard et al. (2008) diskutieren zudem, dass Schlaf nicht aktiv eine motorische Fähigkeit verbessert, sondern eher als ein Stabilisator diese Fähigkeit vor dem Vergessen schützt [124]. Festzuhalten bleibt, dass die Rolle des Schlafes auf Gedächtnis, speziell auf die Konsolidierung von visuo-motorischen Fähigkeiten, noch nicht vollständig verstanden ist. Schlaf und Gedächtnis scheinen sich zu beeinflussen, jedoch scheint Schlaf nicht jede Art von Gedächtnis zu verbessern [125].

In Anlehnung an Cohen et al. (2005), Song et al (2007) und Keisler et al. (2007) benutzen auch wir die Serial Response Time Task. Im Vergleich zu diesen Studien lassen wir zudem hemisphärenspezifisch lernen. Diese strikte Trennung ermöglicht eine gezieltere Untersuchung des Schlafeinflusses auf die Gedächtniskonsolidierung hinsichtlich einer möglichen Hemisphärenasymmetrie.

Wir erwarten, dass Schlaf zu einem verbesserten impliziten Lernen führt. Eine Verbesserung von implizit Gelerntem durch Schlaf bedeutet, dass in der zweiten Sitzung die Differenz der Reaktionszeiten zwischen regelhaften und zufälligen Folgen bei Versuchspersonen größer sein wird, die vor der zweiten Sitzung schliefen, als bei Versuchspersonen, die wach blieben. Als weiteren Hinweis auf verbessertes implizites Lernen erwarten wir, dass die Differenz der Fehlerraten zwischen regelhaften und zufälligen Blöcken in der zweiten Sitzung bei den Schlafprobanden größer sein wird als bei den Tagprobanden.

Wir stellen außerdem die Hypothese auf, dass Schlaf zu einem vermehrten Transfer von implizit gelerntem Wissen aus einer Hemisphäre in die andere führen wird. Die messbaren Effekte eines verbesserten impliziten Lernens, wie schnellere Reaktionszeiten und geringere Fehlerraten bei

regelhaften Farbreihenfolgen im Vergleich zu zufälligen Folgen, werden bei Schlafprobanden, welche die zweite Sitzung mit der kontralateralen Seite bearbeiteten, signifikant stärker ausgeprägt sein, als bei Tagprobanden, welche die Seite zur Bearbeitung der Aufgabe in der zweiten Sitzung wechselten.

Weiterhin erwarten wir, dass die Schlafprobanden im Vergleich zu den Versuchspersonen, die wach bleiben, mehr explizites Wissen über die Reihenfolge der SRTT-Aufgabe erwerben werden.

Wir konzentrieren uns außerdem auf ereignisbezogene EEG-Potentiale (siehe Kapitel 1.4) und suchen nach einer möglichen Korrelation von Veränderungen regelhafter ereignisbezogener Potentiale im Zeitverlauf mit dem Erwerb von implizitem Wissen. Wir fokussieren uns auf die Auswertung der N1-, P1- und P3-Potentiale und vermuten, dass es signifikante Veränderungen der visuellevozierten Potentiale zwischen den zufälligen und regelhaften Blöcken geben wird. Wie in Kapitel 1.4.1 beschrieben, konnte bei der Auswertung von ereignisbezogenen Potentialen, abgeleitet während der SRTT, eine Amplitudenzunahme bei Bearbeitung der zufälligen Reizreihenfolge festgestellt werden. Bei Bearbeitung der regulären Blöcke waren die Amplituden niedriger. Wir konzentrieren uns daher, wie durch Marzecova et al. (2017) vorbeschrieben, auf eine mögliche signifikante Reduktion des N1-Potentials als Parameter für das Erlernen der Regelhaftigkeit.

In unserem Experiment werden die Reize in einem Halbfeld gezeigt. Wir gehen davon aus, dass sich während der Lernaufgaben auf die dargebotenen visuellen Reize eine insgesamt asymmetrischen Verteilung von ereignisbezogenen Potentialen über dem Kortex zeigt. Diese Asymmetrien werden sich, ausgelöst durch die visuellen Stimuli in unserem Experiment, durch eine stärkere Aktivierung der kontralateralen Hemisphäre im Vergleich zur ipsilateralen, bearbeitenden Seite ausdrücken. Wie durch Fabiani et al. (2003) und Shin et al. (2006)beschrieben, suchen wir nach wiederkehrenden Asymmetrien in den ereignisbezogenen Potentialen als Ausdruck einer möglichen Gedächtnisbildung.

Zusätzlich zu den oben genannten Studien, in welchen die Versuchspersonen zwischen den beiden Sitzungen immer wach waren, schläft die Hälfte unserer Probanden zwischen den beiden Sitzungen. Wir können daher die vorbeschriebenen Evidenzen auf mögliche Unterschiede zwischen Tag- und Nachtprobanden untersuchen.

Zusammenfassend stellen wir folgende Hypothesen auf:

- Schlaf wird zu verbessertem impliziten Lernen führen
- Schlaf wird zu vermehrtem Transfer von implizit Gelerntem aus einer Hemisphäre in die andere führen
- Schlaf wird zu mehr explizitem Wissen über die regelhafte Folge führen
- Die Reduktion des N1-Potentials ist ein Parameter für das Erlernen der Regelhaftigkeit
- Gedächtnis aus der ersten in die zweite Sitzung könnte sich durch Mitnahme der in der ersten Sitzung erlebten und erlernten N1-Asymmetrie ausdrücken

2 Material und Methoden

2.1 Versuchspersonen

Für die Studie wurden 110 Probanden rekrutiert und in zwei Gruppen, Tag - und Nachtgruppe, aufgeteilt. Insgesamt nahmen 56 Frauen und 54 Männer an der Studie teil. Aufgrund von technischen Problemen während der EEG-Aufzeichnung musste eine weibliche Probandin ausgeschlossen werden. Alle Probanden mussten in dem Versuchsaufbau unter EEG-Ableitung in zwei Sitzungen möglichst rasch auf einen farbigen Kreis die dieser Farbe zugeordnete Taste drücken (s.u.). Die Tagprobanden bearbeiteten die erste Aufgabe morgens und den zweiten Teil am Abend. Die Nachtprobanden führten den ersten Teil des Versuches am Abend aus und bearbeiteten die zweite Aufgabe am Morgen danach. Die Tag- und Nachtprobanden wurden zusätzlich in jeweils vier Untergruppen, Gruppe RECHTS/RECHTS (RR), Gruppe RECHTS/LINKS (RL), LINKS/RECHTS (LR), Gruppe LINKS/LINKS (LL), aufgeteilt (siehe Abbildung 2.1). Die 4 Gruppen ergeben sich aus zwei Faktoren ($a \times b$) ($2 \times 2 = 4$).

- Faktor 1: Die erste Aufgabe des Experimentes wurde von der Hälfte der Probanden mit der linken Hand (L) bearbeitet. Die andere Hälfte bearbeitete die Aufgabe in der ersten Sitzung mit rechts (R) (a=2).
- Faktor 2: Die zweite Aufgabe in der zweiten Sitzung wurde von der Hälfte der Probanden mit der gleichen Seite wie in der ersten Sitzung bearbeitet. Die andere Hälfte der Probanden wechselte die Seite (b=2).

Die Probanden waren zwischen 18 und 31 Jahre alt (Median 22,5). Zu Beginn des Experimentes erfolgte eine Pseudonymisierung der Probandendaten. Der dazu generierte Code ist für Außenstehende nicht auf die Individuen zurückführbar. Bezüglich der Schulbildung hatten alle Probanden mindestens die mittlere Reife. Es nahmen nur Rechtshänder an der Studie teil. Die Händigkeit wurde mit dem Edinburgh Handedness Inventory [126] ausgewertet. Bis auf Kontrazeptivaeinnahme von 33 weiblichen Teilnehmern nahm kein Proband regelmäßig oder aktuell Medikamente ein. Kein Proband hatte eine akute oder chronische Krankheit oder konsumierte Drogen. Um einen regelmäßigen Schlaf-Wach-Rhythmus der Probanden zu garantieren, durfte kein Teilnehmer in den letzten 6 Wochen im Schichtdienst gearbeitet haben. Kein Proband war am Tag des Experiments besonderem Stress, z.B. einer Prüfung, ausgesetzt. Der Visus war, gegebenenfalls mit Brille oder Kontaktlinsen korrigiert, intakt. Bei keinem Proband bestand eine Farbsehschwäche. Die Studienteilnehmer durften während der Teilnahme am Experiment an keinen anderen Lern- oder Schlafexperimenten teilnehmen. Kein Proband besaß im Vorfeld Informationen über den Versuchsaufbau. Die Tagesprobanden erhielten eine Vergütung

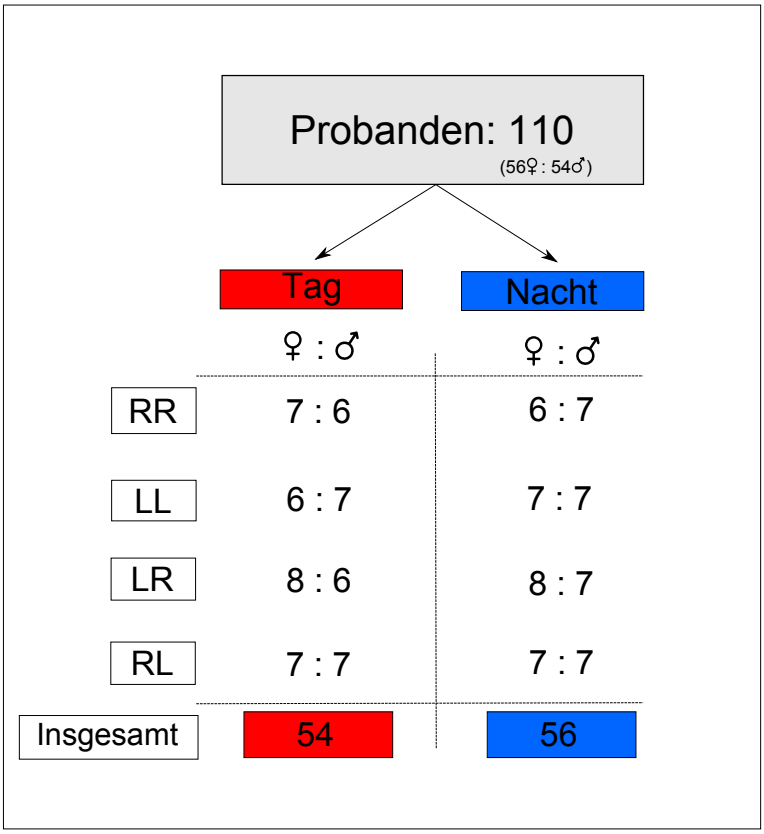


Abbildung 2.1: Darstellung der Versuchsgruppen

von 20 Euro, die Nachtprobanden bekamen für beide Nächte (siehe 2.1.2) insgesamt 60 Euro. Das Experiment wurde von der Medizinischen Fakultät der Universität zu Lübeck genehmigt (Aktenzeichen 05-043, Ethikkommissionsvotum vom 05.05.2011).

2.1.1 Tag-Probanden

In der Taggruppe befanden sich insgesamt 54 Probanden. 28 Probanden waren weiblich, 26 männlich. Der jüngste Proband war 18, der älteste 31 (Median 22). Die Tagesprobanden wurden zu 8 Uhr in das Labor bestellt. Vor dem Start des Experiments wurde ihnen eine allgemeine Teilnehmer-Aufklärung für die EEG-Untersuchung (siehe Anhang) vorgelegt. Außerdem gaben alle Probanden eine schriftliche Einverständniserklärung (siehe Anhang) ab.

Anschließend füllten alle Studienteilnehmer einen Fragebogen zu Probandendaten, einschließlich des Edinburgh Handedness Inventory, aus. Neben allgemeinen Informationen wurden die

Schlafgewohnheiten, wie Schlafdauer, Zubettgehzeiten etc. dokumentiert. Die detaillierten Fragen sind den Fragebögen im Anhang zu entnehmen. Nach Anlegen des EEGs mussten die Probanden einen Fragebogen zur Befindlichkeit (siehe Anhang) ausfüllen. Unmittelbar danach wurde der erste Durchgang des Experiments gestartet. Nach Ende des ersten Versuches wurde das EEG entfernt und den Studienteilnehmern eine Actiwatch angelegt. Dieses Instrument misst kontinuierlich die Bewegung des Probanden und wurde am Handgelenk der nicht dominanten Hand angelegt. So konnte kontrolliert werden, ob Tag-Probanden zwischen den beiden Sitzungen geschlafen hatten. Die Actiwatch durfte bei Aktivitäten, die sie schädigen könnte, abgelegt werden. Ablegezeitpunkt und Grund wurde von den Probanden in einem Tagesprotokoll (siehe Anhang) vermerkt. Sie durften tagsüber weder koffeinhaltige Getränke trinken noch schlafen. Ansonsten durften die Probanden ihren Tagesablauf frei gestalten. Alle Tagesprobanden protokollierten stichwortartig ihren Tagesablauf auf einem Protokoll (siehe Anhang).

Zum zweiten Durchgang kamen die Probanden um 19 Uhr ins Labor. Nach Anlegen des EEGs wurde erneut nach der Befindlichkeit gefragt. Anschließend bearbeiteten die Probanden den zweiten Teil des Experiments. Direkt nach dem Ende wurde explizites Wissen über die Regelmäßigkeit der Farbreihenfolge in Form eines Fragebogens (siehe Anhang) abgefragt.

2.1.2 Nacht-Probanden

In der Nachtgruppe waren insgesamt 56 Probanden. 28 Probanden waren weiblich und 28 Probanden männlich. Der jüngste Proband war 20, der älteste 30 Jahre alt (Median 22,5). Vor der Experimentalnacht mussten alle Nachtprobanden eine Eingewöhnungsnacht im Schlaflabor verbringen. Der Abstand zwischen Probe- und Experimentalnacht sollte nicht länger als 2 Wochen betragen. Nach Ankunft im Schlaflabor wurden zunächst die allgemeinen Probandeninformationen in Form von zwei Fragebögen abgefragt (siehe Anhang). Nach Anlegen des EEG füllten die Studienteilnehmer einen Befindlichkeitsfragebogen aus (siehe Anhang). Anschließend wurden sie ins Bett geschickt und das Licht gelöscht. Es wurde mit der Aufzeichnung des Schlaf-EEGs begonnen.

Die EEG-Ableitung war in beiden Nächten identisch. Nach mindestens 8 Stunden wurden die Probanden geweckt und nach Ablegen des EEG nach ihrer Schlafqualität gefragt (siehe Anhang). In der Experimentalnacht war der Ablauf hinsichtlich der Fragebögen und des Anlegen des EEGs mit der Probenacht identisch. Nach Abfrage der Befindlichkeit wurde mit dem ersten Durchgang des Experiments und der Aufzeichnung des Versuchs-EEG begonnen. Vor dem zweiten Durchgang am Morgen wurden die Elektroden auf ihre richtige Position und einen Widerstand geringer als 5 kOhm kontrolliert. Anschließend wurden die Probanden nach ihrer Schlafqualität (siehe Anhang) und erneut nach der Befindlichkeit gefragt. Danach wurde mit der Bearbeitung des zweiten Teils des Experiments begonnen. Wie bei den Tagesprobanden wurde nach Abschluss des zweiten Durchgangs mit einem Fragebogen (siehe Anhang) nach explizitem Wissen gefragt.

2.2 Versuchsaufbau

Die Probanden saßen auf einem gepolsterten Stuhl in einem abgedunkelten Raum. Sie sollten während der gesamten Aufgabe ein schwarzes Fadenkreuz in der Mitte des ihnen gegenüber aufgestellten Computerbildschirmes fokussieren. Die Fixation wurde während des ganzen Versuchs mit einem Infrarot-Augenmessgerät (s. 2.2.1) kontrolliert. Bei Nichtfixation des Kreuzes erschien ein rotes Ausrufezeichen, dessen plötzliches Erscheinen in Bildschirmmitte die Blickfixation wieder in die Mitte zog. Der Bildschirm war ein 17 Zoll Monitor der Firma Samsung, der mit 100 Hz und einer Auflösung von 1024 x 768 Pixel in Betrieb war. Der Abstand vom Kopf der Probanden bis zum Bildschirm betrug 120 cm.

Auf beiden Seiten des Fadenkreuzes erschien simultan ein Kreis für 200 Millisekunden. Ansonsten war der Bildschirm weiß. Der Kreis in dem vorher definierten visuellen Halbfeld, entweder links oder rechts vom Fixationskreuz, war farbig (rot, blau, gelb, grün). Pro Sitzung wurde der farbige Kreis immer nur in einem visuellen Halbfeld gezeigt. Der Kreis auf der anderen Seite des Fixationskreuzes diente zur erleichterten Fixation auf das Kreuz in der Mitte und war stets grau. Die Aufgabe der Versuchsperson bestand darin, möglichst schnell auf den farbigen Reiz zu reagieren. Die Probanden sollten die Farbe des Kreises auf einer speziell angefertigten Tastatur mit entsprechenden Farbmarkierungen mit der Hand auf der ipsilateralen Seite drücken. Die Abbildung 2.2 zeigt den Versuchsaufbau für die Ausführung des Experiments mit der linken oder rechten Seite.

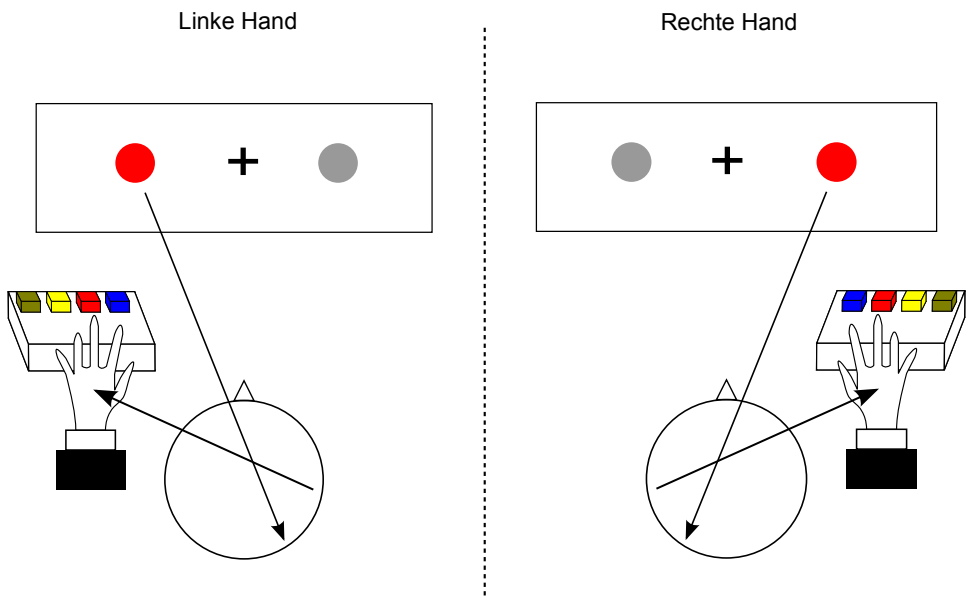


Abbildung 2.2: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus. Der Reiz erscheint in einem festgelegten visuellen Halbfeld, Antwort mit der ipsilateralen Hand

Bei der Bearbeitung der Aufgabe mit der linken Seite gab es folgende Farb-Finger-Verteilung:

Kleiner Finger grün, Ringfinger gelb, Mittelfinger rot, Zeigefinger blau.

Die Bearbeitung mit der rechten Seite fand genau spiegelverkehrt statt. Die Farb-Finger-Verteilung blieb also gleich.

200 ms nach einem Klick auf die richtige Taste wurde das mittige Fixationskreuz für 200 ms fett markiert. Der nächste farbige Kreis folgte dann mit einem zeitlichen Abstand von 400 ms. Der Abstand von einer richtigen Reaktion zum nächsten Reiz betrug daher 800 ms. Der Test wurde nur fortgeführt, wenn die richtige Farbe auf dem Fingerboard gedrückt wurde.

Die erste Sitzung bestand aus insgesamt 960 Durchgängen. Davon bestanden 660 Durchgänge aus einer regelhaften, sich wiederholenden 12er-Periode. Diese setzte sich aus folgenden Farben zusammen (siehe Abbildung 2.3):

Blau, Rot, Gelb, Blau, Grün, Gelb, Rot, Blau, Gelb, Grün, Rot, Grün

In den übrigen 300 Durchgängen war die Farbreihenfolge zufällig.

Die Farbreihenfolge aus 960 Reizen war in 9 Blöcke aufgeteilt. Die Blöcke gliederten sich in folgende Struktur:

50-**130**-**50**-50-50-**250**-**50**-50-50-**130**-**50**-50

Die fett markierten Zahlen stehen für die sich wiederholende 12er-Periode. Die restlichen Blöcke bilden eine zufällige Abfolge der Farbreize. Der Struktur nach begann das Experiment folglich mit einem Block aus 50 Durchgängen mit zufällig gewählter Farbreihenfolge. Daraufhin wurde die 12er-Periode zunächst 15mal wiederholt. Daraus ergab sich der zweite Block mit insgesamt 180 (12 x 15 = 180) Farbreizen. Es folgten 100 zufällige Farbreize. Anschließend wurde die 12er-Periode 25 mal wiederholt. Dies bildete den fünften Block mit insgesamt 300 (12 x 25 = 300) dargestellten Reizen. Block 6 und 7 bestanden insgesamt aus 100 zufälligen Farbreizen. Der achte Block bestand wieder aus einer 15-maligen Wiederholung der 12er-Periode. Zum Schluss der ersten Sitzung wurden den Probanden 50 zufällige Farbreize dargestellt (Block 9).

In der ersten Sitzung gab es nach 280 Durchgängen und 680 Durchgängen eine Pause. Die 9 Blöcke wurden entsprechend den Pausen in der ersten Sitzung in 3 Episoden unterteilt (Episode 1 besteht aus Block 1 - 3, Episode 2 besteht aus Block 4 - 6, Episode 3 aus Block 7 - 9). Die Probanden konnten die Länge der Pause selbst definieren, wurden aber gebeten, diese möglichst kurz zu halten. Aufgrund einer fehlenden Kopffixierung bestand das Risiko, bei zu starken Kopfbewegungen aus dem Fixationsfenster des Eye-Tracker zu rutschen.

Der Aufbau der zweiten Sitzung war ähnlich, jedoch bestand sie nur aus 280 Durchgängen. Die Struktur setzte sich aus 50 -**180** -50 Farbreizen zusammen. Wie in der ersten Sitzung stellt der fettgedruckte 180 Block die periodische 12er-Reihenfolge dar. In der Sitzung gab es keine Pause. Ein Schema des Aufbaus ist in Abbildung 2.3 zu sehen.

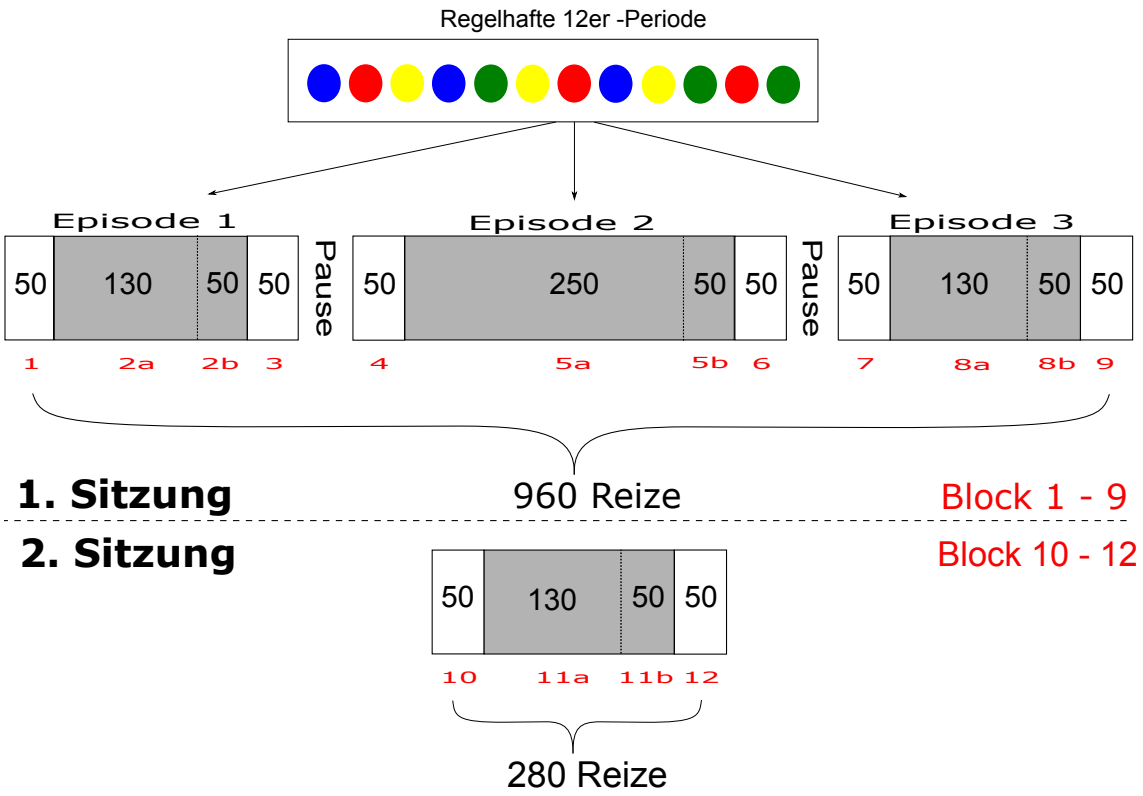


Abbildung 2.3: Schematischer Aufbau des Experiments:

- *1. Sitzung: Insgesamt werden 960 Farbreize gezeigt, die in 9 Blöcke aufgeteilt sind. Die 9 Blöcke sind anhand der zwei Pausen in 3 Episoden unterteilt. In den Blöcken 2, 5 und 8 wiederholt sich die festgelegte 12er-Periode. Die regelhaften Blöcke sind jeweils in einen großen Abschnitt (2a, 5a und 8a) mit einem nachfolgenden kürzeren Block (2b, 5b und 8b) unterteilt.*
- *2. Sitzung: Insgesamt werden 280 Farbreize gezeigt, die in 4 Blöcke aufgeteilt sind. In den Blöcken 11a und 11b wiederholt sich die 12er-Periode.*

2.2.1 Eye-Tracking

Die Fixation des Probanden auf das Zielkreuz in der Mitte des Bildschirms ist eine grundlegende Bedingung für das Experiment. Dadurch wird sichergestellt, dass die Farbreize in der jeweiligen Sitzung nur in einem visuellen Halbfeld wahrgenommen werden. Durch die Ausschaltung des anderen Gesichtsfelds soll hemisphärenspezifisches Lernen erreicht werden (siehe 1.3.1).

Zur Kontrolle der Augenbewegungen bzw. der Fixation wurde ein Eyetracker der Firma LC Technologies benutzt. Der Eyetracker besteht aus zwei unter dem Bildschirm montierten Kameras, welche die Augen der Probanden filmten. Die Analysesoftware des Eyetrackers fixiert automatisch die Pupillenmitte und die Korneareflektion. Zur Auslösung der Korneareflektion und zur besseren Ausleuchtung der Pupillen werden die Augen mit je einer LED ausgeleuchtet, welche direkt an der Kamera befestigt sind. Dieses Licht war neben dem Computerbildschirm

die einzige Lichtquelle während des Versuches. Dadurch war eine optimale Darstellung der Augen gewährleistet. Die Augenbewegungen und der Blickpunkt der Probanden konnten auf dem Versuchsleitercomputer im Kontrollraum in Echtzeit kontrolliert werden.

Vor dem Start des Experiments wurde der Eyetracker auf die Augenbewegungen der Versuchsperson kalibriert. Dazu musste die Versuchsperson einem blauen Punkt auf dem Computerbildschirm folgen.

Durch verschiedene Algorithmen kann das Analyseprogramm bestimmte Fehlerquellen minimieren. So können leichte Veränderungen des Kamera-Kopf-Abstandes, dezente Seitwärtsbewegungen des Kopfes oder vermehrtes Blinzeln von dem Programm korrigiert werden. Um eine konstante Fixierung des Eyetrackers auf die Augenbewegungen der Probanden sicherzustellen, wurden diese angewiesen, während der Versuche möglichst ruhig sitzen zu bleiben. Die Probanden wurden bei zu großen Bewegungen des Kopfes während der Versuche auf eine ruhigere Sitzposition mündlich hingewiesen.

2.2.2 Versuchs-EEG

Während der Versuchsdauer und den Schlafphasen wurde ein Elektroenzephalogramm aufgezeichnet. Die EEG-Ableitungen während des Versuchs waren bei den Tag- und Nachtprobanden identisch. Zunächst wurde der Kopfumfang gemessen und anschließend eine passende EEG-Haube der Firma Easy-Cap aufgesetzt. Die Haube wurde mit einem Kinnriemen fixiert. Die Elektroden waren gesinterte Silber/Silberchloridelektroden (Ag/ACl). Sie wurden auf Plastikringe in Ringform an der Haube angebracht und über eine Input Box mit zwei Verstärkern verbunden. Über einen Kabelkanal wurden die EEG-Signale aus den Verstärkern in den Computerraum geleitet. Die EEG-Signale wurden mit dem Programm Brain Vision Recorder aufgezeichnet. Alle 35 Kanäle der Verstärker wurden auf eine Abtastfrequenz von 500 Hz mit einer Auflösung von 0,1 µV eingestellt.

Um den Widerstand aller Elektroden auf weniger als $5\,k\Omega$ zu senken, wurde die Kopfhaut an den Elektrodenpositionen zunächst mit Alkohol entfettet. Anschließend wurde zum Erreichen einer optimalen Verbindung zwischen der Kopfhaut und den Elektroden an der Kappe ein salzhaltiges, abrasives Elektrodengel verwendet. Folgende Elektrodenpositionen wurden für diese Versuche verwendet (siehe Abbildung 2.4) :

Fpz, F7, F8, F3, F4, Fz, FC3, FC4, FCz, T7, T8, C3, C4, Cz, CP5, CP6, CP1, CP2, P7, P8, P3, P4, Pz, PO7, PO8, O1, O2.

Die Lokalisation und Nomenklatur diese Elektroden beruht auf dem Standard des 10% Systems der American Electroencephalographic Society (Sharbrough et al., 1991). Jeder Buchstabe steht für eine bestimmte Lokalisation:

- F = Frontal,
- C = Zentral
- T = Temporal

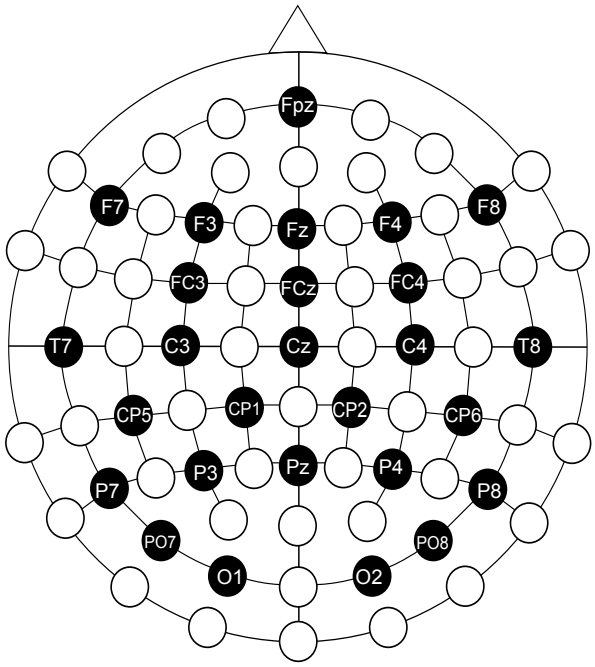


Abbildung 2.4: Darstellung der Elektrodenpositionen

- P = Parietal
- O = Occipital
- FC= Fronto-Zentral
- CP = Zentro-Parietal

Der Buchstabe z (= zero) beschreibt die Position in der Medianlinie des Kopfes. Elektroden mit einer geraden Zahl befinden sich auf der rechten Seite, mit einer ungeraden Zahl auf der linken Seite des Kopfes. Als Erdungselektrode wurde die Elektrode an Position Fpz genutzt. Als Referenzelektrode während der Abteilungen diente die Elektrode an Position Fz. Als Offline-Referenz wurde bei den Tag-Probanden eine Elektrode an die Nase geklebt. Die Nachtprobanden bekamen jeweils eine Elektrode rechts und links an die Nase. Die Verwendung von zwei Offline-Referenzelektroden war hinsichtlich der Gefahr von einem Abreißen der Elektroden eine rein sicherheitstechnische Maßnahme.

Den Tag- und Schlafprobanden wurden Elektrookulografie- (EOG) und den Schlafprobanden zusätzlich Elektromyogrammableitungen (EMG) geklebt. Um auch bei diesen Ableitungen einen konstanten Widerstand unter $5\,k\Omega$ zu erreichen, wurde die Haut zunächst mit Alkohol und einer sandhaltigen, abrasiven Elektrodenpaste entfettet und aufgeraut. Als Leitgel wurde eine hautfreundliche, salzfreie Leitcreme verwendet. Anschließend wurden die Elektroden mit einem

doppelseitigklebenden Klebeband befestigt. Für die EOG-Ableitungen wurden jeweils eine Elektrode temporal der Augen und am rechten Auge ober- und unterhalb des Auges geklebt. Zur Erfassung der Muskeltoni wurde jeweils eine Elektrode auf die Musculi masseteres geklebt (siehe Abbildung 2.5).

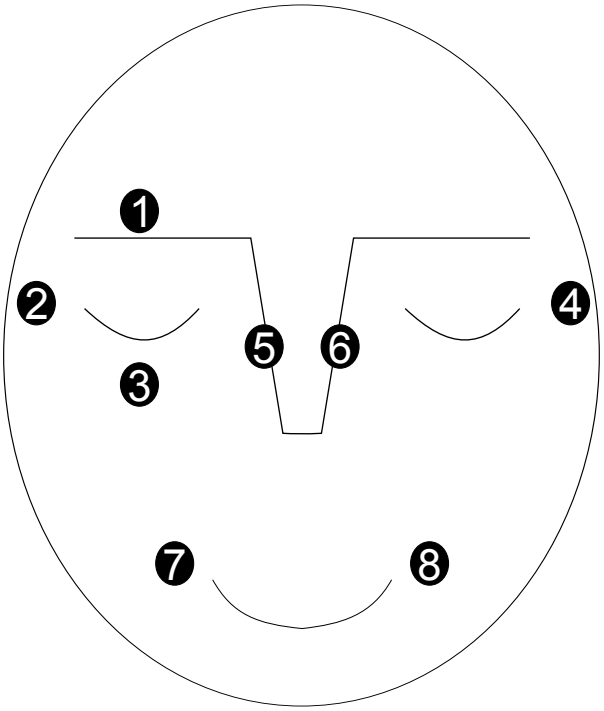


Abbildung 2.5: Darstellung der Gesichtselektroden bei Schlafprobanden: vEOG: 1,3 hEOG: 2,4 Offlinereferenz: 5,6 EMG: 7,8

2.2.3 Schlaf-EEG

Die Nachtprobanden schliefen sowohl während der Probe- als auch in der Experimentalnacht in einem eigenen Zimmer allein in einem Bett. Der Raum wurde zum Schlafen komplett abgedunkelt. Für eine bessere Schlafqualität und um ein Abreißen der Elektroden zu verhindern, wurde von außen die Kappe der Nachtprobanden mit Watte gepolstert und mit einem Netzstrumpf fixiert. Der Kinnriemen der EEG-Haube wurde mit einem Brustgurt verbunden. Der Brustgurt wurde nur zum Schlafen angelegt. Damit sollte ein Verrutschen der EEG-Haube verhindert werden. Das Elektrodeneingangsgehäuse und der Verstärker befanden sich neben dem Bett der Probanden.

2.3 Datenverarbeitung

Zur Bestimmung der Schlafphasen wurden die Ableitungen C4, Fz, C3, VEOG, HEOG und die beiden EMG-Elektroden benutzt. Die Elektroden Cz und C3 wurden unipolar gegen die Referenzelektrode Fz abgleitet. Die Elektroden der EOG- und EEG-Ableitungen wurden bipolar, vEOG1 gegen vEOG3 und hEOG2 gegen hEOG4, abgeleitet. Diese manuelle Auswertung (mithilfe des Programms SchlafAus von Dr. Steffen Gais, München) besorgte eine dafür angelernte EEG-Assistentin. Die Auswertung der Schlafphasen S1, S2, S3, S4 und REM bezieht sich nach Rechtschaffen und Kales (1968) auf 30-Sekunden-Abschnitte [42] und wurde in einem Hypnogramm zusammengefasst.

Zur EEG-Auswertung während der Aufgaben wurden alle 27 Schädelelektroden und die vier EOG-Daten auf Abschnitte von 100 ms vor und 1200 ms nach dem Stimulus segmentiert. Im Anschluss darauf erfolgte eine Artefaktsuche. Zunächst wurden Einzeldurchgänge mit Nullinien verworfen (<0,5 μV). Anschließend wurden Augenartefakte (Übertragung von Blinzel- und Augenbewegungspotentialen ins EEG) mit der linearen Regressionsmethode (die in der Brain-Analyzersoftware integriert ist) korrigiert und abschließend Einzeldurchgänge mit Spannungsdifferenzen von mehr als 250 μV oder Amplitudengrößen von weniger als -150 μV oder mehr als 150 μV verworfen. Zur Darstellung von ereignisbezogenen Potentialen wurden alle Daten nach der Artefaktkorrektur für jede Bedingung in jeder der beiden Sitzungen und jeden Probanden gemittelt.

2.4 Datenanalyse

Für die Auswertung erfolgten Varianzanalysen (ANOVA) aus den Daten der Blöcken 7 - 9 der ersten Sitzung (Episode 3) und aus den Blöcken 10 - 12 aus der zweiten Sitzung. Abbildung 2.6 zeigt die Abschnitte der analysierten Blöcke aus den entsprechenden Sitzungen in Zusammenschau mit den unterschiedlichen Versuchsgruppen.

Die Datenanalyse über die komplette erste Sitzung ist Gegenstand einer anderen Dissertation, auf die im Folgenden nicht weiter eingegangen wird (Annemarie Seitz, Wie entsteht explizites Wissen? Zwei unterschiedliche Wege zum Erlangen von verbalisiertem Wissen und die Rolle der assoziierten ereigniskorrelierten Potentiale. Eingereicht bei der Universität zu Lübeck) Folgende Faktoren wurden in der Datenanalyse berücksichtigt.

1. Den Zeitpunkt der Sitzung (1. oder 2. Sitzung, vor oder nach der Pause) = Faktor Sitzung
2. Die bearbeitende Seite in der ersten Sitzung (Links vs. Rechts) = Gruppenfaktor 1. Sitzung-Seite
3. Die bearbeitende Seite in der zweiten Sitzung (Links vs. Rechts) = Gruppenfaktor 2. Sitzung-Seite
4. Die Zeit zur Bearbeitung der Lernaufgabe (Sitzungsanfang oder Sitzungsende, d.h. Blöcke 7, 8a, 10, 11a vs. 8b, 9, 11b, 12) = Faktor Zeit zur Bearbeitung (Time-on-Task)

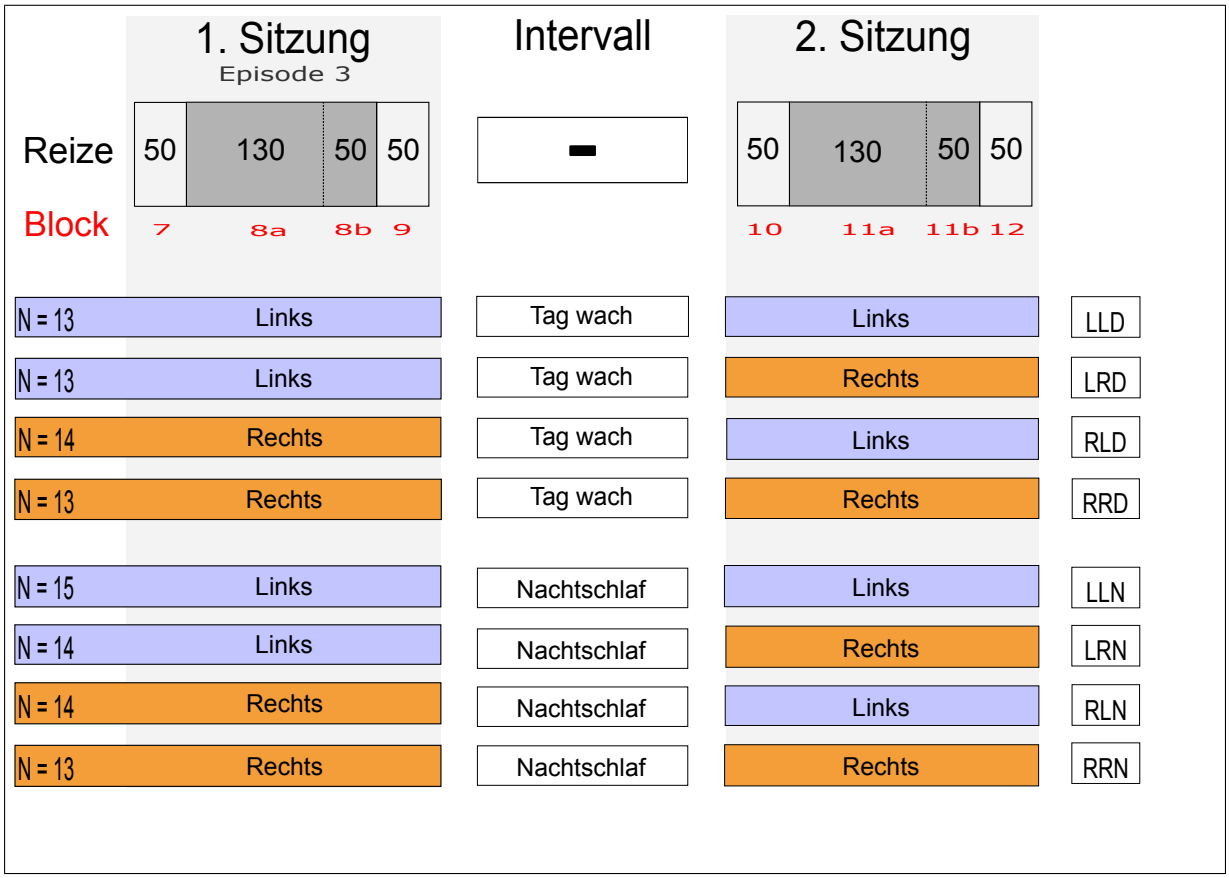


Abbildung 2.6: Gruppendesign. Die Auswertung erfolgte über die Episode 3 (Blöcke 7 - 9) der ersten Sitzung und die Blöcke 10 - 12 der zweiten Sitzung. Die grau unterlegten Blöcke 8 und 11 zeigen jeweils die Reize mit der regelhaften Reihenfolge. In den Blöcken 7, 9, 10 und 12 wurden jeweils 50 zufällige Reize gezeigt.

5. Den Einfluss der regelhaften Reihenfolge (Regelhafte Blöcke vs. zufällige) = Faktor Regelhaftigkeit
6. Die Art des "Nichtstuns" (Wach vs. Schlaf) = Gruppenfaktor Tag-Nacht
7. Bei der Auswertung der N1-, P1- und P3-Amplituden zusätzlich den Einfluss der Hemisphäre (Links vs. Rechts) = Faktor Hemisphäre

Ausgewertet wurden die Reaktionszeiten, die Fehlerrate, sowie ereignisbezogene EEG-Potentiale (P3-Amplituden, N1- und P1-Amplituden und N1-Latenzen) und Potentiale der vertikalen und horizontalen Elektrookulographie (vEOG und hEOG). Im Ergebnissteil werden nur Effekte dargestellt, welche eine Signifkanz mit $p \leq .01$ aufweisen.

Explizites Wissen der Probanden wurde am Ende der zweiten Sitzung mittels Fragebogen über die Farbreihenfolge ermittelt (siehe 2.2). Die Probanden wurden je nach Ausprägung des Lernens in fünf verschiedene Gruppen unterteilt.

- Gruppe 1: Probanden haben die Farbreihenfolge nicht erkannt (Keine Einsicht).
- Gruppe 2: Probanden konnten sich an eine Sequenz aus 3 - 4 Elementen richtig erinnern (Niedrige Einsicht).
- Gruppe 3: Probanden konnten sich an zwei Sequenzen aus jeweils 3 - 4 Elementen bestehend richtig erinnern (Mittlere Einsicht).
- Gruppe 4: Probanden konnten sich an eine Sequenz aus 7 - 8 Elementen richtig erinnern (Hohe Einsicht).
- Gruppe 5: Probanden erkannten die komplette Farbreihenfolge, bestehend aus 12 Elementen (Volle Einsicht).

3 Ergebnisse

Im Ergebnisteil werden zur vereinfachten Darstellung die Blöcke 7, 8a, 8b, 9 als Block 1, 2a, 2b, 3 der ersten Sitzung und die Blöcke 10, 11a, 11b, 12 als Block 1, 2a, 2b und 3 der zweiten Sitzung bezeichnet.

3.1 Reaktionszeiten

Mittlere Reaktionszeiten sind in Abbildung 3.1 dargestellt. Die Ergebnisse der Varianzanalyse sind in Tabelle 3.1 zusammengefasst. In den regelhaften Blöcken waren die Reaktionszeiten schneller als bei der zufälligen Reihenfolge, $F_{1,95} = 59.3$, $p < .001$ (Block 2a und 2b vs. 1 und 3 in 3.1). Dieser Effekt wurde im Verlauf des Versuches immer größer (Block 2b vs. 3 = 93 ms im Durchschnitt, Block 2a vs. 1 = 44 ms im Durchschnitt), Regelhaftigkeit x Zeit zur Bearbeitung $F_{1,95} = 37.2$, $p < .001$. Dies erklärt sich einerseits durch insgesamt schnellere Reaktionszeiten gegen Ende eines regulären Blockes als am Anfang (Stufe 1 vs. Stufe 2 des Faktors Zeit zur Bearbeitung, separat für regulären Blöcken: $F_{1,95} = 10.1$, $p = .002$), andererseits weil die Reaktionszeiten in den zufälligen Blöcken, die einem regulären Block folgten, langsamer waren als bei zufälligen Blöcken nach dem ersten Block (Zeit zur Bearbeitung bei zufälligen Blöcken: $F_{1,95} = 24.6$, $p <.001$). Der Effekt der Regelhaftigkeit veränderte sich nicht zwischen den Sitzungen ($F_{1,95} = 0.3$, n.s.) und interagierte auch nicht mit einem Gruppenfaktor ($F_{1,95} \leq 3.0, p \geq .09$). Dies deutet daraufhin, dass dieser wichtige Nachweis eines Lernprozesses nicht durch unsere experimentelle Manipulationen beeinflusst wurde. Insgesamt waren die Reaktionszeiten in der zweiten Sitzung schneller als in der dritten Episode der ersten Sitzung, $F_{1,95} = 23.6$, $p < .001$.

Die Aufgabe wurde in beiden Sitzungen schneller mit der rechten als mit der linken Seite bearbeitet (1. Sitzung: Sitzung x 1. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 23.5$, $p < .001$; Effekt der 1. Sitzungs-Seite in der 1. Sitzung $F_{1,95} = 5.6$, $p = .02$, in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 0.0.$, n.s., 2. Sitzung: Sitzung x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 14.8$, $p < .001$; Effekt der 2. Sitzungs-Seite in der 1. Sitzung $F_{1,95} = 0.1$, n.s.; in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 6.8$, $p = .01$). Dieser Nachteil der linken Seite überwog den oben beschriebenen Haupteffekt „Sitzung“. So hatten die Probanden, welche die erste Sitzung mit rechts und die zweite Sitzung mit links bearbeiteten, langsamere Reaktionszeiten. Im Kontrast dazu hatten alle anderen 3 Kombinationen der 1. Sitzungs-Seite und 2. Sitzungs-Seite immer in der zweiten Sitzung schnellere Reaktionszeiten als in der ersten Sitzung (Sitzung x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 15.0$, $p < .001$).

Die oben beschriebene Interaktion von Zeit zur Bearbeitung mit Regelhaftigkeit (schneller im Lauf der Zeit in regulären Blöcken, langsamer in zufälligen Blöcken) war abhängig von der

bearbeitenden Seite (Time on Task x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 8.1$, $p = .005$; Time on Task x Sitzung x 1. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 13.9$, $p < .001$; Time on Task x Sitzung x Regelhaftigkeit x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 8.2$, $p = .005$).

Um diese komplexen Interaktionen aufzuklären, wurde die Beschleunigung der Reaktionszeiten im Verlauf der Bearbeitung von regulären Blöcken für jede Sitzung in jeder Probandengruppe separat getestet: Diese war signifikant in der ersten Sitzung in der Links-Rechts-Gruppe ($F_{1,24} = 11.2$, $p = .003$; in den anderen Gruppen $F \leq 0.6$, n.s.) und in der zweiten Sitzung in der Rechts-Links-Gruppe ($F_{1,24} = 4.6$, $p = .04$; in den anderen drei Gruppen $F \leq 1.9$, n.s.). Der Unterschied zwischen der Links-Rechts-Gruppe und der Links-Links-Gruppe in der ersten Sitzung ist natürlich irrelevant, da beide Gruppen die erste Sitzung mit der gleichen Seite bearbeiteten.

Eine Verkürzung der Reaktionszeiten gegen Ende eines regulären Blocks trat auf, wenn der Block mit der linken Seite bearbeitet wurde. Es scheint, als gebe es ein höheres Verbesserungspotential bei Bearbeitung der regulären Reihenfolge bei der insgesamt langsameren linken Hand als bei der rechten Hand. Umgekehrt war eine Verlangsamung bei Bearbeitung zufälliger Blöcke spezifisch in der ersten Sitzung für die rechte Hand zu beobachten ($F_{1,23} = 10.5$, $p = .004$ in der Rechts-Rechts-Gruppe; $F_{1,24} = 9.6$, $p = .005$ in der Rechts-Links-Gruppe; $F \leq 0.5$, n.s. in den beiden Links-Gruppen).

3.2 Fehlerrate

Gemittelte Fehlerraten sind in Abbildung 3.2 dargestellt. Die Ergebnisse der Varianzanalyse sind in Tabelle 3.2 dargestellt. Mehr Fehler wurden in zufälligen als in regulären Blöcken gemacht ($F_{1,95} = 35.6$, $p < .001$). Die Fehlerrate nahm auch im Verlauf des Versuches zu, $F_{1,95} = 13.6$, $p < .001$. Ein Wechsel der Seite (Links-Rechts und Rechts-Links-Gruppe) verursachte eine höhere Fehlerrate als bei gleichbleibender Seite (Links-Links und Rechts-Rechts-Gruppen; 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 4.5$, $p = .04$). Wie die Interaktion von Sitzung x Regelhaftigkeit x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite, $F_{1,95} = 11.0$, $p < .001$, zeigt, war dieser Effekt nachweisbar in den zufälligen Blöcken der ersten Sitzung (1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 6.0$, $p = .02$) und für die regulären Blöcke in der zweiten Sitzung (1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungsseite $F_{1,95} = 8.2$, $p = .005$). Der erste Effekt, welcher irrelevant ist, da die Wechsel- und die gleichbleibenden Gruppen in der ersten Sitzung gleich behandelt wurden, erschien, weil die Wechsel-Gruppen signifikant mehr Fehler in zufälligen als in regelhaften Blöcken in der ersten Sitzung machten (Effekt der Regelhaftigkeit in der ersten Sitzung: Wechsel-Gruppen $F_{1,24} \geq 9.0$, $p \leq .006$; seitenkonstante Gruppen $F_{1,24}$ oder $F_{1,23} \leq 3.6$, $p \geq .07$). Der zweite Effekt entstand dadurch, dass die seitenkonstanten Gruppen signifikant weniger Fehler in regelhaften Blöcken im Vergleich zu zufälligen Blöcken in der zweiten Sitzung machten (Effekt der Regelhaftigkeit in der zweiten Sitzung: seitenkonstante Gruppen $F_{1,24}$ oder $F_{1,23} \geq 10.8$, $p \leq .003$; Wechsel-Gruppen $F_{1,24} \leq 4.0$, $p \geq .056$).

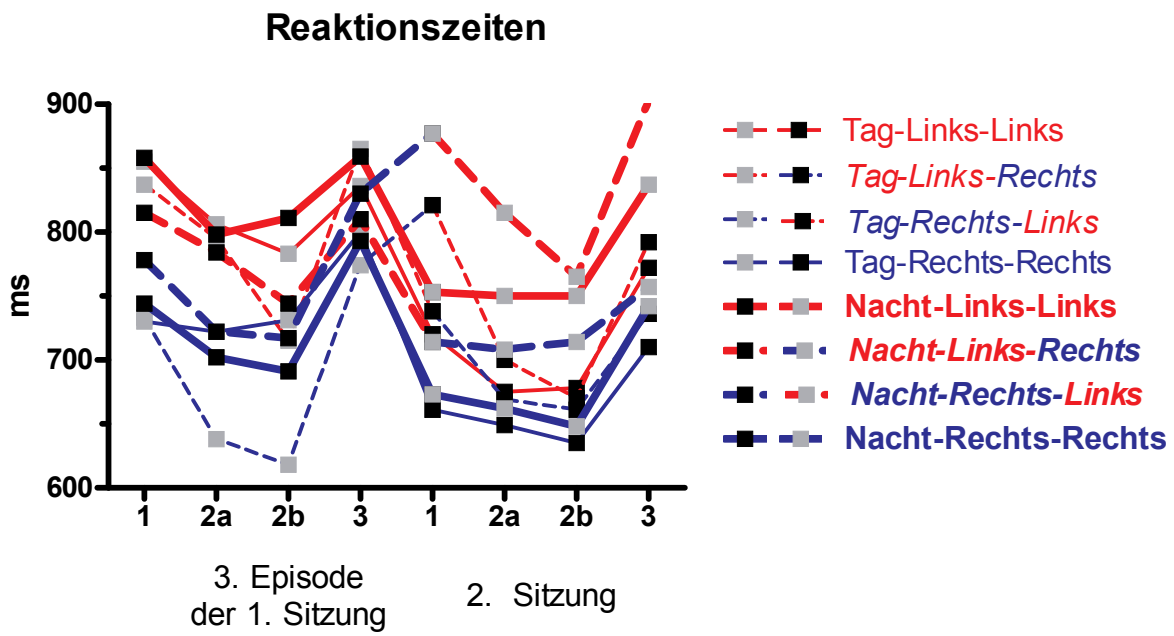


Abbildung 3.1: Dargestellt sind die gemittelten Reaktionszeiten über die 3. Episode der ersten Sitzung und die 4 Blöcke der zweiten Sitzung von allen Versuchsgruppen. Die graphische Darstellung der insgesamt 8 Versuchsgruppen stellt sich aus folgenden Faktoren zusammen:

- Graues Viereck = Die Aufgabe wurde morgens bearbeitet
- Schwarzes Viereck = Die Aufgabe wurde abends bearbeitet
- Fette Linie = Nachtprobanden (1. Sitzung am Abend, 2. Sitzung am Morgen)
- Dünne Linie = Tagprobanden (1. Sitzung am Morgen, 2. Sitzung am Abend)
- Rot = Die Aufgabe wurde mit links bearbeitet
- Blau = Die Aufgabe wurde mit rechts bearbeitet
- Durchgezogene Linie = Die Aufgabe wurde in beiden Sitzungen mit der gleichen Seite bearbeitet
- Unterbrochene Linie = Zur Bearbeitung der 2. Sitzung wurde die bearbeitetende Seite gewechselt

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren		1.1	1.5	2.0	0.1	.09	0.2	0.2
Sitzung (Sitzg.)	**23.6** **<.001**	4.2 <.04	**23.5** **<.001**	**14.8** **<.001**	0.2	0.0	**15.0** **<.001**	0.1
Regelhaftig-keit (Rgl)	**59.3** **<.001**	0.9	1.5	2.0	0.5	0.0	3.0	1.6
Time on Task (ToT)	3.2	2.0	1.0	0.2	0.7	0.5	**8.1** **<.005**	0.2
Sitzg. x Rgl.	0.3	0.2	0.2	1.2	0.1	0.0	0.2	0.9
Sitzg. x ToT.	1.0	0.5	**13.9** **<.001**	0.5	0.1	1.0	1.5	0.0
Rgl. x ToT.	**37.2** **<.001**	0.3	1.4	1.1	0.8	0.8	0.0	0.0
Sitzg. x Rgl. x ToT	0.1	5.5 0.2	0.3	2.6	0.3	0.0	**8.2** **.005**	1.0

Tabelle 3.1: ANOVA der Reaktionszeiten in der dritten Episode der ersten Sitzung vs. zweite Sitzung (F- und p-Werte). Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .01$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren		1.4	1.7	0.1	0.1	0.0	4.5 0.4	0.6
Sitzung (Sitzg.)	2.8 .095	3.8 .055	0.0	0.1	3.3 .07	0.6	0.5	0.0
Regelhaftig-keit (Rgl)	**35.6** **<.001**	1.4	0.0	0.2	0.0	0.0	0.6	1.6
Time on Task (ToT)	**13.6** **<.001**	0.0	0.9	0.1	1.4	1.0	0.3	1.0
Sitzg. x Rgl.	0.3	0.1	1.2	2.3	0.9	0.8	**11.0** **<.001**	0.3
Sitzg. x ToT.	0.6	1.2	0.7	0.0	0.5	0.0	0.0	0.4
Rgl. x ToT.	3.2 .08	0.7	0.0	2.2	1.2	0.6	0.6	0.1
Sitzg. x Rgl. x ToT	0.6	0.7	1.4	1.1	0.2	0.0	4.1 .047	0.0

Tabelle 3.2: ANOVA der Fehlerraten in der dritten Episode der ersten Sitzung vs. zweite Sitzung (Freiheitsgrade und P-Werte). Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .01$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

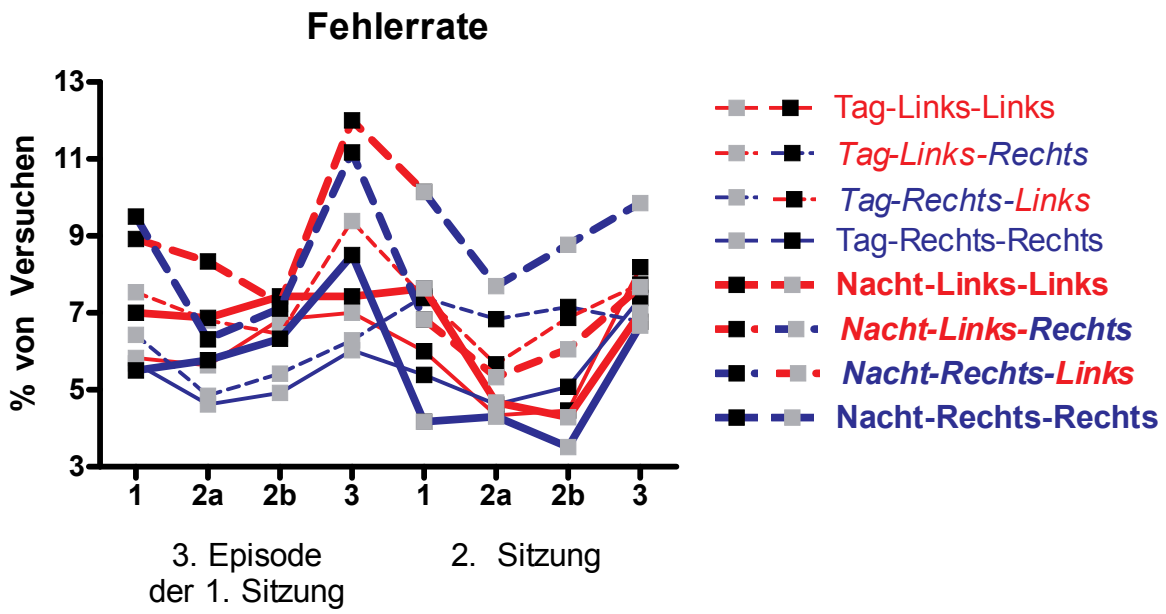


Abbildung 3.2: Dargestellt sind die gemittelten Fehlerraten über die 3. Episode der ersten Sitzung und die 4 Blöcke der zweiten Sitzung von allen Versuchsgruppen. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

3.3 N1-P1 Amplituden

N1-P1-Amplituden wurden lateral-posterior links (P7, PO7, O1) und rechts (P8, PO8, O2) als Differenz zwischen den Höchstwerten der N1 (Minimum zwischen 130 - 250 ms) und der P1 (Maximum zwischen 83 - 135 ms) gemessen. Die Daten wurden auf jeder Hemisphäre gebündelt (d.h., es wurde der Mittelwert über die drei Elektroden gebildet). Dadurch gab es in der Varianzanalyse einen Faktor (Hemisphäre) mehr als in den vorangegangenen ANOVAs. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3.3 zusammengefasst. In Abbildung 3.6 sind die Amplituden über Hemisphäre und Lokalisation gemittelt dargestellt. In Abbildung 3.7 sind die Unterschiede zwischen den Hemisphären dargestellt (Links-Rechts).

Die Interaktion Tag-Nacht x Sitzung, $F_{1,95} = 27.6$, $p < .001$, deutet auf gegensätzliche Effekte zwischen den Tag- und Nachtprobanden hin. Zur Veranschaulichung sind die Grand Mean Wellen dieses Effekts in Abbildung 3.3 dargestellt. Von der ersten bis zur zweiten Sitzung wurden die Amplituden bei den Nachtprobanden kleiner (Effekt von Faktor Sitzung separat für diese Gruppe: $F_{1,47} = 6.7$, $p = .01$) und größer bei den Tagprobanden ($F_{1,47} = 27.2$, $p < .001$). Diese zwei Gruppen (Tag- und Nachtprobanden) unterschieden sich daher in der zweiten Sitzung (Effekt von Faktor Tag-Nacht in der ersten Sitzung: $F_{1,95} = 0.2$, n.s.; in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 9.6$, $p = .003$).

Insgesamt waren die Amplituden in zufälligen Blöcken größer als in regelhaften Abschnitten (Regelhaftigkeit $F_{1,95} = 23.6$, $p < .001$). Der Effekt der Regelhaftigkeit wurde durch den Faktor Zeit zur Bearbeitung moduliert (Regelhaftigkeit x Time on Task $F_{1,95} = 21.9$, $p <.001$). Amplituden waren im ersten zufälligen Block am größten und während des ersten regelhaften Blocks

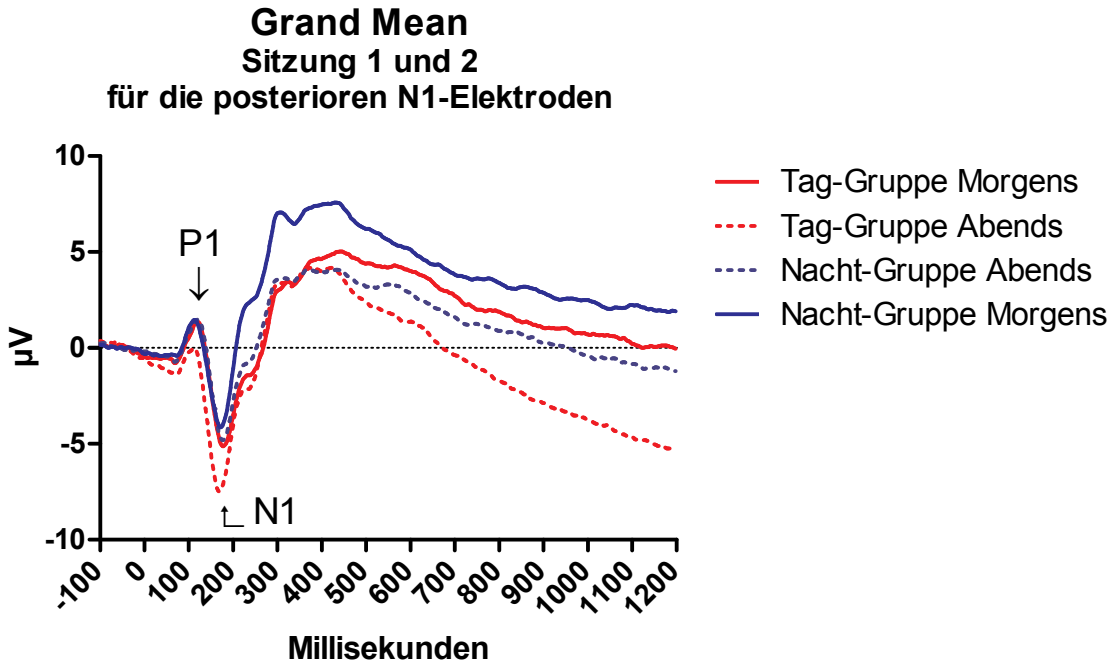


Abbildung 3.3: Dargestellt sind die Grand Means für die posterioren N1-Elektroden (gemittelt über P7, PO7, O1, P8, PO8, O2) für die Sitzung 1 und 2 in der Tag- und der Nachtgruppe. Die graphische Darstellung setzt sich aus folgenden Faktoren zusammen:

- Rot = Taggruppe
- Blau = Nachtgruppe
- Durchgezogene Linie = Sitzung Morgens
- Gepunktete Linie = Sitzung Abends

am kleinsten (Effekt Regelhaftigkeit mit den beiden ersten Blöcken $F_{1,95} = 43.6$, $p < .001$). Im zweiten regelhaften Block wurden die Amplituden wieder etwas größer (Time on Task vom ersten bis zum zweiten regelhaften Block, $F_{1,95} = 18.9$, $p < .001$) und blieben bis zum zweiten zufälligen Block auf diesem Level (Effekt der Regelhaftigkeit mit den beiden finalen zwei Blöcken $F_{1,95} = 0.0$, n.s). Die Interaktion Regelhaftigkeit x Time on Task mit Tag-Nacht x 2. Sitzungs-Seite, $F_{1,95} = 13.1$, $p < .001$, war signifikant. Die graphische Darstellung dieser Grand Means erfolgt separat für die 4 Gruppen, zusammengefasst in Abbildung 3.4. 1. Gruppe sind die Tagprobanden, welche die zweite Sitzung mit links bearbeiteten. 2. Gruppe sind die Tagprobanden, welche die zweite Sitzung mit rechts bearbeiteten. 3. Gruppe sind die Nachtprobanden, welche die zweite Sitzung mit links bearbeiteten. 4. Gruppe sind die Nachtprobanden, welche die zweite Sitzung mit rechts bearbeiteten.

Man sieht, dass der Effekt von Regelhaftigkeit x Time on Task bei den Nachtprobanden, welche die zweite Sitzung mit links bearbeiteten, am stärksten ausgeprägt war ($F_{1,24} = 27.2$, $p < .001$), gefolgt von den Tagprobanden, welche die zweite Sitzung mit rechts bearbeiteten ($F_{1,24} = 7.1$, $p = .01$). Zu sehen ist diese signifikante Wechselwirkung an den insgesamt kleineren N1-P1-Amplituden der Grand-Means der Faktoren „Regelhafte Reihenfolge“ und „Sitzungsanfang“ (in Abbildung 3.4 die blau durchgezogene Linie) bei den Nachtprobanden links (hier ist die N1 der durchgezogenen blauen Linie kleiner als bei allen 3 anderen Bedingungen), sowie bei den Tagprobanden rechts (hier ist die P1 der durchgezogenen blauen Linie kleiner als bei den beiden gepunkteten Linie und die N1 kleiner als die rote durchgezogene Linie, sodass die N1-P1-Amplitude insgesamt am kleinsten ist). Bei den anderen Probandengruppen konnten Haupteffekte nur mit dem Faktor Regelhaftigkeit nachgewiesen werden (Niedrigere Amplituden in regelhaften Blöcken).

Wie Abbildung 3.7 zeigt, waren Amplituden generell größer in der rechten Hemisphäre (Hemisphäre: $F_{1,95} = 22.2$, $p < .001$) und waren größer kontralateral zur bearbeitenden Seite, sowohl in der ersten (Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite x Sitzung $F_{1,95} = 26.6$, $p < .001$; Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 16.4$, $p < .001$) als auch in der zweiten Sitzung (Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite x Sitzung $F_{1,95} = 27.6$, $p < .001$; Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 31.6$, $p < .001$).

Die Grand-Means der Elektroden kontra- versus ipsilateral zur 1. oder 2. Sitzungsseite sind separat für die 1. und 2. Sitzung in Abbildung 3.5 dargestellt. Trotz der sitzungs-unabhängigen Interaktion Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite ($F_{1,95} = 13.7$, $p < .001$) war diese kontralaterale Verbesserung sitzungsspezifisch. Es gab weder einen "Lern“-Effekt von der 1. Sitzungs-Seite auf die VEP Amplituden in der zweiten Sitzung (Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 0.3$, n.s.), noch gab es antizipatorische Effekte der zweiten Sitzungs-Seite auf die VEP-Amplituden in der ersten Sitzung (Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 1.0$, n.s.). Entsprechend erscheint in Abbildung 3.5 die N1 kontralateral früher als ipsilateral (in Sitzung 1 durchgezogene rote Linie früher als durchgezogene blaue Linie, in Sitzung 2 gepunktete rote Linie früher als die gepunktete blaue Linie). Die Seite der 1. Sitzung hat in der 2. Sitzung keine signifikanten Effekte (durchgezogene rote Linie = durchgezogene blaue Linie). Die Abbildung zeigt außerdem, dass die kontralaterale Erhöhung der N1-P1-Amplitude

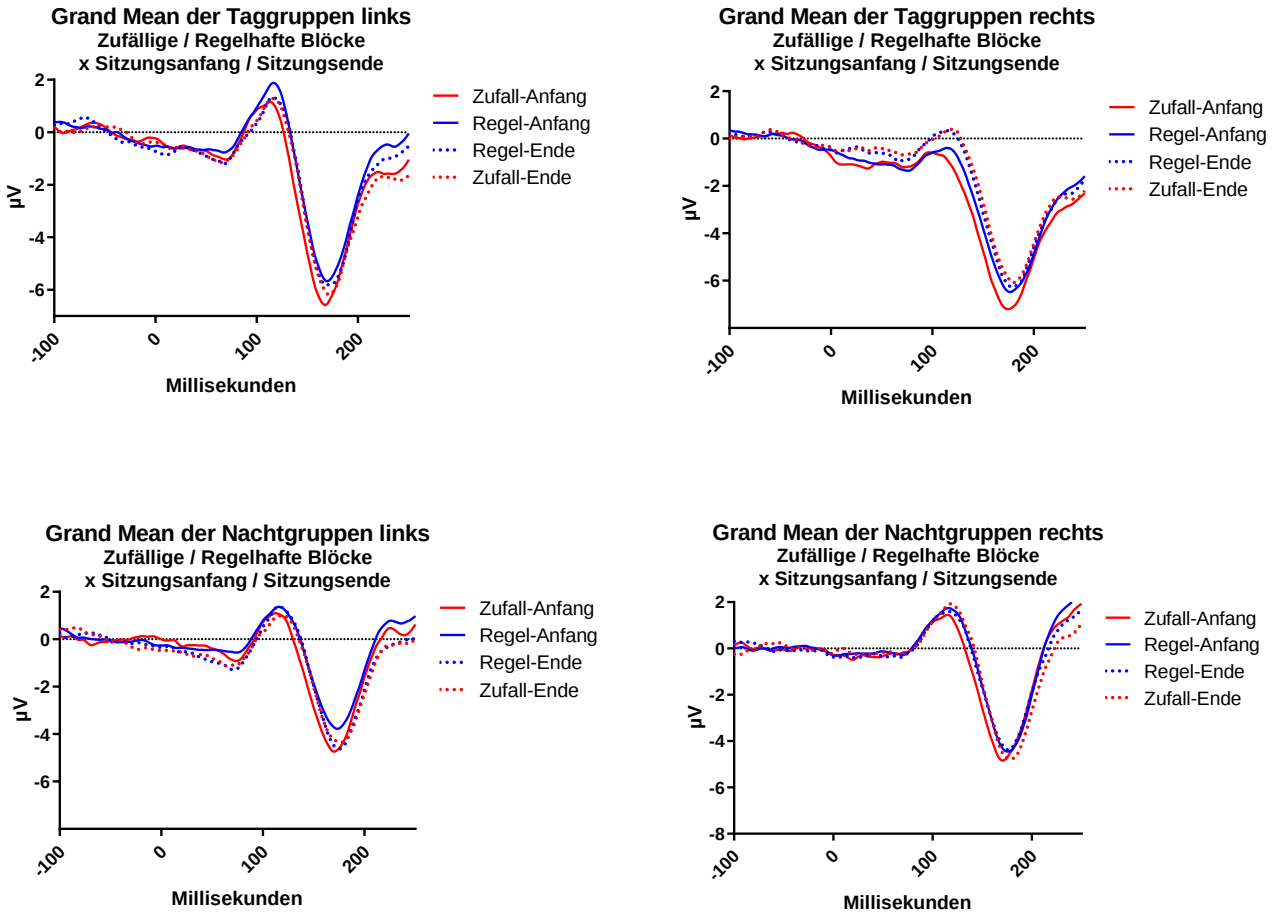


Abbildung 3.4: Dargestellt sind die Grand Means für die posterioren N1-Elektroden für die zufälligen / regelhaften Blöcke im 1. oder 2. Teil einer Sitzung. Die graphischen Darstellungen stellen sich aus folgenden Faktoren zusammen:

- Rot = Zufällige Farbreihenfolge
- Blau = Regelhafte Farbreihenfolge
- Durchgezogene Linie = Sitzungsanfang
- Gepunktete Linie = Sitzungsende

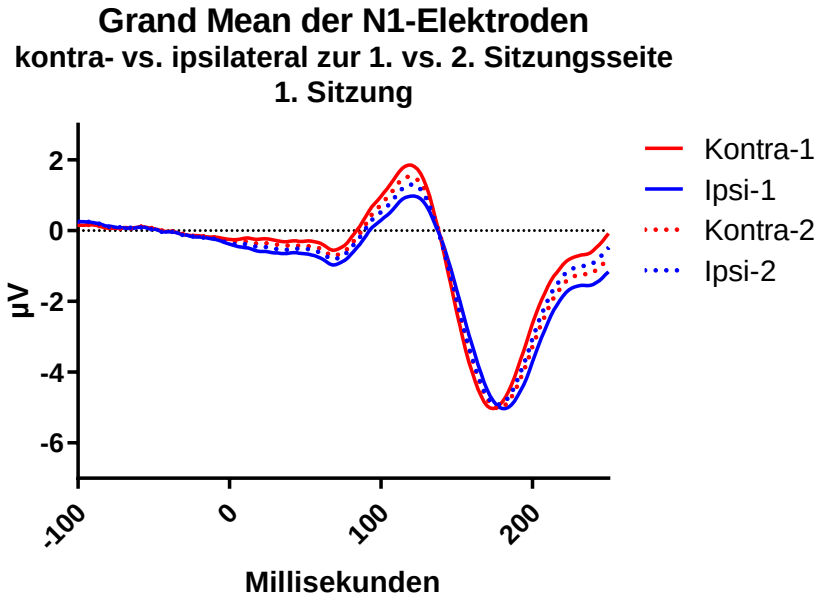
ausschließlich auf eine kontralaterale Erhöhung der P1-Komponente zurückzuführen ist und bestätigt die Spezifität dieses Effekts für die jeweilige Sitzung.

In der Links-Rechts-Taggruppe wurde die rechtshemisphärische Asymmetrie in regelhaften Blöcken im Vergleich zu zufälligen Blöcken geringer (Hemisphäre x Regelhaftigkeit x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite x Tag-Nacht $F_{1,95} = 13.1$, $p < .001$; Effekt der Hemisphäre x Regelhaftigkeit in Links-Rechts-Taggruppe $F_{1,12} = 10.3$, $p = .007$). Aber da dieser Effekt Änderungen innerhalb der Sitzungen beschreibt und keine Änderungen zwischen den beiden Sitzungen (der Faktor Sitzung war an diesem Effekt nicht beteiligt), beschreibt er ebenfalls keinen Aspekt der erwarteten Gedächtnisstabilisierung über das Konsolidierungsintervall hinweg. In den anderen sieben Gruppen war der Effekt nicht signifikant, $F \leq 3.4$, $p \geq .09$. Dieser Effekt in der Links-Rechts-Taggruppe galt vor allem für die ersten Blöcke (Hemisphäre x Regelhaftigkeit x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite x Tag-Nacht x Time on Task $F_{1,95} = 5.2$, $P = .03$; aufgelöst auf Hemisphäre x Regelhaftigkeit x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite x Tag-Nacht Interaktionen für den ersten Block, $F_{1,95} = 14.9$, $p < .001$, aber nicht für den zweiten Block, $F_{1,95} = 0.3$, n.s.). Es gab keine anderen Interaktionen von Hemisphäre x Regelhaftigkeit x 1. Sitzungs-Seite, welche theoretisch auf einen Lerneffekt in der ersten Sitzung hindeuten würden, welcher vielleicht bis in die zweite Sitzung reichen würde.

3.4 N1-Latenzen

Mittlere Latenzen des N1-Gipfels sind in Abbildung 3.8 dargestellt. Die Ergebnisse der Varianzanalyse sind in Tabelle 3.4 zusammengefasst. Die N1 gipfelte früher in der zweiten als in der ersten Sitzung (174 ms vs. 183 ms; Sitzung: $F_{1,95} = 104.0$, $p <. 001$, siehe Abbildung 3.3) und früher in den ersten Blöcken als in den zweiten Blöcken innerhalb einer Sitzung (177 ms vs. 181 ms; Time on Task: $F_{1,95} = 26.9$, $p. < .001$). N1-Latenzen waren generell nicht durch den Effekt der Regelhaftigkeit beeinflusst. Ausnahme bildeten hier die Rechts-Links-Nachtprobanden (und tendenziell auch die Links-Rechts-Nachtprobanden), bei denen die N1 später in den regelhaften Blöcken als in den zufälligen Blöcken gipfelte (Regelhaftigkeit x Tag-Nacht x 1. Sitzungs-Seite x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 6.6$, $p = .01$; Effekt der Regelhaftigkeit in der Rechts-Links-Nachtgruppe $F_{1,11} = 8.8$, $p = .01$; In der Links-Rechts-Nachtgruppe $F_{1,12} = 4.2$, $p = .06$; In jeder der anderen 6 Gruppen $F \leq 1.7$, n.s.).

Hinsichtlich der Hemisphären-Asymmetrie (siehe Abbildung 3.9) gipfelte die N1 in beiden Sitzungen auf der kontralateralen Hemisphäre früher als auf der ipsilateralen Seite (Bearbeitende Seite, siehe Abbildung Abbildung 3.5), Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 21.6$, $p < .001$; Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite x Sitzung $F_{1,95} = 50.8$, $p < .001$; Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 66.4$, $p < .001$; Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite x Sitzung $F_{1,95} = 31.3$, $p < .001$; Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 16.5$, $p < .001$. Die kontralaterale Beschleunigung durch die 1. Sitzungs-Seite war spezifisch für die erste Sitzung. Sie übertrug sich nicht als Gedächtnisbildung in die zweite Sitzung (Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 0.4$, n.s.). Es gab auch keine antizipatorischen



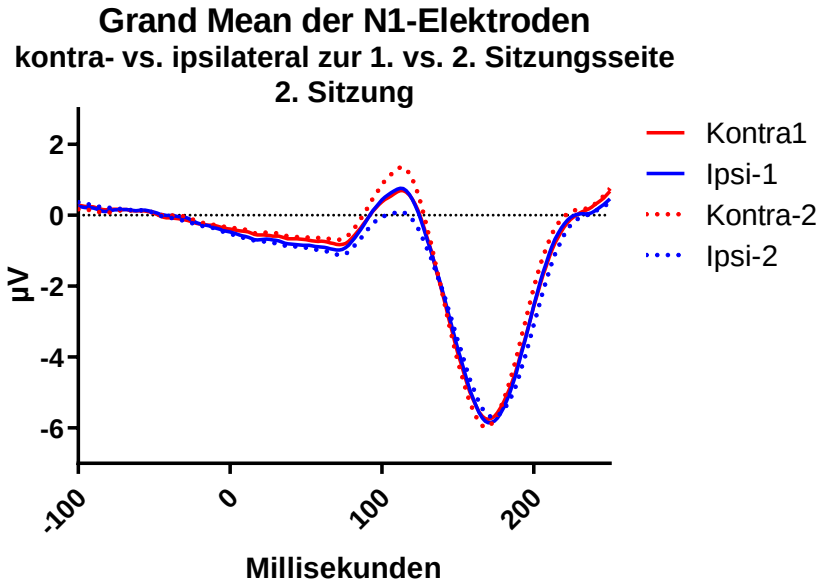


Abbildung 3.5: Dargestellt sind die Grand Means für die posterioren N1-Elektroden, gemittelt über jeweils 3 Elektroden (P7, PO7, O1 bzw. P8, PO8, O2). Die graphische Darstellung stellt sich aus folgenden Faktoren zusammen.

- Rot = Die Elektroden sind kontralateral
- Blau = Die Elektroden sind ipsilateral
- Durchgezogene Linie = 1. Sitzung
- Gepunktete Linie = 2. Sitzung

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren		3.6 .06	0.8	0.0	0.3	0.6	0.1	1.6
Sitzung (Sitzg.)	1.3	**27.6** **<.001**	1.4	0.0	1.4	3.9 .053	0.1	0.9
Regelhaftig-keit (Rgl)	**23.6** **<.001**	2.4	4.0 .048	0.2	0.4	0.2	0.5	0.6
Time on Task (ToT)	1.4	0.1	0.2	1.5	2.7	3.0 .09	1.0	1.8
Sitzg. x Rgl.	0.4	1.3	2.7	4.6 .04	0.1	0.7	0.4	0.1
Sitzg. x ToT.	2.4	5.8 .02	0.2	0.0	1.5	4.1 .046	0.0	1.5
Rgl. x ToT.	**21.9** **<.001**	0.0	0.2	3.4 .07	3.3 .07	**13.1** **<.001**	0.0	1.6
Sitzg. x Rgl. x ToT	0.7	0.8	0.8	2.0	0.1	0.0	0.0	0.3
Hemisphäre (H)	**22.2** **<.001**	3.6 .06	3.7 0.6	**13.7** **<.001**	1.2	0.7	0.6	0.7
H. x Sitzg	0.5	0.8	**26.6** **<.001**	**27.6** **<.001**	0.5	0.4	0.5	0.0
H. x Rgl	0.5	0.1	0.1	4.4 .04	0.2	0.8	0.0	**13.1** **<.001**
H. x ToT	3.8 .06	0.1	0.0	3.1 .08	3.1 .08	4.7 .03	5.5 .02	2.6
H. x Sitzg. x Rgl	0.4	0.6	0.4	1.3	0.5	1.8	0.4	2.9 .09
H. x Sitzg. x ToT	1.1	4.7 .03	1.1	0.7	2.8 .10	0.3	0.5	
H. x Rgl. x ToT	0.6	0.0	1.1	0.1	0.1	0.8	0.1	5.2 .03
H. x Sitzg. x. Rgl x ToT	1.4	0.0	1.9	1.0	0.9	1.6	1.9	0.4

Tabelle 3.3: ANOVA der N1-P1 Amplituden, gemessen lateral-posterior (P78, PO78, O12) in der dritten Episode der ersten Sitzung vs. zweite Sitzung (F- und p-Werte). Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .01$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

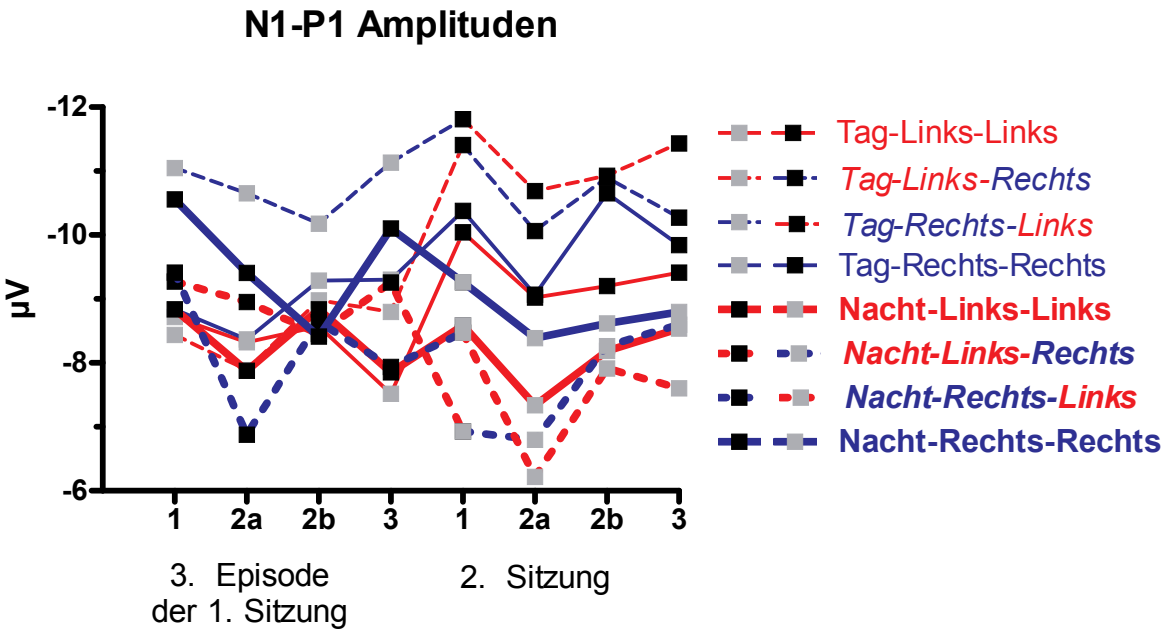


Abbildung 3.6: Dargestellt sind die über die Hemisphären und Lokalisationen gemittelten N1-P1-Amplituden. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

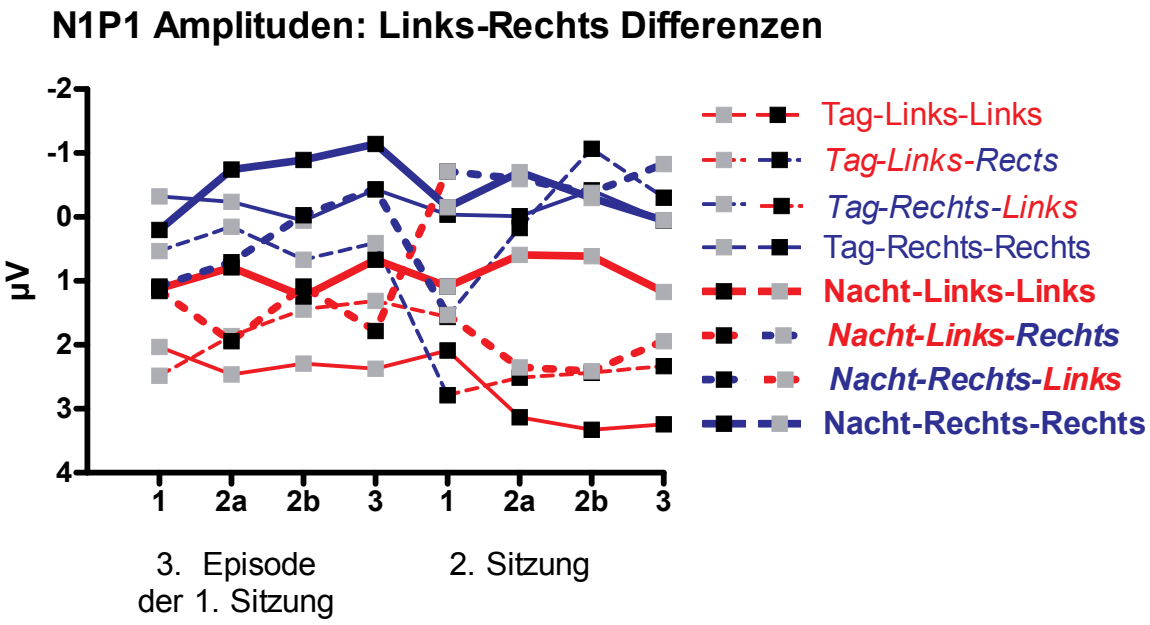


Abbildung 3.7: Dargestellt sind die Differenzen der N1-P1-Amplituden zwischen den Hemisphären (Links-Rechts). Größere Amplituden an der linken Seite bewirken eine negative Differenz, an der rechten Seite eine positive Differenz. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

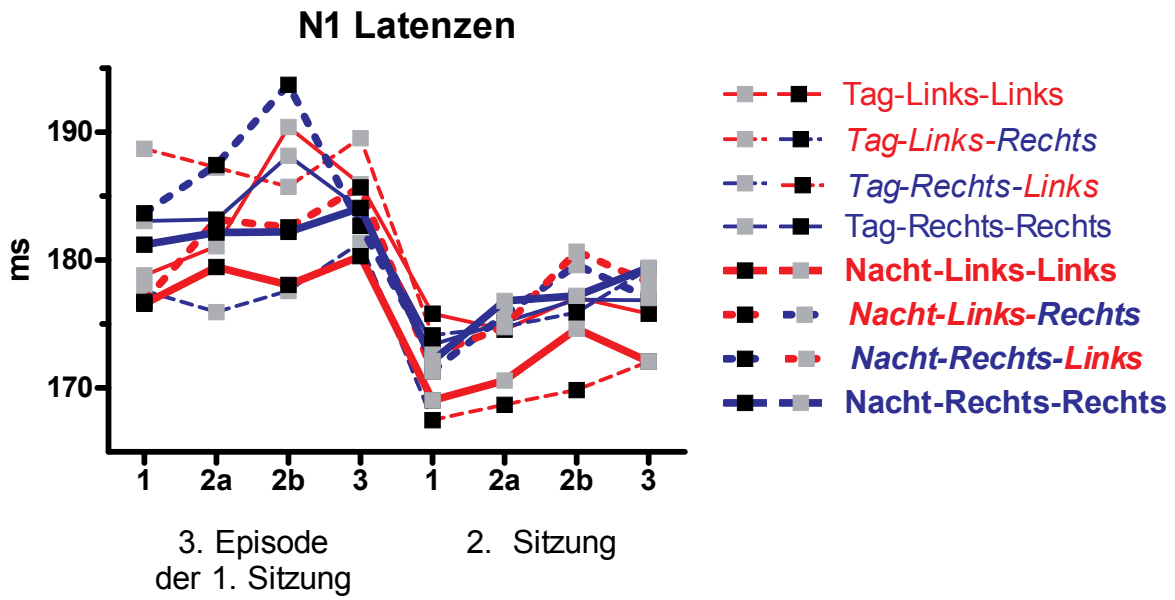


Abbildung 3.8: Dargestellt sind die N1-Latenzen. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

Effekte der zweiten Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung (Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 1.2$, n.s.).

3.5 P3-Amplituden

P3-Amplituden wurden zentral-parietal gemessen, wo sie am größten waren, jedoch nicht an der Scheitellinie, sondern lateral-links (CP5, CP1) und rechts (CP6, CP2), um hemisphären-spezifische Effekte zu identifizieren. Die Daten wurden als mittlere Amplituden 275 - 500 ms nach dem Stimulus gemessen und über beiden Ableitepositionen, jeweils separat für jede Seite, gemittelt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3.5 dargestellt. Die mittleren Amplituden sind in Abbildung 3.11 dargestellt. Der Haupteffekt Sitzung, $F_{1,95} = 11.1$, $= .001$, wurde durch seine Interaktion mit dem Faktor Tag-Nacht relativiert, $F_{1,95} = 41.9$, $p < .001$: Die größten Amplituden gab es während der zweiten Sitzung der Nachtprobanden, zunehmend von der ersten zur zweiten Sitzung (Effekt von Sitzung bei den Nachtprobanden, $F_{1,47} = 55.3$, $p < .001$, siehe Abbildung 3.10). Bei den Tagprobanden verringerten sich die Amplituden etwas im Verlauf von der ersten zur zweiten Sitzung ($F_{1,48} = 4.4$, $p = .04$), sodass die Amplituden sich zwischen den Tag- und Nachtgruppen in der zweiten Sitzung stark unterschieden ($F_{1,95} = 17.8$, $p < .001$; in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 0.9$, n.s.). Während der Sitzungen verringerten sich die P3-Amplituden etwas mit Time on Task, $F_{1,95} = 11.9$, $p = .001$.

Unter Betrachtung der Hemisphären-Asymmetrie (siehe Abbildung 3.12) waren die P3-Amplituden stärker positiv auf der kontralateralen Hemisphäre, besonders in der ersten Sitzung: Hemisphäre x Sitzung x 1. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 9.3$, $p = .003$, erklärt durch den Effekt Hemisphäre x 1. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung, $F_{1,95} = 9.7$, $p = .002$, nicht in der zweiten Sitzung, $F_{1,95}$

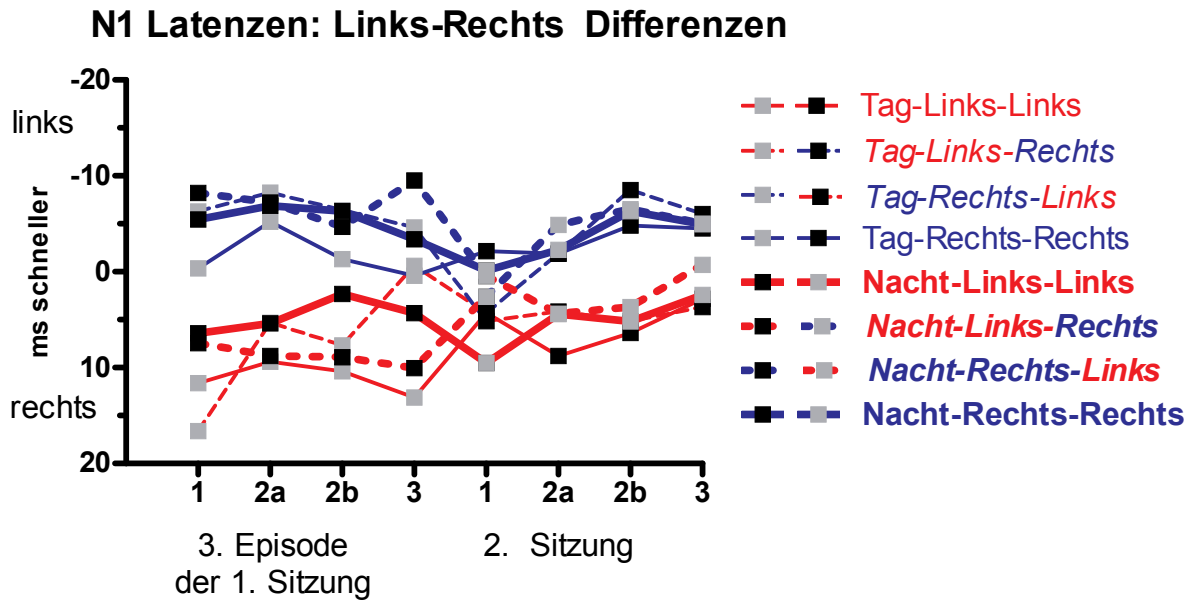


Abbildung 3.9: Dargestellt sind die N1-Latenzen im Links-Rechts Vergleich. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

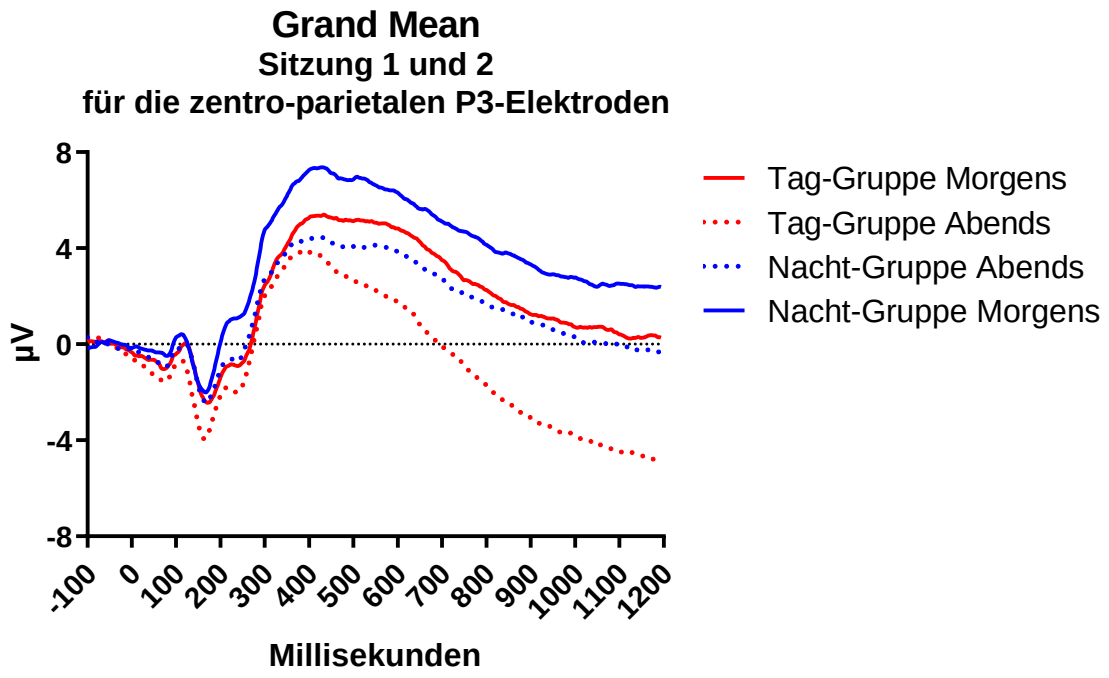


Abbildung 3.10: Dargestellt sind die Grand Means für die zentro-parietalen P3-Elektroden (CP5, CP1, CP2, CP6) für die Sitzung 1 und 2 in der Tag- und der Nachtgruppe. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.3.

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren Zeile		0.0	0.0	1.3	3.0 .09	0.6	0.0	1.5
Sitzung (Sitzg.)	**104.0** **<.001**	1.5	0.0	0.0	0.7	1.9	1.0	0.0
Regelhaftig-keit (Rgl)	3.0 .09	3.6 .06	0.1	0.5	0.1	0.3	0.0	**6.6** **.01**
Time on Task (ToT)	**26.9** **<.001**	0.2	0.0	0.3	0.0	0.6	0.0	2.1
Sitzg. x Rgl.	0.0	0.0	0.2	0.7	0.0	1.9	1.2	1.8
Sitzg. x ToT.	0.3	1.8	0.4	0.7	1.5	4.1 .046	0.0	1.5
Rgl. x ToT.	1.5	0.5	0.4	2.3	0.6	1.3	0.2	2.5
Sitzg. x Rgl. x ToT	0.1	0.5	3.9 .051	0.0	1.5	0.5	0.0	0.1
Hemisphäre (H)	1.5	1.1	**21.6** **<.001**	3.7 .06	0.0	0.4	0.7	0.4
H. x Sitzg	1.0	1.0	**50.8** **<.001**	**31.3** **<.001**	0.1	0.2	0.1	1.3
H. x Rgl	1.0	0.2	0.5	2.8 .10	0.7	0.1	0.1	1.3
H. x ToT	4.7 .03	0.1	3.3 0.7	1.8	0.9	1.7	0.4	2.1
H. x Sitzg. x Rgl	0.3	1.1	0.5	1.6	0.1	0.0	1.7	0.3
H. x Sitzg. x ToT	3.7 .06	0.0	0.1	0.7	0.0	0.5	0.1	0.2
H. x Rgl. x ToT	03.4 .07	0.3	1.1	0.5	0.2	2.2	1.4	1.1
H. x Sitzg. x. Rgl x ToT	0.0	2.0	0.0	0.5	2.0	1.3	0.4	0.0

Tabelle 3.4: ANOVA der N1-Latenzen, gemessen an der lateral-posterioren Seite (P78, PO78, O12) in der dritten Episode der ersten Sitzung vs. zweite Sitzung (Freiheitsgrade und P-Werte). Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .050$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

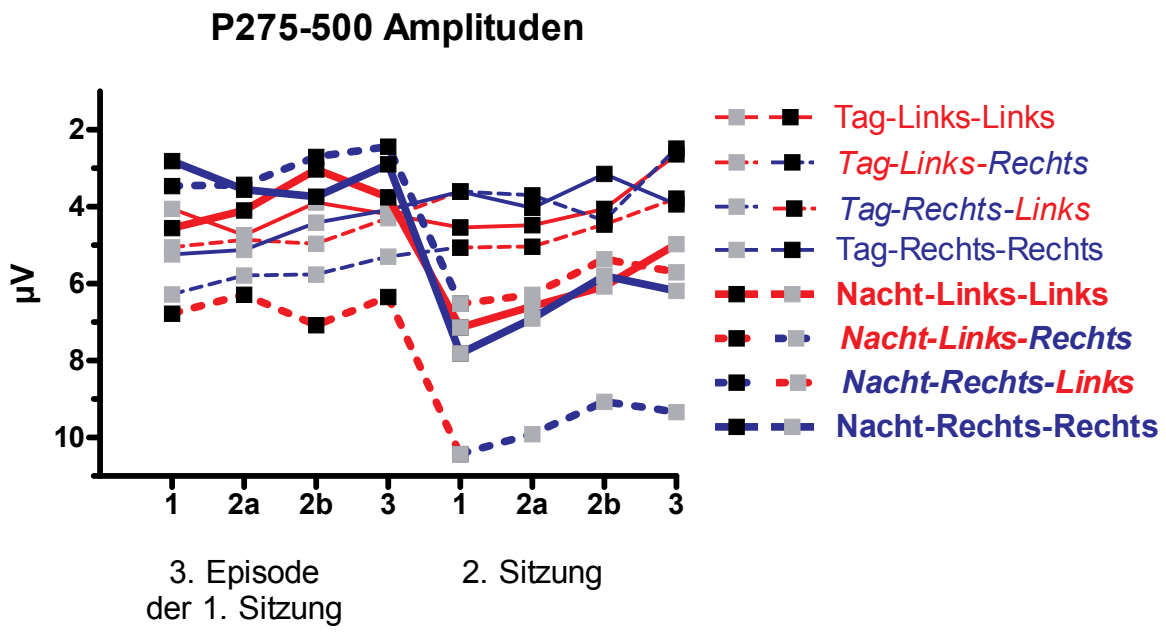


Abbildung 3.11: Dargestellt sind die P3-Amplituden. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

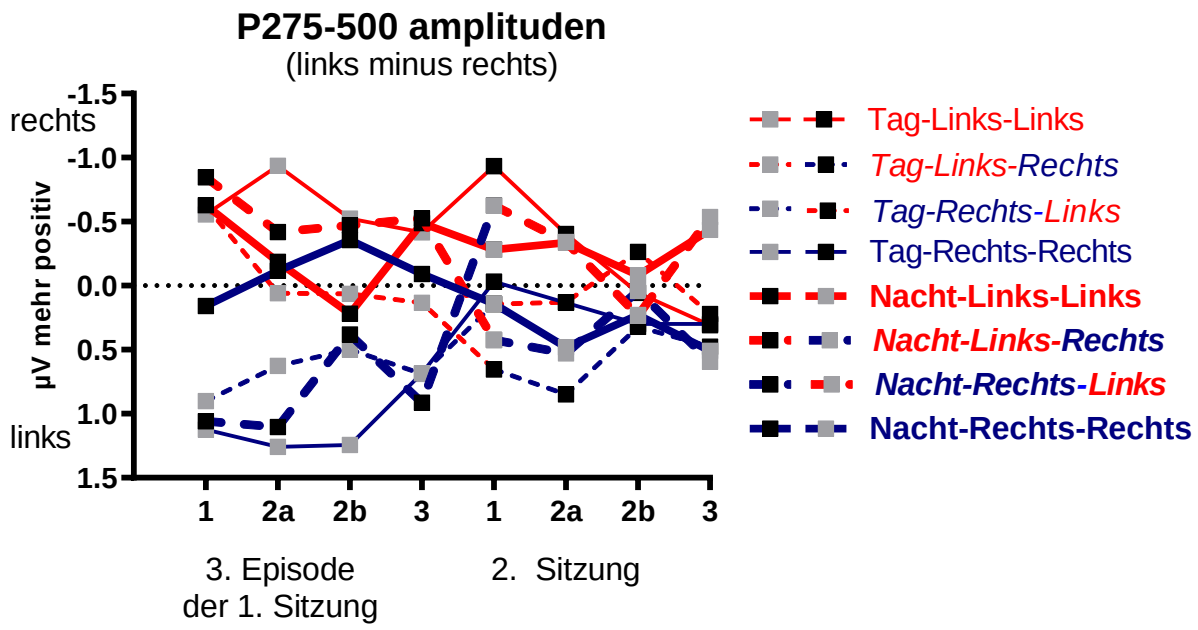


Abbildung 3.12: Dargestellt sind die P3-Amplituden im Vergleich Links vs. Rechts. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren		3.4 .07	0.7	1.0	3.2 .08	2.7 .10	1.9	0.3
Sitzung (Sitzg.)	**11.1** **<.001**	**41.9** **<.001**	0.0	0.0	0.5	0.7	0.1	0.3
Regelhaftig-keit (Rgl)	0.5	1.4	0.3	0.0	0.9	0.0	0.0	0.2
Time on Task (ToT)	**11.9** **<.001**	0.2	0.0	1.0	0.0	0.1	0.3	0.0
Sitzg. x Rgl.	0.0	1.2	1.8	1.2	0.2	0.6	0.0	0.2
Sitzg. x ToT.	1.8	1.0	0.1	0.0	0.1	2.6	0.1	0.1
Rgl. x ToT.	1.9	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.6	0.8
Sitzg. x Rgl. x ToT	0.3	0.0	2.0	1.3	1.0	0.0	0.8	0.6
Hemisphäre (H)	0.7	0.6	3.4 .07	0.9	0.2	0.7	0.5	0.0
H. x Sitzg	0.0	0.3	**9.3** **.003**	3.5 .06	0.4	3.4 .07	0.0	0.8
H. x Rgl	1.0	0.4	1.1	0.0	0.2	**7.5** **.007**	0.5	0.1
H. x ToT	0.4	0.4	2.7 .10	0.9	0.5	0.1	1.9	0.9
H. x Sitzg. x Rgl	0.0	0.2	3.2 .08	2.6	**7.1** **.009**	0.2	0.0	0.9
H. x Sitzg. x ToT	0.6	0.0	3.8 .056	1.4	0.7	0.1	1.4	3.5 .06
H. x Rgl. x ToT	2.5	0.1	0.4	1.5	1.1	1.7	1.9	0.0
H. x Sitzg. x. Rgl x ToT	0.7	1.4	0.0	0.2	0.4	4.0 .049	2.4	0.0

Tabelle 3.5: ANOVA der P3-Amplituden, gemessen an centro-parietalen Positionen (CP1, CP2, CP5 und CP6) in der dritten Episode der ersten Sitzung vs. zweite Sitzung (F- und p-Werte). Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .01$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

=0.0, n.s. Die Nachtprobanden hatten weniger Asymmetrien in den regulären als in den zufälligen Blöcken in der ersten Sitzung, Hemisphäre x Sitzung x 1. Sitzungs-Seite x Regelhaftigkeit x Tag-Nacht $F_{1,95} = 7.1$, $p = .009$ (Hemisphäre x Sitzung x 1. Sitzungs-Seite x Regelhaftigkeit für Nachtprobanden $F_{1,47} = 10.1$, $p = .003$; für Tagprobanden $F_{1,48} = 0.4$, n.s.).

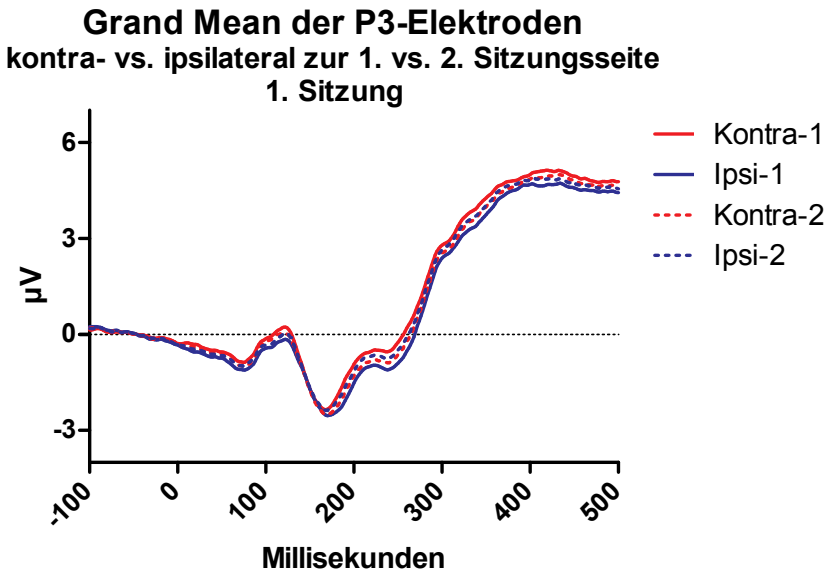
Tagprobanden, welche die zweite Sitzung mit rechts, und Nachtprobanden, welche die zweite Sitzung mit links bearbeiteten, zeigten während beider Sitzungen mehr links-rechts Asymmetrien in regelhaften als in zufälligen Blöcken (Hemisphäre x 2. Sitzungs-Seite x Regelhaftigkeit x Tag-Nacht $F_{1,95} = 7.5$, $p = .007$). Interessant für unsere Studie wären signifikante Effekte der 1. Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung, idealerweise beeinflusst durch den Faktor Tag-Nacht, gewesen. Solche Effekte konnten nicht nachgewiesen werden. Die Grand-Means der Elektroden kontra- versus ipsilateral zur 1. oder 2. Sitzungsseite sind separat für die 1. und 2. Sitzung in Abbildung 3.13 dargestellt. Die Abbildung zeigt die kontralaterale Erhöhung und ipsilaterale Erniedrigung der P3-Amplitude bezüglich der 1. Sitzungsseite in der 1. Sitzung, aber lässt keinerlei Effekte in der 2. Sitzung erkennen.

3.6 vEOG und hEOG

Um mögliche Auswirkungen ungenügend korrigierter Augenbewegungen und Lidschläge auf die in 3.5 beschriebenen Effekte auf die P3-Amplitude zur untersuchen, erfolgten Varianzanalysen mit den mittleren Amplituden des vEOG und hEOG im Zeitraum von 275 - 500 ms. Die Mittelwerte sind in den Abbildungen 3.14 und 3.15 dargestellt. Dabei war das vEOG relevant für Hemisphären-unabhängige Effekte, das hEOG für Hemisphären-Effekte.

Die Ergebnisse der Varianzanalyse des vEOG sind in Tabelle 3.6 dargestellt. Amplituden waren durchweg positiv, da die relevanten Signale in vEOG durch Lidschläge entstanden, welche zu einer positiven Polarität in unserer vEOG-Ableitung (über vs. unter dem Auge) führten. Probanden blinzelten mehr in der ersten als in der zweiten Sitzung, $F_{1,95} = 7.5$, $p = .007$. Andere Effekte waren nicht signifikant. Daher hatte das vEOG deutlich unterschiedliche Effekt-Muster im Vergleich zur P3.

Die Ergebnisse der Varianzanalyse des hEOG sind in Tabelle 3.7 zusammengefasst. In der 1. Sitzung zeigten sich bei Versuchspersonen mit rechtsseitiger Aufgabe negative Spannungen und bei Versuchspersonen mit linksseitiger Aufgabe positive Spannungen von durchschnittlich 1 µV. Dies deutete auf systematische Augenbewegungen zur Aufgabenseite hin, jedoch im Durchschnitt nur in einem von sechzig Durchgängen, da die innere Grenze des Stimulus 4° von der Fixierung lag und Augenbewegungen von 1° Spannungen von ca. 15 µV auslösten (ergibt 60 µV für 4°, Sitzung x 1. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 8.3$, $p = .005$, Effekt der 1. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 8.9$, $p = .004$). Überraschenderweise wurde ein vergleichbarer Effekt in der 1. Sitzung durch die Bearbeitungs-Seite in der nachfolgenden zweiten Sitzung ausgelöst (Sitzung x 2. Sitzungs-Seite $F_{1,95} = 7.5$, $p = .007$, Effekt der 2. Sitzungs-Seite in der ersten Sitzung $F_{1,95} = 9.4$, $p = .003$). Zusammengefasst zeigten diese zwei Interaktionen von Faktor Sitzung mit den Faktoren 1. und 2. Sitzungs-Seite, dass nur die Probanden, welche in der zweiten Sitzung



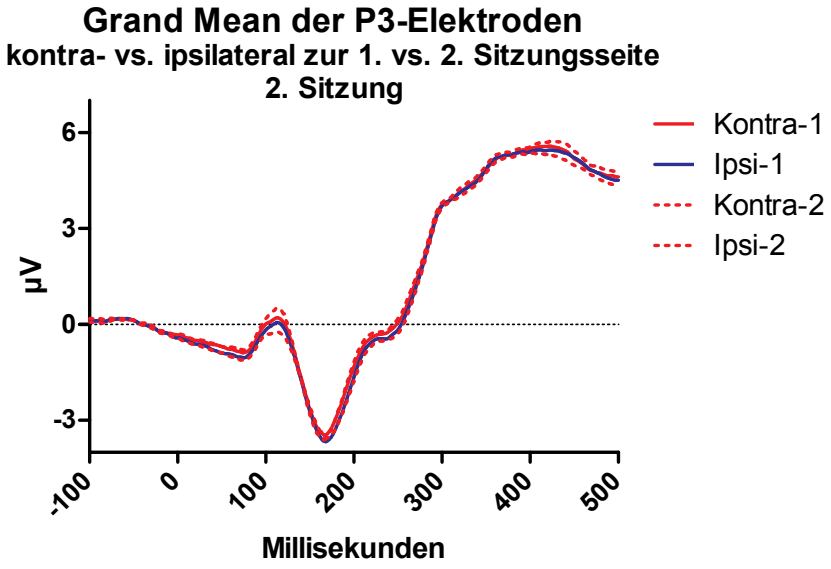


Abbildung 3.13: Dargestellt sind die Grand Means für die zentro-parietalen P3-Elektroden, gemittelt über jeweils 2 Elektroden (CP5, CP1 bzw. CP6, CP2). Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.5.

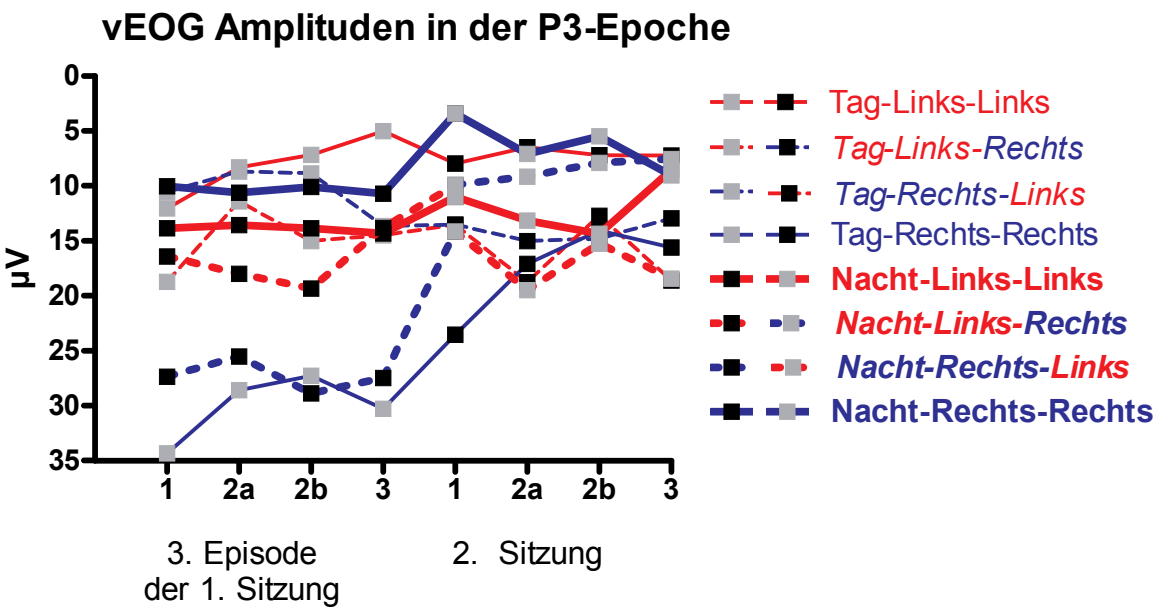


Abbildung 3.14: Dargestellt sind die gemittelten vEOG-Amplituden. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

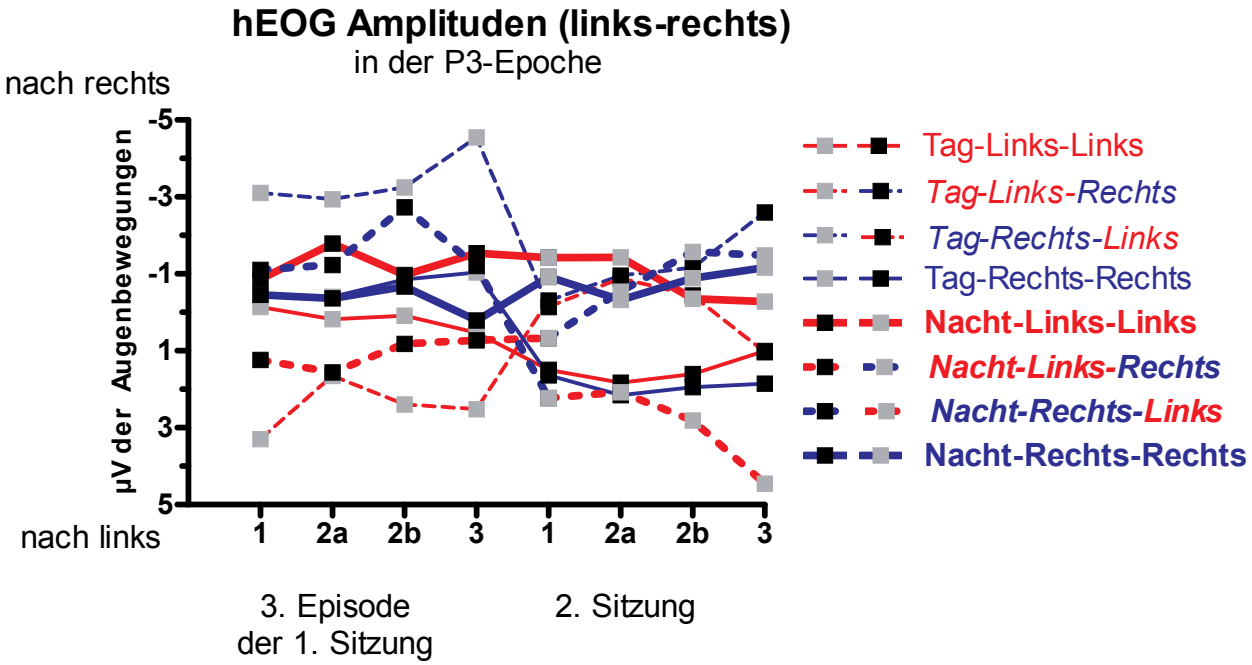


Abbildung 3.15: Dargestellt sind die mittleren hEOG-Amplituden. Weitere Erläuterungen siehe Legende Abbildung 3.1.

die Seite wechselten, Augenbewegungen zum Stimulus in der 1. Sitzung machten. Im Gegensatz zur 1. Sitzung hatte der Faktor Hemisphäre keine Effekte in der zweiten Sitzung (Effekte der 1. Sitzungs-Seite und der 2. Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung $F_{1,95} = 2.0$, n.s., und $F_{1,95} = 1.3$, n.s.). Daher scheinen die Interaktionen der Faktoren Sitzung und Hemisphäre auf Effekte hinzudeuten, die eher different von den formal gesehen gleichen Interaktionen sind, die in den Interaktionen des Faktors Hemisphäre bei den P3-Amplituden gesehen wurden.

So hatte auch der andere signifikanten Effekt bei den hEOG-Amplituden (Sitzung x Regelhaftigkeit x Tag-Nacht x 1. Sitzungs-Seite) keine sich deckende Effekte bei den P3-Amplituden.

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren		0.0	1.2	0.0	0.3	3.2 .08	0.3	1.0
Sitzung (Sitzg.)	**7.5** **.007**	1.7	0.6	2.1	0.0	2.2	0.2	**6.2** **.02**
Regelhaftigkeit (Rgl)	0.2	2.2	0.9	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1
Time on Task (ToT)	0.4	0.7	0.1	0.2	0.3	0.1	0.4	0.9
Sitzg. x Rgl.	1.1	0.4	0.0	0.5	0.1	1.3	0.0	2.0
Sitzg. x ToT.	0.1	0.0	0.3	0.0	0.8	0.4	0.3	0.0
Rgl. x ToT.	0.0	0.4	3.9 .052	0.9	0.0	1.1	0.5	1.3
Sitzg. x Rgl. x ToT	2.2	0.0	0.3	0.1	1.1	0.1	1.2	0.0

Tabelle 3.6: ANOVA der vEOG-Amplituden in der Epoche der P3-Messungen 275 - 500 ms. Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .050$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

3.7 Explizites Wissen

Von den 109 Versuchspersonen erkannten 49 Probanden (45%) die Farbreihenfolge nicht (Gruppe 1, keine Einsicht). 30 Versuchpersonen (27,5%) konnten sich an eine Sequenz aus 3 - 4 Elementen richtig erinnern (Gruppe 2, niedrige Einsicht). An zwei Sequenzen aus jeweils 3 - 4 Elementen konnten sich 13 Probanden (12 %) richtig erinnern (Gruppe 3, mittlere Einsicht).

	Haupt-effekte der Spalten-Faktoren	Tag-Nacht (TN)	1. Sitzungs-Seite (1. St.)	2. Sitzungs-Seite (2. St.)	TN. x 1. St.	TN. x 2. St.	1. St. x 2. St.	TN. x 1. St. x 2. St.
Haupteffekte der Zeilen-Faktoren		0.2	0.5	0.9	2.5	0.9	0.0	**4.9** **.03**
Sitzung (Sitzg.)	1.6	0.0	**8.3** **.005**	7.5 .007	0.4	0.1	0.1	2.2
Regelhaftig-keit (Rgl)	1.2	1.1	0.2	0.4	0.3	0.6	2.9 .09	0.0
Time on Task (ToT)	0.8	0.2	0.7	4.8 .03	0.1	1.0	1.4	0.4
Sitzg. x Rgl.	0.0	0.0	1.0	1.9	**6.3** **.01**	2.1	2.6	0.1
Sitzg. x ToT.	0.5	0.2	3.8 .054	5.1 .03	0.7	1.2	0.2	0.0
Rgl. x ToT.	0.1	1.0	3.6 .06	0.8	0.5	0.2	0.3	1.9
Sitzg. x Rgl. x ToT	0.0	0.1	0.4	0.8	0.9	0.3	0.0	0.6

Tabelle 3.7: ANOVA der hEOG-Amplituden (links - rechts) in der Epoche der P3-Messungen 275 - 500 ms. Effekte zwischen den Gruppen sind in den Spalten eingetragen. Effekte wiederholter Messungen sind in den Zeilen dargestellt. Freiheitsgrade betrugen überall 1,95. F- und p-Werte sind **fett** gedruckt, wenn $p \leq .050$. P-Werte wurden eingetragen, wenn $p \leq .10$.

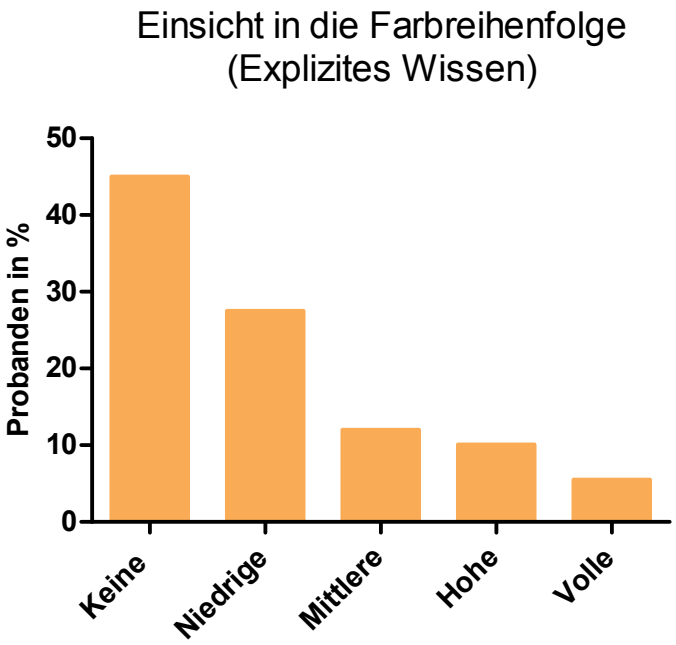


Abbildung 3.16: Dargestellt ist die prozentuale Verteilung der Versuchspersonen, gegliedert je nach Höhe der Einsicht in die festgelegte Farbreihenfolge (Gruppe 1 - keine Einsicht; Gruppe 2 - niedrige Einsicht; Gruppe 3 - mittlere Einsicht; Gruppe 4 - hohe Einsicht; Gruppe 5 - volle Einsicht.

Hohe Einsicht, das Erkennen einer Sequenz aus 7 - 8 Elementen, erlangten 11 Versuchspersonen (10,1 %, Gruppe 4). 6 Versuchsteilnehmer (5.5 %) konnten die vollständige Farbreihenfolge am Ende des Versuches wiedergeben (Gruppe 5, volle Einsicht). Die Ergebnisse sind in Abbildung 3.16 dargestellt. Von den 6 Versuchsteilnehmer, welche die Farbreihenfolge vollständig erlernten, waren 3 Tagprobanden (1 Proband in der Links-Links-Gruppe, 2 Probanden in der Rechts-Links-Gruppe) und 3 Nachtprobanden (2 Probanden in der Rechts-Links-Gruppe und 1 Probanden in der Rechts-Rechts-Gruppe). Aufgrund des komplexen Versuchsdesigns wurde diese Unterteilung nicht weiter verfolgt.

4 Diskussion

In dieser Studie wurde die Änderung einer visuo-motorischen Fähigkeit zwischen dem Ende des Übens und dem erneuten Ausführen nach einer Zeit des Nichtstuns untersucht. Wie in Kapitel 1.5 dargelegt, ist die Datenlage trotz starker Evidenz für einen positiven Effekt von Schlaf auf die Gedächtniskonsolidierung nicht eindeutig. Zusätzlich zu den Versuchsbedingungen der in Kapitel 1 erwähnten Studien lernten die Probanden in diesem Experiment unter strikter Trennung der Hemisphären, so dass wir den Zusammenhang zwischen Lerneffekten und ereignisbezogenen EEG-Potentialen hinsichtlich einer Hemisphärenasymmetrie untersuchen konnten. Zu Beginn des Experimentes stellten wir folgende Hypothesen auf (siehe Kapitel 1.5):

- Schlaf wird zu verbessertem impliziten Lernen führen.
- Schlaf wird zu vermehrtem Transfer von implizit Gelerntem aus einer Hemisphäre in die andere führen.
- Schlaf wird zu mehr explizitem Wissen über die regelhafte Folge führen.
- Die Reduktion des N1-Potentials ist ein Parameter für das Erlernen der Regelhaftigkeit.
- Spezifische Asymmetrien im Verteilungsmuster der N1 in beiden Versuchssitzungen sind Ausdruck einer Gedächtniskonsolidierung.

Es folgt zunächst eine kurze Diskussion der aufgestellten Hypothesen und anschließend eine allgemeine Schlussfolgerung unserer Ergebnisse.

Hypothese 1: Schlaf wird zu verbessertem impliziten Lernen führen.

Bei allen Probanden konnte implizites Lernen festgestellt werden. Alle Versuchspersonen zeigten im Verlauf einer Versuchssitzung während der regulären Blöcke immer schnellere Reaktionszeiten. Dieser Effekt nahm nach der Pause während der zweiten Versuchssitzung zu. Passend dazu zeigten alle Probanden während der regulären Blöcken eine geringere Fehlerrate als bei den zufälligen Blöcken. Diese Effekte waren jedoch alle unabhängig von den Sitzungs- und Gruppenfaktoren. Schlaf hat in unserem Experiment nicht zu einer verbesserten Offline-Konsolidierung geführt. Dies unterstützt die Ergebnisse der in Kapitel 1.2.3 und 1.5 vorgestellten Studien, in denen Schlaf keinen positiven Einfluss auf Gedächtniskonsolidierung hatte. Unsere Hypothese konnte folglich nicht bestätigt werden.

Hypothese 2: Schlaf wird zu vermehrtem Transfer von implizit Gelerntem aus einer Hemisphäre in die andere führen.

Um diese Hypothese zu bestätigen, hätten die Probanden, welche in der zweiten Sitzung die bearbeitende Seite wechselten, nach dem Schlafen bei der Bearbeitung der regelhaften Reihenfolge signifikant schnellere Reaktionszeiten gehabt im Vergleich zu den Probanden, welche wach blieben. Der Effekt der Regelhaftigkeit interagierte allerdings nicht mit einem Gruppenfaktor. Der Wechsel der bearbeitenden Seite hatte keine signifikanten Effekte. Wir konnten folglich nicht nachweisen, dass Schlaf zu einem vermehrten Transfer von implizit Gerlerntem aus einer Hemisphäre in die andere führte.

In unserem Experiment zeigten zudem alle Probanden bei Bearbeitung der Aufgabe mit der linken Hand deutlich langsamere Reaktionszeiten. Dieser Nachteil der linken Seite überwog leider den Haupteffekt „Sitzung“.

Hypothese 3: Schlaf wird zu mehr explizitem Wissen über die regelhafte Folge führen.

Wie in Kapitel 3.7 dargestellt, teilten wir die Probanden, je nach Grad der Einsicht in die Reihenfolge, in 5 Gruppen ein. 6 von 109 Probanden haben die komplette Farbreihenfolge erkannt. Davon waren 3 Probanden in den Taggruppen und 3 Probanden in den Nachtgruppen. Schlaf hat in unserem Experiment nicht zur mehr explizitem Wissen über die regelhafte Folge geführt.

Hypothese 4: Die Reduktion des N1-Potentials ist ein Parameter für das Erlernen der Regelhaftigkeit.

Insgesamt waren die Amplituden in zufälligen Blöcken größer als in regelhaften Abschnitten. Dieser Effekt war in allen Probandengruppen signifikant. Am größten waren die Amplituden im ersten zufälligen Block und während des ersten regelhaften Blocks am kleinsten. Im zweiten regelhaften Block wurden die Amplituden wieder etwas größer und blieben bis zum zweiten zufälligen Block auf diesem Level. Zusammengefasst konnten wir eine signifikante Reduktion des N1-Potentials während der regelhaften Folge nachweisen. Dieser Effekt war am stärksten zu Beginn des Experimentes. Dies stärkt unsere Hypothese und die vorbeschriebene Evidenz von Marzecova et al. (2017) (siehe auch Kapitel 1.4.1).

Hypothese 5: Gedächtnis aus der ersten in die zweite Sitzung könnte sich durch Mitnahme der in der ersten Sitzung erlebten und erlernten N1-Asymmetrie ausdrücken.

Die Amplituden der ereignisbezogenen Potentiale waren generell größer in der rechten Hemisphäre und waren größer kontralateral zur zu bearbeitenden Seite, sowohl in der ersten als auch in der zweiten Sitzung. Die N1 gipfelte in beiden Sitzungen auf der kontralateralen Hemisphäre früher als auf der ipsilateralen Seite (bearbeitende Seite). Diese kontralaterale Verbesserung war jedoch sitzungsspezifisch. Wir konnten in der zweiten Sitzung keine Lerneffekte der ersten Sitzung nachweisen. Es gab auch keine antizipatorischen Effekte der zweiten Sitzungs-Seite auf die ereignisbezogenen Potentiale der ersten Sitzung. Die Hypopthese konnte nicht bestätigt werden.

4.1 Lernen im Schlaf?

Erste Evidenz, dass Schlaf keinen positiven Einfluss auf eine Konsolidierung von Sequenz-spezifischen Lernprozessen hat, konnte die Arbeitsgruppe von Song et al. (2007) zeigen [127]. Im Gegensatz zu früheren Studien, bei denen es um das Behalten von bewusst gelernten Gedächtnisinhalten ging, bearbeiteten die Probanden hier die Serial Response Time Task (SRTT). In der Studie wurden insgesamt 54 Probanden eingeschlossen. Davon bearbeiteten 36 Probanden insgesamt drei Sitzungen mit jeweils 12 Stunden Pause zwischen den Sitzungen (die Hälfte der Probanden schlief zwischen den Sitzungen, die andere Hälfte war wach). Song et al. (2007) konnten weder in der Tag-, noch in der Nachtgruppe signifikante Verbesserungen von sequenz-spezifischen Lernen durch die Pause nachweisen. Auch zeigten die Schlafprobanden, im Gegensatz zu unseren Ergebnissen, nach der Pause keine verbesserten Reaktionszeiten in den zufälligen Blöcken. Insgesamt signifikant verbesserte Reaktionszeiten nach einer Zeit des Nichtstuns konnte nur bei den Tagprobanden nachgewiesen werden.

Nemeth et al. (2010) konnten signifikante Leistungsverbesserungen nach einer Zeit des Nichtstuns nachweisen, unabhängig von der Art der Pause [128]. Der Versuchsaufbau ähnelte unserem Experiment, wenn auch mit geringerer Probandenanzahl (N =49). Nemeth et al. (2010) ließen jüngere (N= 25, Durchschnittsalter 21 Jahre) und ältere Probanden (N= 24, Durchschnittsalter 70 Jahre) die SRTT bearbeiten. Beide Gruppen wurden jeweils in eine Tag- und Nachtgruppe aufgeteilt. Die zweite SRTT-Sitzung erfolgte nach einer 12-stündigen Pause. Alle Probanden zeigten im Verlauf der ersten Sitzung verbesserte Reaktionszeiten, besonders bei den regulären Blöcken. Dieser Effekt war signifikant, sodass Nemeth et al. (2010) dies als Nachweis für Sequenz-spezifisches Lernen deuteten. Nach der Pause waren die mittleren Reaktionszeiten insgesamt schneller. Dieser Effekt war, wie auch bei unserem Experiment, unabhängig von der Art der Pause signifikant. Eine signifikante Verbesserung des Sequenz-spezifischen-Lernens nach der Pause konnte nicht nachgewiesen werden. Nemeth et al. (2010) unterschieden daher zwischen generell-motorischen und Sequenz-spezifischen Lernprozessen. Sequenz-spezifisches Lernen konnte durch eine Pause nicht verbessert werden. Generell-Motorische-Fähigkeiten wurden während einer Zeit des Nichtstuns konsolidiert.

Einen fehlenden Effekt von Schlaf auf die Konsolidierung von impliziten, sequenz-spezifischen Lernprozessen konnten auch Meier et al. (2014) zeigen [129]. Besonders hervorzuheben ist, dass die Sequenz in den regulären Blöcken in der SRTT, wie auch in unserem Experiment, aus 12 Stimuli bestand. Bei Meier et al. wurden insgesamt 80 Probanden in die Studie eingeschlossen. Wie Nemeth et al. (2010) konnten Meier et al. (2014) signifikante Verbesserungen der generell-motorischen-Fähigkeiten, aber keine Verbesserung von sequenz-spezifischen-Lernens nachweisen. Die Pause betrug bei Song et al. (2007) und Nemeth et al. (2010) wie bei unserem Experiment 12 Stunden. Bei Meier et al. (2014) wiederholten die Probanden die Aufgabe nach 24 Stunden oder nach einer Woche.

Unsere Ergebnisse bestätigen die beschriebenen Evidenzen der vorgestellten Studien. Die Verkürzung der Reaktionszeiten im Verlauf der Bearbeitung von regulären Blöcken wurde für jede Sitzung in jeder Probandengruppe beobachtet. Zusätzlich ließen wir hemisphärenspezifisch

bzw. seitengetrennt lernen. Dies beeinflusste die oben genannten Effekte nicht. Wie in Kapitel 1.3.2 dargestellt, gibt es Evidenz, dass sich Gedächtnisprozesse untereinander beeinflussen. Eine solche Beeinflussung von anderen Aktivitäten des Probanden auf die Konsolidierung von SRTT-bezogenem Lernen können wir natürlich nicht gänzlich ausschließen. Auch haben wir keine Manipulationen an der Art der Pause vorgenommen. Es wäre daher interessant, in zukünftigen Studien, z.B. bei den Tagprobanden den Tagesverlauf zwischen den beiden Sitzungen zu verändern (z.B. einen Teil der Tagprobanden einer Arbeit nachgehen zu lassen während der andere Teil der Tagprobanden frei hat).

4.2 Ereignisbezogene Potentiale

Die N1-P1-Amplituden sind durch zahlreiche Faktoren beeinflussbar (siehe Kapitel 1.4). In der Literatur werden die N1-P1-Amplituden und Latenzen häufig mit dem Grad der Aufmerksamkeit gleichgesetzt [130]. In unserem Experiment waren die N1-P1-Amplituden in den zufälligen Blöcken größer als in den regelhaften Blöcken und größer über der kontralateralen Seite. Die Amplituden wurden von der ersten bis zur zweiten Sitzung bei den Nachtprobanden kleiner, bei den Tagprobanden größer. Die N1 gipfelte früher in der zweiten als in der ersten Sitzung und früher auf der kontralateralen Seite. Der Effekt der kontralateralen Latenzbeschleunigung war jedoch sitzungsspezifisch. Die Latenzbeschleunigung in der zweiten Sitzung wurde nicht durch die Seite der ersten Sitzung beeinflusst.

Der Effekt, dass die Amplituden bei Nachtprobanden kleiner und bei Tagprobanden größer von der 1. bis zur 2. Sitzung wurden, ist kritisch zu diskutieren. Bei Betrachtung der Grand Mean Wellen, siehe Abbildung 3.3, senkt sich die Grand Mean Welle der Tagprobanden in der 2. Sitzung (abends) bereits um die 0 ms negativ, also vor Wahrnehmung der Stimuli. Dies könnte ein Hinweis auf unzureichend herausgesäuberte Artefakte sein. Es könnte auch sein, dass die Tagprobanden abends einfach sehr schnell die zweite Sitzung beenden wollten. In Abbildung 3.3 sind die Grand Means insgesamt nach negativ gedrückt. Wir haben in unserer Auswertung die N1 gegen die P1 gemessen, sodass sich dieser Effekt zumindest teilweise wieder heraussubtrahiert. Hätten wir die N1 gegen die Grundlinie gemessen, dann wäre die Erhöhung der N1-Amplitude wahrscheinlich nur durch den Drift nach negativ zustande gekommen.

Es bleibt aber festzuhalten, dass wir eine signifikante Reduktion der N1-Amplituden während der regulären Reihenfolge feststellen konnten. Dieses Ergebnis stützt die Evidenzen von Marzecova et al. (2017). Ist eine Reduktion der N1 damit ein sicherer Parameter für implizites Lernen? Zumindest stehen die Ergebnisse in Einklang mit vielen Studien, welche eine Abschwächung der N1-Potentiale bei Reizen, welche der Proband erwartet hatte, feststellen konnten (viele dieser Studien untersuchten allerdings das Verhalten der ERPs auf auditive Reize, zur Übersicht siehe [131]). Entsprechend dazu wurden bei diesen Studien, wie auch bei uns, bei unerwarteten oder zufälligen Reizen größere Amplituden festgestellt. Interessant ist, dass die Amplituden während des regulären Blocks in der zweiten Sitzung wieder größer wurden. Obwohl unsere Probanden nachweislich implizit gelernt haben (siehe 3.1) und in der zweiten Sitzung eine signifikante Verkürzung der Reaktionszeiten gemessen wurde, ließ der Effekt der N1-Reduktion nach.

Spezifische Lernmuster, wie durch Fabiani et al. (2003) beschrieben [122], konnten wir hingegen nicht nachweisen. Es gab keine Veränderungen regelhafter ereignisbezogener Potentiale im Zeitverlauf mit dem Erwerb von implizitem Wissen.

Generell waren die Amplituden größer kontralateral zur zu bearbeitenden Seite. Erwähnenswert ist, dass die kontralaterale Erhöhung der N1-P1-Amplituden ausschließlich auf eine kontralaterale Erhöhung der P1-Komponente zurückzuführen ist (siehe Abbildung 3.5). Zur Bedeutung des P1-Potentials gibt es verschiedene Theorien (zur Übersicht siehe z.B. [120]). Es gibt Evidenz, dass auch die P1 mit dem Grad der Aufmerksamkeit korreliert. Diskutiert wird zudem, dass die P1 im Rahmen der Reizverarbeitung Ausdruck inhibierender Prozesse ist, welche das Signal-Rausch-Verhältnis (SNR) erhöhen. Eine Erhöhung des Signal-Rausch-Verhältnis wird als Ausdruck einer abgestimmten Aktivierung von Neuronen mit hohem Erregungsgrad und Deaktivierung von Neuronen mit geringem Erregungsgrad gewertet [132].

In unserem Experiment gab es die größten P3-Amplituden während der zweiten Sitzung der Nachtprobanden, zunehmend von der ersten zur zweiten Sitzung. Bei den Tagprobanden verringerten sich die Amplituden etwas im Verlauf von der ersten zur zweiten Sitzung. Die P3 war stärker positiv auf der kontralateralen Hemisphäre, besonders in der 1. Sitzung. In der grafischen Darstellung der Grand-Mean-Wellen kontra vs. ipsilateral der P3-Amplituden (Abbildung 3.13) erkennt man die kontralaterale Erhöhung und ipsilaterale Erniedrigung der P3-Amplitude bezüglich der 1. Sitzungsseite in der 1. Sitzung. Effekte in der 2. Sitzung lassen sich nicht erkennen. Signifikante Effekte der ersten Sitzungs-Seite in der zweiten Sitzung konnten wir nicht nachweisen. Es gab auch keine Beeinflussung durch den Faktor Tag-Nacht. Ähnlich wie bei der grafischen Darstellung der N1-P1-Potentiale streben die Kurven in der grafischen Darstellung der Grand Mean Wellen für die P300 bereits um 0 ms auseinander (siehe Abbildung 3.13). Insbesondere die Grand Mean Wellen der Tag-Gruppe Abends (2. Sitzung) driftet früh nach negativ.

Zusammenfassend konnten wir in der Analyse der ereignisbezogenen Potentiale vorbeschriebene Evidenz bestätigen. Dies umfasst die in der Literatur beschriebenen Effekte einer zur zu bearbeitenden Seite kontralateralen Amplitudenerhöhung und einer kontralateralen Latenzbeschleunigung. Diese Effekte waren sowohl bei den N1-, als auch bei den P3-Potentialen nachzuweisen und bestätigen die zahlreichen in Kapitel 1.4.1 dargelegten Studien. Darüber hinaus konnten wir Evidenz finden, dass eine Reduktion des N1-Potentials ein Hinweis auf implizite Gedächtniskonsolidierung sein könnte. Wir konnten eine Reduktion der N1-Amplituden während Bearbeitung der regelhaften Reihenfolge nachweisen. Passend dazu war bei Bearbeitung der zufälligen Blöcke eine Amplitudenerhöhung von N1- und P3-Potentialen nachweisbar. Leider konnten wir in der ersten Sitzung keine spezifischen Lernmuster identifizieren, welche signifikante Effekte auf die zweite Sitzung hatten. Dies gilt sowohl für die Tag- als auch für die Schlafprobanden. Die beschriebenen Effekte der Lernaufgabe auf die frühen und späten ereignisbezogenen Potentiale scheinen aber zumindest Ausdruck einer auf mehreren Ebenen erfolgenden Gedächtnisbildung zu sein.

5 Zusammenfassung

Wir untersuchten den Einfluss von Schlaf auf implizites Lernen und auf den Übergang zu explizitem Wissen. Die Probanden mussten unter EEG-Ableitung in zwei Sitzungen möglichst rasch nach visueller Erkennung eines farbigen Kreises eine dieser Farbe zugeordnete Taste drücken. Die Farbreihenfolge dieser Stimuli erfolgte teils in einer den Probanden nicht bekannten festgelegten Reihenfolge, teils in zufälliger Reihenfolge (sog. Serial Reaction Time Task, SRTT). In die Studie wurden 109 Probanden eingeschlossen. Als Parameter für implizites Lernen diente die Differenz der Reaktionszeiten zwischen dem festgelegten und dem zufälligen Ansatz. Als explizites Wissen wurde das verbale Wiedergeben der Reihenfolge gewertet. Ausgewertet wurden die Reaktionszeiten, die Fehlerrate und ereignisbezogene EEG-Potentiale mit Fokussierung auf die N1-, P1- und P3-Komponenten.

Die Hälfte unserer Probanden blieb nach Bearbeitung der ersten Sitzung der Lernaufgabe wach, die andere Hälfte schlief. Nach dieser Zeit des Nichtstuns erfolgte die zweite Sitzung. Das Lernen erfolgte strikt Hemisphären-getrennt. Dazu mussten die Probanden ein Kreuz auf der Mitte des Bildschirmes fixieren. Dies wurde kontinuierlich durch eine Eye-Tracking-Kamera überprüft. Der Stimulus wurde dann in einem visuellen Halbfeld gezeigt. Auf den Stimulus musste mit der Hand des jeweiligen Halbfeldes geantwortet werden (Farbkreis im linken Halbfeld = Antwort mit linker Hand, rechtes Halbfeld = rechte Hand).

Wir vermuteten, dass Schlaf zu verbessertem impliziten Lernen, zu mehr explizitem Wissen über die regelhafte Folge und zu vermehrtem Transfer von implizit Gelerntem aus einer Hemisphäre in die andere führen wird. Wir erwarteten außerdem eine Reduktion des N1-Potentials als ein Parameter für das Erlernen der Regelhaftigkeit und konnten durch die strikte Hemisphärentrennung und den Wechsel der Seite bei der Hälfte der Probanden zur zweiten Aufgabe nach spezifischen Gedächtnismustern der Aufgabe, ausgedrückt durch kontralaterale Aktivierungen, suchen.

Die Reaktionszeiten und Fehlerraten bei Stimuli mit festgelegter Reihenfolge waren verkürzt bzw. erniedrigt, somit wurde implizit gelernt. Diese Effekte waren allerdings unabhängig von der Art der Pause. Schlaf hatte auf das Sequenz-spezifische Lernen keinen signifikanten Einfluss. Unsere Erkenntnisse bestätigen mehrere vorbeschriebene Studienergebnisse [127] [128] [129]. Schlaf führte nicht zu einem vermehrten Transfer von implizitem Gedächtnis von einer Hemisphäre auf die andere. Auch führte Schlaf nicht zu mehr explizitem Wissen.

Bei der Auswertung der ereignisbezogenen Potentiale konnten wir vorbeschriebene Ergebnisse bestätigen [120]. Die N1-Potentiale waren bei Bearbeitung der regelhaften Reihenfolge reduziert, die Amplituden der N1- und P3-Komponenten bei der zufälligen Reihenfolge vergrößert.

Hinsichtlich der Hemisphärentrennung konnten wir eine asymmetrische Verteilung der ereignisbezogenen Potentiale mit generell größeren Amplituden über der rechten Hemisphäre und größeren Amplituden kontralateral zur zu bearbeitenden Seite nachweisen. Wir konnten zudem eine kontralaterale Latenzbeschleunigung der N1-Potentiale zeigen. Der Effekt der kontralateralen Amplitudenerhöhung und der kontralateralen Latenzbeschleunigung war aber sitzungsspezifisch: Die Bearbeitungsseite der ersten Sitzung hatte in der zweiten Sitzung keinen signifikanten Effekt mehr.

Abschließend müssen wir konstatieren, dass trotz der hoher Anzahl an Probanden ein Großteil der in unseren Hypothesen erwarteten Ergebnisse nicht erzielt wurde.

6 Anhang

Fragebogen zu Probandendaten

Datum:

Code: Alter: Geschlecht: m w

Beruf / Studienfach: Händigkeit: rechts links

Brillenträger: ja nein Farbschwäche: ja nein

Vorherige Lern- oder Schlafexperimente (wenn ja , welche)?

Welche Vorinformation über aktuelles Experiment (Art der Aufgabe)?

Mit welcher Hand...

Schreiben Sie?	Links	Rechts
Zeichnen Sie?	Links	Rechts
Werfen Sie einen Ball?	Links	Rechts
Benutzen Sie eine Schere?	Links	Rechts
Putzen Sie ihre Zähne?	Links	Rechts
Schneiden Sie mit einem Messer?	Links	Rechts
Benutzen Sie einen Löffel?	Links	Rechts
Fegen Sie? (obere Hand am Besen)	Links	Rechts
Zünden Sie Streichhölzer an?	Links	Rechts
Öffnen Sie einen Behälter?	Links	Rechts

Mit welchem Fuß schießen Sie beim Fußball bevorzugt? Links Rechts

Mit welchem Auge gucken Sie, wenn Sie nur eines benutzen? Links Rechts

Code:

Probenacht

Datum:

Ankunft: Experiment: Licht aus: Licht an:

Gesundheitliche Beschwerden?

Letzte Mahlzeit (Uhrzeit)?

Medikament ? Drogen?

Alkohol? Nikotin?

Schichtarbeit in den letzten 6 Wochen?

Koffeinhaltige Getränke nachmittags?

Heute besonderen Stress (z.B. Prüfung)?

Schlafen abends: Aufstehen morgens: Schlaf tagsüber:

Frauen: Pille (Welche)? Zyklustag?

Besonderheiten:

Experimentalnacht

Datum:

Ankunft: Experiment: Licht aus: Licht an:

Gesundheitliche Beschwerden?

Letzte Mahlzeit?

Medikamente ? Drogen?

Alkohol? Nikotin?

Schichtarbeit in den letzten 6 Wochen?

Koffeinhaltige Getränke nachmittags?

Heute besonderen Stress (z.B Prüfung)?

Schlafen abends: Aufstehen morgens: Schlaf tagsüber:

Frauen: Pille (Welche)? Zyklustag?

Besonderheiten:

Code:

Messung Morgen

Datum:

Ankunft: Experiment:

Gesundheitliche Beschwerden?

Letzte Mahlzeit?

Medikamente ? Drogen?

Alkohol? Nikotin?

Schichtarbeit in den letzten 6 Wochen?

Koffeinhaltige Getränke morgens?

Heute besonderen Stress (z.B. Prüfung)?

Schlafen abends: Aufstehen morgens: Schlaf tagsüber:

Frauen: Pille (Welche)? Zyklustag?

Besonderheiten:

Messung Abends

Ankunft: Experiment:

Gesundheitliche Beschwerden?

Letzte Mahlzeit?

Koffeinhaltige Getränke nachmittags?

Heute besonderen Stress (z.B. Prüfung)?

Schlaf tagsüber:

Besonderheiten:

Code:

Fragebogen zur Befindlichkeit

Datum:

Alter: Geschlecht: m w

Uhrzeit:

Ich fühle mich jetzt gerade:

	Gar nicht				Sehr
• Schläfrig	O	O	O	O	O
• Aktiviert	O	O	O	O	O
• Angespannt	O	O	O	O	O
• Müde	O	O	O	O	O
• Gelangweilt	O	O	O	O	O
• Motiviert	O	O	O	O	O
• Konzentriert	O	O	O	O	O

Tagesablauf:

Code:

Schlafprotokoll **Probenacht** Datum:

Wie beurteilst du die Schlafqualität deines Schlafes?

Sehr schlecht geschlafen O O O O O sehr gut geschlafen

Bist du in der Nacht aufgewacht?

Ja Nein Ja: 1x 2x 3x 4x

Wenn ja, warum?

O Geräusche von draußen

O Ungewohnte Umgebung

O Schlecht geträumt

O Sonstiges: _____

Code:

Schlafprotokoll **Experimentalnacht** Datum:

Wie beurteilst Du die Schlafqualität deines Schlafens?

Sehr schlecht geschlafen O O O O O sehr gut geschlafen

Bist du in der Nacht aufgewacht?

O Nein Ja: 1x 2x 3x 4x

Wenn ja, warum?

O Geräusche von draußen

O Ungewohnte Umgebung

O Schlecht geträumt

O Sonstiges: _____

Hast du dich vor dem Einschlafen mit dem Experiment beschäftigt?

O Ja O Nein

Kannst du dich erinnern heute Nacht etwas geträumt zu haben?

O Nein

O Ja, aber ich kann mich an den Inhalt nicht mehr erinnern

O Ja, folgenden Inhalt: _____

_____

_____

_____

7 Literaturverzeichnis

[1] Fietta, P.: *The neurobiology of the human memory.* Theoretical Biology Forum, 104(1):69–87, 2011.

[2] Wood, R., Baxter, P. und Belpaeme, T.: *A review of long-term memory in natural and synthetic systems.* Adaptive Behavior, 20(2):81–103, 2011.

[3] Miller, G.: *The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. 1956.* Psychological Review, 101(2):343–52, 1994.

[4] Cowan, N., Elliott, E. M., Scott Saults, J., Morey, C. C., Mattox, S., Hismjatullina, A. und Conway, A. A.: *On the capacity of attention: its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes.* Cognitive psychology, 51(1):42–100, 2005.

[5] Squire, L. R. und Zola, S. M.: *Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems.* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93(24):13515–22, 1996.

[6] Cohen, N. J. und Squire, L. R.: *Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that.* Science, 210(4466):207–10, 1980.

[7] Frensch, P. A. und Runger, D.: *Implicit learning.* Current Directions in Psychological Science, 12(1):13–18, 2003.

[8] Cohen, D. A., Pascual-Leone, A., Press, D. Z. und Robertson, E. M.: *Off-line learning of motor skill memory: a double dissociation of goal and movement.* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(50):18237–18241, 2005.

[9] Robertson, E. M.: *From creation to consolidation: a novel framework for memory processing.* PLoS biology, 7(1):e19, 2009.

[10] Kuhl, B. A., Shah, A. T., DuBrow, S. und Wagner, A. D.: *Resistance to forgetting associated with hippocampus-mediated reactivation during new learning.* Nature Neuroscience, 13(4):501–6, 2010.

[11] Lechner, H. A., Squire, L. R. und Byrne, J. H.: *100 years of consolidation - remembering Mueller and Pilzecker.* Learning & Memory, 6(2):77–87, 1999.

[12] Diekelmann, S. und Born, J.: *The memory function of sleep.* Nature reviews Neuroscience, 11(2):114–26, 2010.

[13] Marr, D.: *Simple memory: a theory for archicortex.* Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 262(841):23–81, 1971.

[14] Born, J. und Wilhelm, I.: *System consolidation of memory during sleep.* Psychological Research, 76(2):192–203, 2012.

[15] Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A. und Stickgold, R.: *Practice with sleep makes perfect: sleep-dependent motor skill learning.* Neuron, 35(1):205–11, jul 2002.

[16] Robertson, E. M., Pascual-Leone, A. und Miall, R. C.: *Current concepts in procedural consolidation.* Nature Reviews Neuroscience, 5(7):576–82, 2004.

[17] Misanin, J. R., Miller, R. R. und Lewis, D. J.: *Retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock after reactivation of a consolidated memory trace.* Science, 160(3827):554–5, 1968.

[18] Schneider, M. und Sherman, W.: *Amnesia: a function of the temporal relation of footshock to electroconvulsive shock.* Science, 159(3811):219–21, 1968.

[19] Nader, K. und Hardt, O.: *A single standard for memory: the case for reconsolidation.* Nature reviews. Neuroscience, 10(3):224–34, 2009.

[20] Nader, K., Schafe, G. E. und Le Doux, J. E.: *Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval.* Nature, 406(6797):722–6, 2000.

[21] Dudai, Y. und Eisenberg, M.: *Rites of passage of the engram: reconsolidation and the lingering consolidation hypothesis.* Neuron, 44(1):93–100, 2004.

[22] Rose, J. K. und Rankin, C. H.: *Blocking memory reconsolidation reverses memory-associated changes in glutamate receptor expression.* The Journal of Neuroscience, 26(45):11582–7, 2006.

[23] Monfils, M. H., Cowansage, K. K., Klann, E. und LeDoux, J. E.: *Extinction-reconsolidation boundaries: key to persistent attenuation of fear memories.* Science, 324(5929):951–5, 2009.

[24] Lee, J. L. C.: *Memory reconsolidation mediates the updating of hippocampal memory content.* Frontiers in behavioral neuroscience, 4(November):168, 2010.

[25] Schiller, D., Monfils, M., Raio, C. M., Johnson, D. C., Ledoux, J. E. und Phelps, E.: *Preventing the return of fear in humans using reconsolidation update mechanisms.* Nature, 463(7277):49–53, 2010.

[26] Eisenberg, M., Kobilo, T., Berman, D. E. und Dudai, Y.: *Stability of retrieved memory: inverse correlation with trace dominance.* Science, 301(5636):1102–4, 2003.

[27] Alberini, C. M.: *The role of reconsolidation and the dynamic process of long-term memory formation and storage.* Frontiers in behavioral neuroscience, 5(March):12, 2011.

[28] McKenzie, S. und Eichenbaum, H.: *Consolidation and reconsolidation: two lives of memories?* Neuron, 71(2):224–233, 2011.

[29] Squire, L. R. und Alvarez, P.: *Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective.* Current opinion in neurobiology, 5(2):169–77, 1995.

[30] Moscovitch, M.: *Recovered consciousness: a hypothesis concerning modularity and episodic memory.* Journal of clinical and experimental neuropsychology, 17(2):276–90, 1995.

[31] Rose, M., Haider, H., Salari, N. und Büchel, C.: *Functional dissociation of hippocampal mechanism during implicit learning based on the domain of associations.* The Journal of Neuroscience, 31(39):13739–45, 2011.

[32] Darsaud, A., Wagner, U., Balteau, E., Desseilles, M., Sterpenich, V., Vandewalle, G., Albouy, G., Dang-Vu, T., Collette, F., Boly, M., Schabus, M., Degueldre, C., Luxen, A. und Maquet, P.: *Neural precursors of delayed insight.* Journal of cognitive neuroscience, 23(8):1900–10, 2011.

[33] Harand, C., Bertran, F., La Joie, R., Landeau, B., Mézenge, F., Desgranges, B., Peigneux, P., Eustache, F. und Rauchs, G.: *The hippocampus remains activated over the long term for the retrieval of truly episodic memories.* PloS one, 7(8):e43495, 2012.

[34] Fiebig, F. und Lansner, A.: *Memory consolidation from seconds to weeks: a three-stage neural network model with autonomous reinstatement dynamics.* Frontiers in Computational Neuroscience, 8(July):1–17, 2014.

[35] Hikosaka, O., Nakamura, K., Sakai, K. und Nakahara, H.: *Central mechanisms of motor skill learning.* Current opinion in neurobiology, 12(2):217–22, 2002.

[36] Robertson, E. M., Press, D. Z. und Pascual-Leone, A.: *Off-line learning and the primary motor cortex.* The Journal of Neuroscience, 25(27):6372–8, 2005.

[37] Muellbacher, W., Ziemann, U., Wissel, J., Dang, N., Kofler, M., Facchini, S., Boroojerdi, B., Poewe, W. und Hallett, M.: *Early consolidation in human primary motor cortex.* Nature, 415(6872):640–4, 2002.

[38] Baraduc, P., Lang, N., Rothwell, J. C. und Wolpert, D. M.: *Consolidation of dynamic motor learning is not disrupted by rTMS of primary motor cortex.* Current biology : CB, 14(3):252–6, 2004.

[39] Siegel, J. M.: *Sleep viewed as a state of adaptive inactivity.* Nature Reviews Neuroscience, 10:747–753, 2009.

[40] Yang, S., Sun, H., Huang, Z., Yao, M. und Qu, W.: *Repeated sleep restriction in adolescent rats altered sleep patterns and impaired spatial learning/memory ability.* Sleep, 35(6):849–859, 2012.

[41] Luyster, F. S., Strollo, P. J., Zee, P. C. und Walsh, J. K.: *Sleep: a health imperative.* Sleep, 35(6):727–34, 2012.

[42] Rechtschaffen, A. und Kales, A.: *A manual of standardized terminology, techniques and scoring system of sleep stages in human subjects.* Brain Information Service/Brain Research Institute, University of California, Los Angeles, 1968.

[43] Moser, D., Anderer, P., Gruber, G., Parapatics, S., Loretz, E., Boeck, M., Kloesch, G., Heller, E., Schmidt, A., Danker-Hopfe, H., Saletu, B., Zeitlhofer, J. und Dorffner, G.: *Sleep classification according to AASM and Rechtschaffen & Kales: effects on sleep scoring parameters.* Sleep, 32(2):139–49, 2009.

[44] Silber, M. H., Ancoli-Israel, S., Bonnet, M. H., Chokroverty, S., Grigg-Damberger, M. M., Hirshkowitz, M., Kapen, S., Keenan, S., Kryger, M. H., Penzel, T., Pressman, M. R. und Iber, C.: *The visual scoring of sleep in adults.* Journal of clinical sleep medicine : JCSM : official publication of the American Academy of Sleep Medicine, 3(2):121–31, 2007.

[45] Llinás, R. und Ribary, U.: *Coherent 40-Hz oscillation characterizes dream state in humans.* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 90(5):2078–81, 1993.

[46] Potkin, K. T. und Bunney, W. E.: *Sleep improves memory: the effect of sleep on long term memory in early adolescence.* PloS one, 7(8):e42191, 2012.

[47] Yordanova, J., Kolev, V. und Verleger, R.: *Awareness of knowledge or awareness of processing? Implications for sleep-related memory consolidation.* Frontiers in human neuroscience, 3(October):40, 2009.

[48] Fischer, S., Drosopoulos, S., Tsen, J. und Born, J.: *Implicit learning – explicit knowing: a role for sleep in memory system interaction.* Journal of cognitive neuroscience, 18(3):311–9, 2006.

[49] Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L. und Born, J.: *Sleep forms memory for finger skills.* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 99(18):11987–11991, 2002.

[50] Genzel, L., Quack, A., Jäger, E., Konrad, B., Steiger, A. und Dresler, M.: *Complex Motor Sequence Skills Profit from Sleep.* Neuropsychobiology, 66(4):237–243, 2012.

[51] Korman, M., Doyon, J., Doljansky, J., Carrier, J., Dagan, Y. und Karni, A.: *Daytime sleep condenses the time course of motor memory consolidation.* Nature Neuroscience, 10(9):1206–13, 2007.

[52] Lahl, O., Wispel, C., Willigens, B. und Pietrowsky, R.: *An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance.* Journal of sleep research, 17(1):3–10, 2008.

[53] Ellenbogen, J. M., Hulbert, J. C., Stickgold, R., Dinges, D. F. und Thompson-Schill, S. L.: *Interfering with theories of sleep and memory: sleep, declarative memory, and associative interference.* Current biology : CB, 16(13):1290–4, 2006.

[54] Gais, S., Mölle, M., Helms, K. und Born, J.: *Learning-dependent increases in sleep spindle density.* The Journal of Neuroscience, 22(15):6830–6834, 2002.

[55] Tucker, M. und Fishbein, W.: *The impact of sleep duration and subject intelligence on declarative and motor memory performance: how much is enough?* Journal of sleep research, 18(3):304–12, 2009.

[56] Mednick, S., Nakayama, K. und Stickgold, R.: *Sleep-dependent learning: a nap is as good as a night.* Nature Neuroscience, 6(7):697–8, 2003.

[57] Nishida, M. und Walker, M. P.: *Daytime naps, motor memory consolidation and regionally specific sleep spindles.* PloS one, 2(4):e341, 2007.

[58] Maquet, P., Laureys, S., Peigneux, P., Fuchs, S., Petiau, C., Phillips, C., Aerts, J., Del Fiore, G., Degueldre, C., Meulemans, T., Luxen, A., Franck, G., Van Der Linden, M., Smith, C. und Cleeremans, A.: *Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep.* Nature Neuroscience, 3(8):831–6, 2000.

[59] Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S. und Collette, F.: *Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep?* Neuron, 44:535–545, 2004.

[60] Talamini, L. M., Nieuwenhuis, I. L. C., Takashima, A. und Jensen, O.: *Sleep directly following learning benefits consolidation of spatial associative memory.* Learning & Memory, 15(4):233–7, 2008.

[61] Tononi, G. und Cirelli, C.: *Sleep and the price of plasticity: from synaptic and cellular homeostasis to memory consolidation and integration.* Neuron, 81(1):12–34, 2014.

[62] Pavlides, C. und Winson, J.: *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):2907–18, 1989.

[63] Wilson, M. A. und McNaughton, B. L.: *Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep.* Science, 5(14):14–17, 1994.

[64] Nádasdy, Z., Hirase, H., Czurkó, A., Csicsvari, J. und Buzsáki, G.: *Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus.* The Journal of Neuroscience, 19(21):9497–507, 1999.

[65] Pennartz, C. M., Lee, E., Verheul, J., Lipa, P., Barnes, C. und McNaughton, B. L.: *The ventral striatum in off-line processing: ensemble reactivation during sleep and modulation by hippocampal ripples.* The Journal of Neuroscience, 24(29):6446–56, 2004.

[66] Ji, D. und Wilson, M. A.: *Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep.* Nature Neuroscience, 10(1):100–7, 2007.

[67] Euston, D. R., Tatsuno, M. und McNaughton, B. L.: *Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep.* Science, 318(5853):1147–50, 2007.

[68] Rasch, B., Büchel, C., Gais, S. und Born, J.: *Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation.* Science, 315(5817):1426–9, 2007.

[69] Rudoy, J. D., Voss, J. L., Westerberg, C. E. und Paller, K. A.: *Strengthening individual memories by reactivating them during sleep.* Science, 326(11):2009, 2009.

[70] Wagner, U., Gais, S., Haider, H., Verleger, R. und Born, J.: *Sleep inspires insight.* Nature, 427(6972):352–5, 2004.

[71] Ellenbogen, J. M., Hu, P. T., Payne, J. D., Titone, D. und Walker, M. P.: *Human relational memory requires time and sleep.* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(18):7723–8, 2007.

[72] Diekelmann, S., Büchel, C., Born, J. und Rasch, B.: *Labile or stable: opposing consequences for memory when reactivated during waking and sleep.* Nature Neuroscience, 14(3):381–6, 2011.

[73] Mölle, M., Eschenko, O., Gais, S., Sara, S. J. und Born, J.: *The influence of learning on sleep slow oscillations and associated spindles and ripples in humans and rats.* The European journal of neuroscience, 29(5):1071–81, 2009.

[74] Eschenko, O., Ramadan, W., Mölle, M., Born, J. und Sara, S. J.: *Sustained increase in hippocampal sharp-wave ripple activity during slow-wave sleep after learning.* Learning & Memory, 15(4):222–8, 2008.

[75] Mölle, M. und Born, J.: *Hippocampus whispering in deep sleep to prefrontal cortex–for good memories?* Neuron, 61(4):496–8, 2009.

[76] Girardeau, G., Benchenane, K., Wiener, S. I., Buzsáki, G. und Zugaro, M. B.: *Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory.* Nature Neuroscience, 12(10):1222–3, 2009.

[77] Jadhav, S. P., Kemere, C., German, P. W. und Frank, L. M.: *Awake hippocampal sharp-wave ripples support spatial memory.* Science, 336(6087):1454–1458, 2012.

[78] Marshall, L., Helgadóttir, H., Mölle, M. und Born, J.: *Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory.* Nature, 444(7119):610–3, 2006.

[79] Huber, R., Ghilardi, M. F., Massimini, M. und Tononi, G.: *Local sleep and learning.* Nature, 430(6995):78–81, 2004.

[80] Gais, S. und Born, J.: *Low acetylcholine during slow-wave sleep is critical for declarative memory consolidation.* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 101(7):2140–4, 2004.

[81] Wierzynski, C. M., Lubenov, E. V., Gu, M. und Siapas, A. G.: *State-dependent spike-timing relationships between hippocampal and prefrontal circuits during sleep.* Neuron, 61(4):587–96, 2009.

[82] Clemens, Z., Mölle, M., Eross, L., Jakus, R., Rásonyi, G., Halász, P. und Born, J.: *Fine-tuned coupling between human parahippocampal ripples and sleep spindles.* The European journal of neuroscience, 33(3):511–20, 2011.

[83] Lansink, C. S., Goltstein, P. M., Lankelma, J. V., Joosten, R., McNaughton, B. L. und Pennartz, C. M.: *Preferential reactivation of motivationally relevant information in the ventral striatum.* The Journal of Neuroscience, 28(25):6372–82, 2008.

[84] Louie, K. und Wilson, M.: *Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep.* Neuron, 29(1):145–56, 2001.

[85] Poe, G. R., Nitz, D., McNaughton, B. L. und Barnes, C.: *Experience-dependent phase-reversal of hippocampal neuron firing during REM sleep.* Brain research, 855(1):176–80, 2000.

[86] Aeschbach, D., Cutler, A. J. und Ronda, J. M.: *A role for non-rapid-eye-movement sleep homeostasis in perceptual learning.* The Journal of Neuroscience, 28(11):2766–72, 2008.

[87] Gais, S., Plihal, W., Wagner, U. und Born, J.: *Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills.* Nature Neuroscience, 3(12):1335–9, 2000.

[88] Maquet, P.: *The role of sleep in learning and memory.* Science, 294(5544):1048–52, 2001.

[89] Born, J., Rasch, B. und Gais, S.: *Sleep to remember.* The Neuroscientist, 12(5):410–24, 2006.

[90] Rauchs, G., Bertran, F., Guillery-Girard, B., Desgranges, B., Kerrouche, N., Denise, P., Foret, J. und Eustache, F.: *Consolidation of strictly episodic memories mainly requires rapid eye movement sleep.* Sleep, 27(3):395–401, 2004.

[91] Datta, S.: *Avoidance task training potentiates phasic pontine-wave density in the rat: A mechanism for sleep-dependent plasticity.* The Journal of Neuroscience, 20(22):8607–13, 2000.

[92] Rasch, B., Pommer, J., Diekelmann, S. und Born, J.: *Pharmacological REM sleep suppression paradoxically improves rather than impairs skill memory.* Nature Neuroscience, 12(4):396–7, 2009.

[93] Toga, A. W. und Thompson, P. M.: *Mapping brain asymmetry.* Nature Reviews Neuroscience, 4(January):27–48, 2003.

[94] Peigneux, P., Schmitz, R. und Willems, S.: *Cerebral asymmetries in sleep-dependent processes of memory consolidation.* Learning & Memory, 14(6):400–6, 2007.

[95] Rüsseler, J., Hennighausen, E., Münte, T. F. und Rösler, F.: *Differences in incidental and intentional learning of sensorimotor sequences as revealed by event-related brain potentials.* Brain research. Cognitive brain research, 15(2):116–26, 2003.

[96] Willingham, D. B. und Goedert-Eschmann, K.: *The Relation Between Implicit and Explicit Learning: Evidence for Parallel Development.* Psychological Science, 10(6):531–534, 1999.

[97] Sanchez, D. und Reber, P.: *Explicit pre-training instruction does not improve implicit perceptual-motor sequence learning.* Cognition, 126(3):341–351, 2013.

[98] Shanks, D. R. und Perruchet, P.: *Dissociation between priming and recognition in the expression of sequential knowledge.* Psychonomic bulletin & review, 9(2):362–7, 2002.

[99] Brown, R. M. und Robertson, E. M.: *Inducing motor skill improvements with a declarative task.* Nature Neuroscience, 10(2):148–9, 2007.

[100] Brown, R. M. und Robertson, E. M.: *Off-line processing: reciprocal interactions between declarative and procedural memories.* The Journal of Neuroscience, 27(39):10468–75, 2007.

[101] Poldrack, R., Clark, J., Paré-Blagoev, E. J., Shohamy, D., Creso Moyano, J., Myers, C. und Gluck, M.: *Interactive memory systems in the human brain.* Nature, 414(6863):546–50, 2001.

[102] Robertson, E. M., Pascual-Leone, A. und Press, D. Z.: *Awareness modifies the skill-learning benefits of sleep.* Current biology : CB, 14(3):208–12, 2004.

[103] Fischer, S. und Born, J.: *Anticipated reward enhances offline learning during sleep.* Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition, 35(6):1586–93, 2009.

[104] Coles, M. und Rugg, M.: *Event-related brain potentials: an introduction.* Oxford psychology series, 1996.

[105] Sutton, S., Braren, M., Zubin, J. und John, E. R.: *Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty.* Science (New York, N.Y.), 150(3700):1187–8, 1965.

[106] Polich, J.: *Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b.* Clinical neurophysiology : official journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology, 118(10):2128–48, 2007.

[107] Verleger, R., Baur, N., Metzner, M. F. und Smigasiewicz, K.: *The hard oddball: Effects of difficult response selection on stimulus-related P3 and on response-related negative potentials.* Psychophysiology, 2014.

[108] O'Connell, R. G., Dockree, P. M. und Kelly, S. P.: *A supramodal accumulation-to-bound signal that determines perceptual decisions in humans.* Nature neuroscience, 15(12):1729–35, 2012.

[109] Johnson, R. J.: *A triarchic model of P300 amplitude.* Psychophysiology, 23(4):367–84, 1986.

[110] Yordanova, J., Devrim, M., Kolev, V., Ademoglu, A. und Demiralp, T.: *Multiple time-frequency components account for the complex functional reactivity of P300.* Neuroreport, 11(5):1097–103, 2000.

[111] Verleger, R.: *On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry.* Psychophysiology, 34(2):131–56, 1997.

[112] Rüsseler, J. und Rösler, F.: *Implicit and explicit learning of event sequences: evidence for distinct coding of perceptual and motor representations.* Acta psychologica, 104(1):45–67, 2000.

[113] Schlaghecken, F., Stürmer, B. und Eimer, M.: *Chunking processes in the learning of event sequences: electrophysiological indicators.* Memory & cognition, 28(5):821–31, 2000.

[114] Makeig, S., Westerfield, M., Townsend, J., Jung, T. P., Courchesne, E. und Sejnowski, T. J.: *Functionally independent components of early event-related potentials in a visual spatial attention task.* Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 354(1387):1135–44, 1999.

[115] Wang, A. L., Mouraux, A., Liang, M. und Iannetti, G. D.: *The enhancement of the N1 wave elicited by sensory stimuli presented at very short inter-stimulus intervals is a general feature across sensory systems.* PloS one, 3(12):e3929, jan 2008.

[116] Anllo-Vento, L. und Hillyard, S. A.: *Selective attention to the color and direction of moving stimuli: electrophysiological correlates of hierarchical feature selection.* Perception & psychophysics, 58(2):191–206, 1996.

[117] Johannes, S., Münte, T. F., Heinze, H. J. und Mangun, G. R.: *Luminance and spatial attention effects on early visual processing.* Brain research. Cognitive brain research, 2(3):189–205, 1995.

[118] Wascher, E., Hoffmann, S., Sänger, J. und Grosjean, M.: *Visuo-spatial processing and the N1 component of the ERP.* Psychophysiology, 46(6):1270–7, 2009.

[119] Zouridakis, G., Simos, P. G. und Papanicolaou, A. C.: *Multiple bilaterally asymmetric cortical sources account for the auditory N1m component.* Brain topography, 10(3):183–9, 1998.

[120] Marzecová, A., Widmann, A., SanMiguel, I., Kotz, S. A. und Schröger, E.: *Interrelation of attention and prediction in visual processing: Effects of task-relevance and stimulus probability.* Biological Psychology, 125:76–90, 2017.

[121] Shin, E., Fabiani, M. und Gratton, G.: *Multiple levels of stimulus representation in visual working memory.* Journal of Cognitive Neuroscience, 18(5):844–858, 2006.

[122] Fabiani, M., Ho, J., Stinard, A. und Gratton, G.: *Multiple visual memory phenomena in a memory search task.* Psychophysiology, 40(3):472–485, 2003.

[123] Gratton, G., Corballis, P. M. und Jain, S.: *Hemispheric organization of visual memories.* Journal of cognitive neuroscience, 9(1):92–104, 1997.

[124] Rickard, T. C., Cai, D. J., Rieth, C., Jones, J. und Ard, M. C.: *Sleep does not enhance motor sequence learning.* Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition, 34(4):834–42, 2008.

[125] Keisler, A., Ashe, J. und Willingham, D. T.: *Time of day accounts for overnight improvement in sequence learning.* Learning & Memory, 14(10):669–72, 2007.

[126] Oldfield, R. C.: *The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory.* Neuropsychologia, 9(1):97–113, 1971.

[127] Song, S., Howard, J. H. und Howard, D. V.: *Sleep Does Not Benefit Probabilistic Motor Sequence Learning.* Journal of Neuroscience, 27(46):12475–12483, 2007.

[128] Nemeth, D., Janacsek, K., Londe, Z., Ullman, M. T., Howard, D. V. und Howard, J. H.: *Sleep has no critical role in implicit motor sequence learning in young and old adults.* Experimental Brain Research, 201(2):351–358, 2010.

[129] Meier, B. und Cock, J.: *Offline consolidation in implicit sequence learning.* Cortex, 57:156–166, 2014.

[130] Ahmadi, M., McDevitt, E. A., Silver, M. A. und Mednick, S. C.: *Perceptual learning induces changes in early and late visual evoked potentials.* Vision Research, 152(November):101–109, 2018.

[131] Schröger, E., Marzecová, A. und Sanmiguel, I.: *Attention and prediction in human audition: A lesson from cognitive psychophysiology.* European Journal of Neuroscience, 41(5):641–664, 2015.

[132] Klimesch, W.: *Evoked alpha and early access to the knowledge system: The P1 inhibition timing hypothesis.* Brain Research, 1408:52–71, 2011.

8 Abkürzungsverzeichnis

ANOVA analysis of variance/Varianzanalyse
EEG Elektroenzephalogramm
EMG Elektromyogramm
ERP event related potential = ereigniskorreliertes Potential
hEOG horizontales Elektrookulogramm
N1 N100-Komponente im Elektroenzephalogramm
NREM non-rapid-eye-movement
n.s. nicht signifikant
P1 P100-Komponente im Elektroenzephalogramm
P3 P300-Komponente im Elektroenzephalogramm
REM rapid-eye-movement
SRTT Serial Response Time Task
vEOG vertikales Elektrookulogramm

9 Danksagung

Am Ende dieser Arbeit möchte ich mich bei allen Personen bedanken, die mich bei dieser Dissertation unterstützt haben.

Ganz besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. Verleger. Auf seine hervorragende und stets wertschätzende Unterstützung war immer Verlass. Ohne diese außergewöhnlich fördernde Betreuung wäre die vorliegende Dissertation vermutlich nie zustande gekommen.

Vielen Dank an Herrn Prof. Dr. Thomas F. Münte für die Bereitstellung der Räumlichkeiten in seiner Klinik. Weiter möchte ich mich bei Frau Petra Diercks für die Unterstützung bei den EEG-Aufzeichnungen bedanken.

Besonderer Dank auch an meine Freunde Annemarie Seitz und Eike Bruns für die gemeinsame Zeit im Labor.

Zu guter Letzt möchte ich mich bei meiner Familie bedanken auf deren Rückhalt und Liebe ich immer vertrauen kann.

10 Lebenslauf

Zu meiner Person
Name: Jens Rodeck
Geburtsdatum: 05.02.1987
in Hannover
Adresse: Schnatgang 4,
49080 Osnabrück

Studium der Humanmedizin
04/2008 - 07/2014 Universität zu Lübeck
07/2014 Zweiter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
08/2009 Erster Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
10/2011 - 07/2012 Universität Innsbruck
11/2007 - 03/2008 Universität Marburg

Zivildienst
09/2006 - 03/2007 Niedersächsisches Landeskrankenhaus Osnabrück

Schulbildung
06/2006 Abitur / Gymnasium Carolinum, Osnabrück

Facharztweiterbildung Gebiet Innere Medizin
11/2014 - 12/2018 I. Medizinische Klinik Universitätsklinik Mainz
Seit 01/2019 II. Medizinische Klinik Städtisches Klinikum Osnabrück

Promotion
06/2010 - 08/2011 Durchführung der experimentellen Arbeit