

Aus dem  
Institut für Medizinische Psychologie der  
Universität Tübingen

**Effekte von Schlaf auf Mustervervollständigung und  
verschieden stark encodierte Assoziationen**

**Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Medizin**

**der Medizinischen Fakultät  
der Eberhard Karls Universität  
zu Tübingen**

**vorgelegt von**

**Friedrich, Hannah**

**2022**

Dekan: Professor Dr. B. Pichler

1. Berichterstatter: Privatdozentin Dr. S. Diekelmann
2. Berichterstatter: Professorin Dr. B. Derntl

Tag der Disputation: 18. 05. 2022

Für meine Eltern, meinen Bruder und Max

## **Inhaltsverzeichnis**

<b>Abbildungsverzeichnis .....</b>	<b>I</b>
<b>Tabellenverzeichnis .....</b>	<b>II</b>
<b>Abkürzungsverzeichnis .....</b>	<b>III</b>
<b>1. Einleitung .....</b>	<b>1</b>
1.1. Gedächtnis .....	1
1.2. Gedächtnisprozesse .....	3
1.3. Abstraktion von Gedächtnisinhalten .....	4
1.4. Mustervervollständigung .....	6
1.5. Schlafstadien .....	8
1.6. Schlaf und Gedächtnis .....	11
1.7. Hypothesen .....	14
<b>2. Material und Methoden .....</b>	<b>15</b>
2.1. Probanden .....	15
2.2. Ein-/Ausschlusskriterien .....	15
2.3. Studiendesign .....	16
2.4. Gedächtnisaufgabe .....	17
2.5. Ablauf Gedächtnisaufgabe .....	20
2.6. Enkodierung .....	21
2.7. Abruf .....	21
2.8. Studienablauf .....	24
2.9. Datenanalyse und statistische Auswertung .....	27
2.9.1. Verhalten .....	27
2.9.2. Polysomnographie .....	27
2.9.3. Aktigraphie .....	29
2.9.4. Statistische Auswertung .....	29
<b>3. Ergebnisse .....</b>	<b>30</b>
3.1. Abruf einzelner Assoziationen .....	30
3.2. Abruf aller Assoziationen .....	33
3.3. Schlafparameter .....	36
3.4. Kontrollvariablen .....	39

3.4.1. Stanford Sleepiness Scale (SSS).....	39
3.4.2. Vigilanz.....	39
3.4.3. Aktigraphie .....	40
<b>4. Diskussion .....</b>	<b>41</b>
4.1. Zusammenfassung der Ergebnisse .....	41
4.2. Hinweise auf schlafabhängige Gedächtnisabstraktion .....	41
4.3. Welche Rolle spielt Schlaf bei der Konsolidierung verschieden stark enkodierter Gedächtnisinhalte? .....	42
4.4. Einflüsse von Schlaf auf Mustervervollständigung.....	46
4.5. Ausblick.....	47
<b>5. Zusammenfassung .....</b>	<b>49</b>
<b>6. Literaturverzeichnis .....</b>	<b>51</b>
<b>7. Erklärung zum Eigenanteil an der Dissertationsschrift.....</b>	<b>61</b>
<b>8. Danksagung .....</b>	<b>62</b>

## Abbildungsverzeichnis

<b>Abbildung 1:</b> Darstellung des Mehrspeichermodells.....	2
<b>Abbildung 2:</b> Darstellung der Formen des Langzeitgedächtnisses.....	3
<b>Abbildung 3:</b> Darstellung physiologischer Schlafarchitektur eines Erwachsenen .....	10
<b>Abbildung 4:</b> Studiendesign .....	17
<b>Abbildung 5:</b> Präsentationsaufbau während der Enkodierung.....	18
<b>Abbildung 6:</b> Assoziationen während des Enkodierens und des Abrufs.....	20
<b>Abbildung 7:</b> Abruf einzelner Assoziationen .....	22
<b>Abbildung 8:</b> Abruf aller Assoziationen .....	23
<b>Abbildung 9:</b> Schematische Platzierung der EEG-Elektroden .....	28
<b>Abbildung 10:</b> Differenzwerte der Gedächtnisleistung zwischen dem ersten und dem zweiten Abruf einzelner Assoziationen.....	31
<b>Abbildung 11:</b> Abhängigkeit im Abruf einzelner Assoziationen.....	32
<b>Abbildung 12:</b> Differenzwerte der Gedächtnisleistung zwischen dem ersten und dem zweiten Abruf aller Assoziationen.....	34
<b>Abbildung 13:</b> Abhängigkeit im Abruf aller Assoziationen .....	35
<b>Abbildung 14:</b> Korrelation zwischen der Leistungsdichte schneller Spindeln..	38

## Tabellenverzeichnis

<b>Tabelle 1:</b> Schlafparameter.....	36
<b>Tabelle 2:</b> Aktigraphie Daten.....	40

## Abkürzungsverzeichnis

AASM	<b>American Academy of Sleep Medicine</b>
ANOVA	<b>Analysis of variance</b>
BFI	<b>Brief Fatigue Interventory</b>
BMI	<b>Body Mass Index</b>
EEG	<b>Elektroenzephalogramm</b>
EMG	<b>Elektromyogramm</b>
EOG	<b>Elektrookulogramm</b>
fMRT	<b>funktionelle Magnetresonanztomographie</b>
ISI	<b>Interstimulationsintervall</b>
IV	<b>Intradaily Variability</b>
MDBF	<b>Mehrdimensionaler Befindlichkeitsfragebogen</b>
MRT	<b>Magnetresonanztomographie</b>
N1-3	Schlafstadium 1-3
NPCRA	<b>Non-Parametric Circadian Rhythm Analysis</b>
NREM	<b>Non-Rapid Eye-Movement</b>
PVT	<b>Psychomotorischer Vigilanz Test</b>
RA	<b>Relative Amplitude</b>
REM	<b>Rapid Eye-Movement</b>
S1-4	Schlafstadium 1-4
SEM	<b>Standard error of the mean (engl.) = Standardfehler des Mittelwerts</b>
SF-A/R	<b>Schlaffragebogen A/ Revidierte Version</b>
SO	<b>Slow oscillations</b>
SSS	<b>Stanford Sleepiness Scale</b>
SWS	<b>Slow Wave Sleep (engl.) = Tiefschlaf</b>
WASO	<b>Wake After Sleep Onset</b>



---

## 1. Einleitung

Unser Gedächtnis hat die Fähigkeit, neben simplen Assoziationen zwischen einzelnen Elementen auch komplexe Assoziationen zwischen mehreren Elementen zu bilden und diese, als gesamtes Event, wieder zu erinnern. Dabei spielt eine Kernfunktion des Hippocampus, die sog. „Mustervervollständigung“ (engl. „Pattern Completion“), eine wichtige Rolle. Diese erlaubt es uns, möglichst viele Assoziationen eines komplexen Events basierend auf einem einzigen Stichwort zu erinnern. Die Assoziationen können dabei stärker oder schwächer enkodiert sein. Manche Assoziationen erschließen sich möglicherweise auch erst im Laufe der Zeit. Schlaf spielt eine wichtige Rolle bei der Gedächtniskonsolidierung. Bislang ist jedoch nicht bekannt, ob Schlaf auch bei der Mustervervollständigung eine Rolle spielt. Dieser Fragestellung wurde in der vorliegenden Arbeit nachgegangen. Außerdem waren wir an einem möglichen Einfluss von Schlaf auf die Konsolidierung unterschiedlich stark enkodierter Assoziationen sowie der Abstraktion von nicht direkt miteinander assoziierten Gedächtnisinhalten interessiert. Dadurch sollen neue Erkenntnisse über die Rolle von Schlaf bei der Gedächtnisbildung insbesondere im Zusammenhang mit komplexen Assoziationen zwischen mehreren Elementen gewonnen werden.

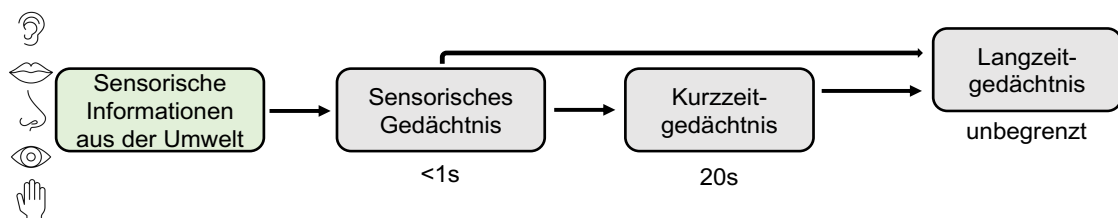
### 1.1. Gedächtnis

Das Gedächtnis beschreibt die Fähigkeit des menschlichen Gehirns, Informationen aufzunehmen, sie zu verarbeiten, zu speichern und sie bei Bedarf unbewusst oder bewusst abzurufen. Das Gedächtnis kann einerseits nach der Speicherdauer und -kapazität eingeteilt werden, andererseits nach der Art der Gedächtnisinhalte.

In dem so genannten *Mehrspeichermodell* postulierten Wissenschaftler in den 1960er Jahren, dass je nach Speicherdauer zwischen verschiedenen Gedächtnisarten unterschieden werden könne (Atkinson und Shiffrin, 1968, siehe **Abb. 1**). Das sensorische Gedächtnis behält neue Informationen nur für <1 Sekunde. Diese können anschließend an das Kurzzeitgedächtnis weitergeleitet werden, welches Informationen für Sekunden bis Minuten speichert und als

---

Zwischenspeicher dient. Werden die Informationen des Kurzzeitgedächtnisses durch Aufmerksamkeit und Wahrnehmung aufrechterhalten, so gelangen sie in das Arbeitsgedächtnis. Das *Arbeitsgedächtnis* wurde nachträglich von Baddeley und Hitch (1974) als Erweiterung des Mehrspeichermodells vorgeschlagen. Ein Bruchteil der Informationen des sensorischen und Kurzzeitgedächtnisses kommen im Langzeitgedächtnis an (Gruber 2011). Darin können Informationen theoretisch unbegrenzt gespeichert werden.



**Abbildung 1: Darstellung des Mehrspeichermodells**

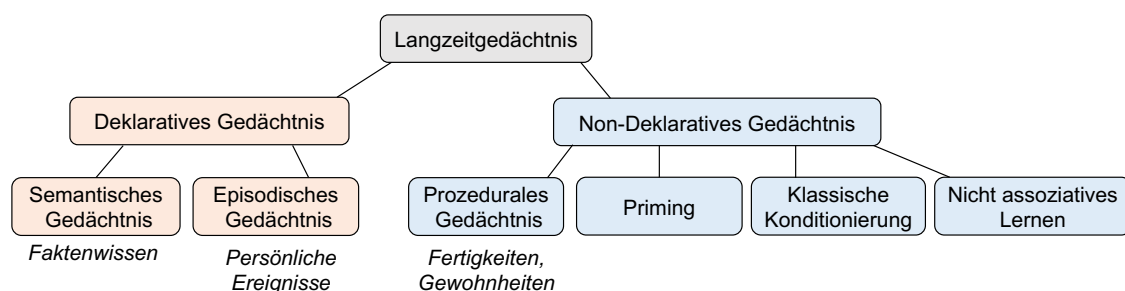
Sensorische Informationen können etwa 1 Sekunde im sensorischen Gedächtnis gehalten werden. Von dort gelangen Informationen entweder direkt ins Langzeitgedächtnis oder zunächst ins Kurzzeitgedächtnis, wo sie für etwa 20 Sekunden erinnert werden können. Von dort gelangen die Informationen dann ins Langzeitgedächtnis, dessen Speicher theoretisch unbegrenzt ist.

Das Langzeitgedächtnis kann inhaltlich weiter unterteilt werden in das *deklarative* sowie das *nicht-deklarative* Gedächtnis (Squire und Zola, 1996, siehe **Abb. 2**). Das *deklarative Gedächtnis* speichert Wissen, welches bewusst (explizit) zugänglich ist (Squire und Dede 2015). Es kann weiter unterteilt werden in das *episodische Gedächtnis* (persönliche Ereignisse, die in einem bestimmten zeitlichen und räumlichen Kontext stattgefunden haben; z.B. die Erinnerung an einen Besuch in London und die dort erlebten Ereignisse) sowie das *semantische Gedächtnis* (Allgemeinwissen über die Welt: Fakten, Ideen, Bedeutungen, Konzepte; z.B. dass London die Hauptstadt von Großbritannien ist) (Tulving 1983). Neuroanatomisch spielt der Hippocampus bei der deklarativen Gedächtnisbildung eine große Rolle (Squire 1992). Die Abfrage wird mit der Zeit

---

jedoch mehr und mehr unabhängig vom Hippocampus, vermutlich aufgrund des Transfers in neokortikale Netzwerke (Sutherland und McNaughton 2000; Winocur und Moscovitch 2011; Yassa und Reagh 2013).

Das *nicht-deklarative* Gedächtnis ist der Teil des Langzeitgedächtnisses, der Gedächtnisinhalte unbewusst (implizit) wiedergibt („Wissen, wie“). Zum nicht-deklarativen Gedächtnis zählen das prozedurale Gedächtnis (erlernte motorische Fähigkeiten) sowie Priming, nicht-assoziatives Lernen (z.B. Habituation) und Konditionierung.



**Abbildung 2: Darstellung der Formen des Langzeitgedächtnisses**

Unterscheidung in deklaratives und non-deklaratives Gedächtnis. Das semantische Gedächtnis enthält Faktenwissen, das episodische Gedächtnis Erinnerungen über persönliche Ereignisse. Das prozedurale Gedächtnis enthält Wissen über Fertigkeiten und Gewohnheiten (eigene Darstellung, vereinfacht nach Squire und Zola (1996)).

## 1.2. Gedächtnisprozesse

Die Grundlage der Gedächtnisbildung bilden verschiedene Prozesse. Unterschieden werden können: die *Enkodierung*, die *Konsolidierung* und der *Abruf* (Gruber 2011). Die Enkodierung entspricht dabei dem Lernprozess, in dem eine neue Information (z.B. ein Sinnesreiz) in eine neuronale Spur umgewandelt wird (Gruber 2011). Die Gedächtnisspur ist zunächst labil und kann leicht vergessen werden (McGaugh 2000; Rasch und Born 2013; Wixted 2004). Die Konsolidierung stabilisiert diese labile Gedächtnisspur und baut sie in bereits vorhandene Erinnerungsnetzwerke ein (Dudai 2004; McGaugh 2000; Björn

---

Rasch und Born 2013). Man kann zwei Arten der Gedächtniskonsolidierung unterscheiden: die synaptische Konsolidierung und die systemische Konsolidierung (Squire u. a. 2015). Die synaptische Konsolidierung stabilisiert synaptische Änderungen innerhalb von Minuten bis Stunden nach dem Lernen. Die systemische Konsolidierung hingegen wird innerhalb von Tagen bis Monaten erreicht. Eine Theorie dazu ist, dass neu auftretende Reize initial labile Gedächtnisinhalte „überschreiben“ können und so zum Vergessen der Gedächtnisinhalte führen können (Robins 1995; Wixted 2004). Die Inhalte müssen also in einen stabilen Speicher transferiert werden. Mit diesem Ansatz setzt sich das *Zwei-Speicher-Modell* auseinander (Marr, 1971). In Studien zeigten Patienten mit einer Hippocampus-Läsion eine fehlende Übertragung von neuen Gedächtnisinhalten ins Langzeitgedächtnis (Corkin 2002). Dies spricht dafür, dass der Hippocampus eine Schlüsselrolle in der Speicherung von neuen Gedächtnisinhalten trägt. Nach dem Zwei-Speicher-Modell werden Gedächtnisinhalte zunächst in ein schnell lernendes System eingefügt (z.B. im deklarativen Gedächtnissystem in den Hippocampus) und werden dann nach und nach in ein langsam lernendes Gedächtnissystem überführt (z.B. in den Neocortex). Als Abruf wird das Zurückgreifen auf gespeicherte Informationen bezeichnet. Die Enkodierung und der Abruf können generell sowohl bewusst, als auch unbewusst ablaufen (Forkstam und Petersson 2005; Larry R Squire 1992).

### **1.3. Abstraktion von Gedächtnisinhalten**

Erinnerungen sind flexible Konstrukte, die aufrechterhalten, was für die Zukunft wichtig erscheint und die konstant angepasst und erneuert werden, um eben diesem Anspruch gerecht zu werden (Bartlett 1995; Wilhelm u. a. 2011; Diekelmann u. a. 2013b; Barner u. a. 2017). Während neu encodierte Informationen zunächst als episodische Erinnerungen mit lebhaften kontextuellen Details abgespeichert werden, werden diese Erinnerungen mit der Zeit mehr und mehr dekontextualisiert (aus ihrem ursprünglichen Kontext herausgenommen) und generalisiert, um eine abstraktere Repräsentation des

---

Erlebnisses zu bilden (Yassa und Reagh 2013; Winocur und Moscovitch 2011; Nadel u. a. 2012).

Die Essenz solch einer abstrakten Repräsentation einer Erinnerung oder eines Erlebnisses wird auch als „Schema“ oder „Gist“ der enkodierten Informationen bezeichnet (Ghosh und Gilboa 2014; Lewis und Durrant 2011). Ein alltägliches Beispiel für diese Art der Erinnerung ergibt sich, wenn man beispielsweise über die eigenen Kindergeburtstage nachdenkt. Vermutlich erinnert man sich kaum noch an Details - eventuell an einen Geburtstag im Schwimmbad oder den Lieblingskuchen. Über die Kategorie „Kindergeburtstag“ jedoch fallen einem vermutlich einige Erinnerungen ein: es waren viele Kinder da, es gab Geschenke, es gab Kuchen. Es fällt jedoch vermutlich schwer, zuzuordnen, welche Erinnerung genau welchem Kindergeburtstag zuzuordnen ist. Oft fehlen klare Details dieser Erinnerungen, während die Aspekte einer Situation oder einer Erinnerung, die immer wieder wiederholt wurden, in der Regel leicht erinnert werden können. Was also bleibt, ist die so genannte Gist, die abstrahierte Merkmale ohne Details repräsentiert (Lewis und Durrant 2011). Aus dieser Gist formen sich sogenannte kognitive Systeme bzw. „Schemata“ (Lewis und Durrant 2011).

Schemata sind Konzepte, die eine Wissensseinheit bilden, auf die in Alltagssituationen zurückgegriffen werden kann (Lewis und Durrant 2011). Aus diesen Schemata ergeben sich bestimmte Erwartungen über ein Objekt oder Event. Beim Abspeichern neuer Gedächtnisinhalte können diese im Laufe der Zeit verzerrt werden, indem sie in ein bereits vorhandenes Schema integriert werden. Es bestehen einige Theorien, weswegen das Gehirn Gedächtnisinhalte abstrahiert und deren Gist abspeichert. Eine Theorie ist, dass es für das Gehirn effizienter sein könnte, die Gist von einzelnen, zusammenhängenden Erinnerungen zu behalten, um sie in der Zukunft in ähnlichen Fällen anzuwenden (Lutz u. a. 2017). Beispielsweise könnte Abstraktion bei Transferleistungen und Problemlöseprozessen eine Rolle spielen (Beijamini u. a. 2014). Hat man z. B. einmal ein mathematisches Problem mit dem Dreisatz gelöst, so kann man diesen immer wieder anwenden - auch wenn die Grundaufgabe nicht die gleiche ist wie beim Enkodieren (Urhahne et al., 2019). Möglicherweise hilft uns das

---

abstrahierte Wissen auch dabei, fehlende Informationen auf der Basis bereits vorhandener Informationen zu ergänzen und in den Kontext einzubetten, was evolutionär betrachtet einen Überlebensvorteil bringen könnte (Lutz 2019) (z.B. um aus dem Geruch an einem Ort auf ein Raubtier zu schließen, ohne es je selbst an diesem Ort gesehen zu haben).

#### **1.4. Mustervervollständigung**

Persönliche Erlebnisse beinhalten multiple Elemente - beispielsweise Orte, Menschen und Objekte. Bereits seit einigen Jahren geht man davon aus, dass diese „Events“ im episodischen Gedächtnis als zusammenhängende Darstellungen abgespeichert werden („Event Engramme“) (Tulving 1983; Horner und Burgess 2014). Diese zusammenhängende Speicherung erlaubt den Abruf aller Elemente eines Events durch ein einzelnes Hinweiswort. Man spricht dabei von „Mustervervollständigung“ (engl. „Pattern Completion“) (Marr, D. 1971; McClelland, McNaughton, und O'Reilly 1995; Nakazawa 2002). Die einzelnen Bestandteile eines Events können so in Abhängigkeit voneinander abgerufen werden. Wenn wir uns erinnern, wo wir waren, so sollten wir uns beispielsweise eher daran erinnern können, wen wir dort getroffen haben und mit welchen Objekten wir interagiert haben. Dies ist eine besondere Funktion des episodischen Gedächtnisses, bei dem im Gegensatz zu beispielsweise dem semantischen Gedächtnis alle Aspekte eines Events erinnert werden, inklusive zusammenhängender Bestandteile, die für den Inhalt eines Events zunächst nebensächlich erscheinen mögen (Horner u. a. 2015). Diese Form der Erinnerung ist für das semantische Gedächtnis von großer Bedeutung, um sich persönliche Erinnerungen als eine Serie zusammenhängender Events merken zu können (Rolls 2013). Diese Abhängigkeit der Bestandteile eines Events untereinander konnte in Studien mittels Magnet-Resonanz-Tomographie (MRT) auch neuroanatomisch gezeigt werden (Horner u. a. 2015). Man geht davon aus, dass die Mustervervollständigung eine Kernfunktion des Hippocampus ist (Horner und Burgess 2014; Nakazawa 2002; Wills 2005). Bei der Abfrage eines Events werden Neuronen aktiviert, die im Bezug zu allen Bestandteilen stehen.

---

Merken wir uns beispielsweise, wo wir waren und mit wem wir gesprochen haben, so erscheint die Brille im Gesicht des Gegenübers vielleicht zunächst als nebensächlich. Fragt man aber eben dieses Event ab, so kann man mit erhöhter Wahrscheinlichkeit auch die Brille als zugehöriges Objekt des Events wiedergeben (Horner u. a. 2015).

In einer Studie, die sich explizit mit der Mustervervollständigung des menschlichen Gedächtnisses auseinandersetzte, zeigten Horner und Burgess eine Abhängigkeit zwischen den einzelnen Elementen eines Events (Horner und Burgess 2014). Dabei wurden Probanden Events aus drei bis vier Elementen gezeigt (Orte, Menschen, Objekte und Tiere). Zur Enkodierung wurden den Probanden dafür entweder alle Elemente eines Events zusammen gezeigt oder lediglich überlappende Wortpaare eines Events. Bei der darauffolgenden Abfrage zeigte sich in beiden Fällen eine Abhängigkeit der verschiedenen Elemente untereinander (Horner und Burgess 2014). Eine Theorie zur Mustervervollständigung betrifft nicht nur den Abruf, sondern bereits den Vorgang des Enkodierens. Wenn die Mustervervollständigung bereits während des Lernvorgangs auftritt, so führt dies dazu, dass bereits beim Lernvorgang die vorangegangenen Wörter als zugehörige Assoziationen wiederholt werden und so verstärkt als ein zusammengehöriges Event abgespeichert werden (Horner und Burgess 2014). Sowohl der Enkodierungsprozess, als auch die Abfrage eines Events sind jedoch natürlicherweise genauso fehleranfällig wie jede kognitive Funktion. Episodische Erinnerungen sind nicht wahrheitsgetreu, wodurch falsche Erinnerungen nicht unbedingt als solche wahrgenommen werden (Horner et al., 2015; Schacter, 1999).

---

## 1.5. Schlafstadien

Hans Berger gelang 1929 ein Meilenstein in der neurowissenschaftlichen Forschung, indem er die Methode der Elektroenzephalographie (EEG) veröffentlichte (Berger 1929). Damit lassen sich Hirnströme über die Kopfoberfläche ableiten. Über das EEG kann so zum einen die Schlafqualität der Probanden objektiviert werden, zum anderen können Zusammenhänge der Schlafstadien mit dem Gedächtnis hergestellt werden (Rauchs u. a. 2005).

Bei der Polysomnographie werden zusätzlich zum EEG ein Elektrokulogramm (EOG) zur Überwachung der Augenbewegungen sowie ein Elektromyogramm (EMG) zur Überwachung der Muskelaktivität abgeleitet. Die Platzierung der Elektroden erfolgt standardisiert über das sog. 10-20-System (Jasper 1958). Dies ermöglicht die Vergleichbarkeit von EEGs trotz unterschiedlicher Schädelgrößen und -formen. Das auf diese Weise abgeleitete EEG zeigt verschiedene Wellen, die über ihre Frequenz (in Hz), ihre Amplitude (in  $\mu\text{V}$ ), ihre Form sowie ihre Positionierung am Kopf klassifiziert werden können (Carskadon und Dement, 2011). Die Klassifizierung erfolgt in Delta-Wellen (0,1-4 Hz), Theta-Wellen (4-8 Hz), Alpha-Wellen (8-13 Hz), Beta-Wellen (13-30 Hz) sowie Gamma-Wellen (>30 Hz). Weiterhin kann die Sigma-Frequenz (12-15 Hz) unterschieden werden, in der Schlafspindeln vorkommen (Silber u. a. 2007).

Schlaf lässt sich nach den Kriterien von Rechtschaffen und Kales (1958) in verschiedene Schlafstadien unterteilen. Bereits 1957 stellten Dement und Kleitmann (1957) erste Kriterien zur Beurteilung von Schlaf auf. Rechtschaffen und Kales spezifizierten diese und erschufen damit bis heutige gültige Kriterien. Grundsätzlich lassen sich der *Rapid-Eye-Movement-Schlaf (REM-Schlaf)* vom *Non-Rapid-Eye-Movement-Schlaf (NREM-Schlaf)* unterscheiden. Diese beiden Schlafzyklen wechseln sich im Laufe der Nacht ab, wobei die einzelnen Schlafstadien beim Erwachsenen während eines normalen Schlafzyklus von 6-8 Stunden etwa 4-5 Mal durchlaufen werden (Dement und Kleitman 1957) (siehe **Abb. 3**). Der NREM-Schlaf wird mittels Polysomnographie in 4 Stadien unterteilt (S1, S2, S3, S4). Während der Tiefschlaf (Delta-Schlaf) in der ersten Nachthälfte dominiert, werden die REM-Schlafphasen in der zweiten Nachthälfte immer

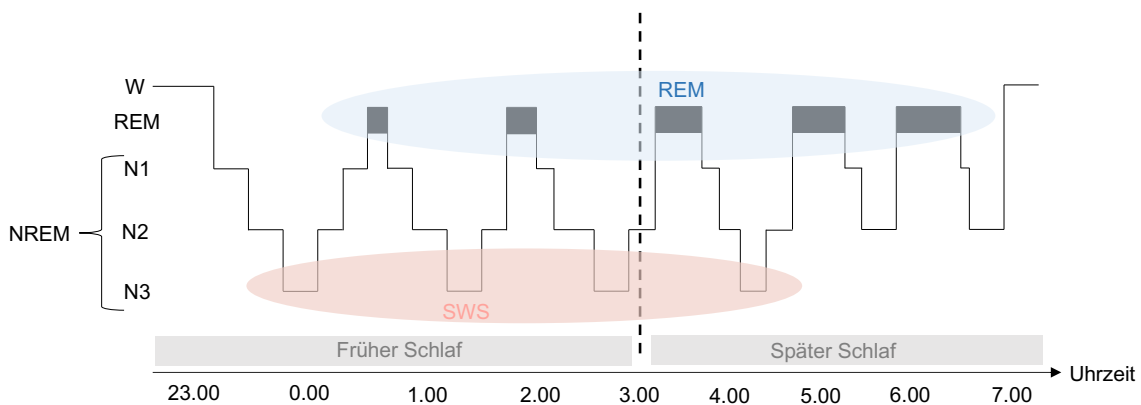


---

länger. Die Längen der Schlafzyklen sind altersabhängig und dauern beim Erwachsenen etwa 90 Minuten (Carskadon und Dement 2011; Ohayon u. a. 2004; Van Cauter, Leproult, und Plat 2000). Menschen zeigen im entspannten, wachen Zustand mit geschlossenen Augen > 50% Alpha-Aktivität (8-13 Hz) im EEG (Silber u. a. 2007). Beim Einschlafen werden diese EEG-Wellen zunächst langsamer. Das erste Schlafstadium (**S1**) bezeichnet den Übergang zwischen dem Wachzustand und dem Schlaf. Es ist ein „leichter Schlaf“, aus dem der Schlafende leicht erweckbar ist. S1 zeichnet sich durch Theta-Wellen (4-8Hz) aus, die Alpha-Aktivität beträgt < 50% (Silber u. a. 2007). Im EOG sind langsame, rollende Augenbewegungen sichtbar.

Das zweite Schlafstadium (**S2**) ist ebenfalls durch Theta-Wellen gekennzeichnet, zeichnet sich außerdem aber durch K-Komplexe und Schlafspindeln aus (Silber u. a. 2007). Als K-Komplexe werden biphasische Wellen bezeichnet, deren Amplitude über 75  $\mu$ V beträgt und die >0,5 s dauern (Gandhi und Emmady 2020). Etwa 50% der Zeit befinden sich Schlafende in S2 (Abrams 2015).

Im dritten Schlafstadium (**S3**) finden sich immer noch Theta-Wellen, hinzukommen aber >20% Delta-Wellen (0,1 - 4 Hz) mit einer Amplitude von >75  $\mu$ V. S3 und S4 machen etwa 10-20% des Schlafes aus. Die Unterscheidung zum vierten Schlafstadium (**S4**) entsteht durch die Häufigkeit der Delta-Wellen, die im Schlafstadium 4 >50% beträgt. Die Schlafstadien 3 und 4 bezeichnen den „Tiefschlaf“, der auch als „Slow-Wave-Sleep“ (SWS) bezeichnet wird. Die American Academy of Sleep Medicine (AASM) hat 2007 eine Zusammenfassung der Schlafstadien S3 und S4 vorgeschlagen (Rodenbeck 2013). Nach deren Nomenklatur kann der NREM-Schlaf als Stadium N bezeichnet werden. Die Schlafstadien S1 und S2 werden entsprechend als N1 und N2 bezeichnet. Der SWS und damit die Stadien S3 und S4 werden als N3 zusammengefasst.



**Abbildung 3: Darstellung physiologischer Schlafarchitektur eines Erwachsenen**

Exemplarischer Verlauf verschiedener Schlafstadien. In der ersten Nachthälfte („Früher Schlaf“) dominieren NREM-Schlafphasen, in der zweiten Nachthälfte („Später Schlaf“) dominieren REM-Schlafphasen. Der NREM-Schlaf ist gekennzeichnet durch SWS („Slow Wave Sleep“, der durch namensgebende langsame Wellen im EEG charakterisiert ist (engl. „slow waves“)). Eigene Grafik in Anlehnung an Rasch und Born (2013).

Während des **SWS** treten vor allem sog. Slow Oscillations (SO), Spindeln und Sharp Wave Ripples auf. SO ( $<1\text{Hz}$ ) entstehen neokortikal und entsprechen einem Wechsel zwischen „Up-States“, was eine starke neuronale Aktivität widerspiegelt, und „Down-States“, welche auf eine neuronale Inaktivität hinweisen (Schütz, Hildt, und Hampel 2016). Als Spindeln (12-14 Hz) werden an- und abschwellige Oszillationen bezeichnet, die im Thalamus entstehen, vor allem in Schlafstadium 2 auftreten, aber auch im SWS zu finden sind (Steriade, McCormick, und Sejnowski 1993). Sie können weiter unterteilt werden in „schnelle“ Spindeln ( $\sim 14\text{ Hz}$ ) und „langsame“ Spindeln ( $\sim 12\text{ Hz}$ ) (De Gennaro und Ferrara 2003). Sharp Wave Ripples beschreiben schnelle Potentialschwankungen, die im Hippocampus entstehen. Sie treten auch im Wachzustand auf (Diekelmann und Born 2010).

Im **REM-Schlaf** dominieren rasche Augenbewegungen (die namensgebenden „rapid eye movements“) und eine Muskelatonie (Carskadon und Dement 2011). Das Frequenzspektrum langt von Alpha- und Beta- hin zu Theta-Wellen (Carskadon und Dement 2011). Es ähnelt dem EEG eines wachen, aufmerksamen Menschen, weswegen der REM-Schlaf auch „paradoxe Schlaf“

---

genannt wird (Abrams 2015). Etwa 20% des Schlafes eines Erwachsenen einer Nacht wird dem REM-Schlaf zugeordnet. Auch Sägezahnwellen (Sonderform der Theta-Wellen, 1-4 Hz) sind für den REM-Schlaf charakteristisch (Takahara u. a. 2006).

## **1.6. Schlaf und Gedächtnis**

Lange Zeit galt Schlaf als reine Erholungsphase für das menschliche Gehirn. Man ging davon aus, dass das Gehirn im Schlaf gewissermaßen „abgeschaltet“ sei (Dement, 1998). Mitte des 19. Jahrhunderts stellte Ernst Kohlschütter in einer Studie fest, dass er Schlafende durch Geräusche wecken konnte, was implizierte, dass das Gehirn im Schlaf nicht völlig „abgeschaltet“ sein konnte (Kohlschütter, 1863).

Ungefähr zur selben Zeit lernte Hermann Ebbinghaus in einem Selbstversuch 1885 sinnlose Silben auswendig und stellte fest, dass er nach einmaligem Lernen eben dieser Silben nur etwa 7 behalten konnte und dass er nach einer gewissen Zeit für das Erlernen derselben Silben kürzer brauchte (Ebbinghaus, 1885). Der Selbstversuch des Psychologen Ebbinghaus lenkte die wissenschaftliche Aufmerksamkeit auf das menschliche Gedächtnis und die Einflussfaktoren darauf. Die Feststellungen von Kohlschütter und Ebbinghaus dienten als Ausgangspunkt für erste Studien zu Schlaf und Gedächtnis (z.B. Jenkins und Dallenbach, 1924; Van Ormer, 1933). Ein positiver Effekt von Schlaf konnte mittlerweile sowohl für das deklarative, als auch für das non-deklarative Gedächtnis gezeigt werden (Smith 2001; Rasch und Born 2013).

Im Alltag haben Events in der Regel multiple Bestandteile, die wir uns merken: beispielsweise Orte, Menschen und Objekte. Diese Bestandteile werden in der Regel assoziativ enkodiert - manche stärker, andere weniger stark. Dies hängt unter anderem davon ab, wie stark die Assoziation während der eigentlichen Enkodierung ist (Gordon u. a. 2014; Kafkas und Montaldi 2011). Der positive Effekt von Schlaf scheint sich je nach initialer Enkodierungsstärke zu unterscheiden (Petzka u. a. 2020). Einige Studien deuten auf einen positiven

---

Einfluss von Schlaf auf *schwach* encodierte Gedächtnisinhalte hin (Schapiro u. a. 2019; Djonlagic u. a. 2009; Drosopoulos u. a. 2007; Schapiro u. a. 2017). Allerdings gibt es auch Studien, die einen positiven Einfluss von Schlaf auf *stark* encodierte Gedächtnisinhalte suggerieren (Schoch, Cordi, und Rasch 2017; M. A. Tucker und Fishbein 2008; Wislowska u. a. 2017). Für den positiven Effekt des Schlafs auf das Gedächtnis gibt es mehrere Theorien. Während dem Schlaf in den Anfängen der Schlafforschung eine *passive* Rolle durch geringere Interferenz (*Interferenztheorie des Vergessens* (McGeoch 1932)) mit neuen Reizen zugeschrieben wurde, geht man inzwischen vor allem von einer *aktiven* Rolle durch die Konsolidierung von Gedächtnisinhalten im Schlaf aus (*Konsolidierungshypothese*; Ellenbogen et al., 2006; Rasch und Born, 2013). Während im Wachzustand die Enkodierung und der Abruf stattfinden, scheint die Konsolidierung vor allem im Schlaf stattzufinden (Diekelmann und Born 2010). Da dieselben neuronalen Netzwerke für die Enkodierung und die Konsolidierung genutzt werden, scheint Schlaf als zeitliche Trennung sinnvoll zu sein (Born, Rasch, und Gais 2006). Während der Konsolidierung werden neu gelernte Gedächtnisinhalte im SWS wiederholt reaktiviert und so ins Langzeitgedächtnis übertragen (Diekelmann und Born 2010; Foster und Wilson 2006). Diese Reaktivierungen sind von Sharp Wave Ripples, also schnellen, depolarisierenden Potentialen, begleitet (Buzsáki 1986). Dabei werden die neuen Gedächtnisinhalte vom Hippocampus in neokortikale Netzwerke umverteilt. Neben den Sharp Wave Ripples sind in diese Umverteilung außerdem Spindeln und SO involviert (Marshall und Born 2007; Klinzing, Niethard, und Born 2019). Den verschiedenen Schlafphasen werden unterschiedliche Aufgaben in der Gedächtniskonsolidierung zugeschrieben (Diekelmann, Wilhelm, und Born 2009). Vor allem zwei Hypothesen sind hierbei hervorzuheben. Laut der „*Dual Process*“ Theorie unterstützt der SWS besonders das deklarative Gedächtnis, während das prozedurale Gedächtnis eher vom REM-Schlaf profitiert (Gais und Born 2004; Maquet 2001; Plihal und Born 1997). Die „*Sequentielle Hypothese*“ nimmt an, dass das Gedächtnis vor allem von dem Schlafzyklus, bestehend aus SWS und REM-Schlaf, profitiert (Giuditta 2014). Neben Korrelationen mit Schlafstadien wurden auch Zusammenhänge zwischen Oszillationen im Schlaf

---

und der Gedächtnisbildung gefunden: Ein Anstieg der Spindelaktivität, der Spindelanzahl und der Spindeldichte konnten vor allem nach dem Lernen von Wörtern (z.B. Gais et al., 2002), nach visuell-räumlichen Lernen (Clemens, Fabó, und Halász 2006) sowie nach dem Lernen komplexer prozeduraler Aufgaben (Fogel und Smith 2006) festgestellt werden.

Verschiedene andere Faktoren haben neben dem Schlaf per se ebenfalls einen Einfluss auf die Gedächtnisbildung (Übersicht: Diekelmann et al., 2009). Dazu zählen beispielsweise die Motivation während des Lernvorgangs (Diekelmann, Wilhelm, und Born 2009), der Zeitpunkt des Schlafs (Payne et al., 2012) und die Relevanz für den Lernenden (Diekelmann u. a. 2013a; Wilhelm u. a. 2011). Zudem kann Schlaf Erinnerungen qualitativ verändern. Beispielsweise werden zugrundeliegende Regeln bei der Bearbeitung von Zahlenreihen nach dem Schlaf erkannt und führen zu einem Zeitgewinn (Wagner u. a. 2004; Diekelmann und Born 2010).

---

## 1.7. Hypothesen

Unser Ziel war es, zu untersuchen, welche Rolle Schlaf bei der Mustervollständigung sowie einer damit verbundenen Verknüpfung von nicht direkt miteinander assoziierten Gedächtnisinhalten spielt.

Unsere Hypothese war, dass Schlaf Assoziationen zwischen den Elementen eines Events stärkt, sodass der Hinweis eines einzelnen Elements ausreicht, um das gesamte Event zu erinnern (d.h. Mustervollständigung). Weiterhin haben wir vermutet, dass Schlaf im Vergleich zu einer Wachperiode zu einem besseren Abruf nicht direkt enkodierter Assoziationen führt.

Zudem haben wir untersucht, ob Schlaf einen ähnlichen Effekt auf stark, schwach und nicht-encodierte Assoziationen hat. Unsere Hypothese war, dass Schlaf vor allem schwächere Verbindungen stärkt.

Da Schlafspindeln eine wichtige Rolle bei der Umverteilung von Gedächtnisinhalten vom Hippocampus zum Neokortex spielen und damit einen wichtigen Beitrag zur Gedächtniskonsolidierung und vermutlich auch zur Mustervollständigung leisten, haben wir schließlich die Hypothese aufgestellt, dass ein positiver Zusammenhang zwischen der Spindelaktivität und vor allem schwach enkodierten Assoziationen sowie Mustervollständigung besteht.

---

## **2. Material und Methoden**

### **2.1. Probanden**

Die Probanden wurden über eine Universitätsrundmail der Universität Tübingen rekrutiert. Die Experimente wurden in den Schlaflaboren des Instituts für Medizinische Psychologie und Verhaltensneurobiologie in Tübingen durchgeführt. Eine vollständige Teilnahme wurde mit einer Aufwandsentschädigung von bis zu 240 € vergütet. Die Studie wurde durch die Ethik-Kommission der Medizinischen Fakultät und der Universitätsklinik Tübingen genehmigt (Projekt-Nummer 155/2016BO2).

### **2.2. Ein-/Ausschlusskriterien**

An der Studie nahmen 16 Probanden (8 Frauen und 8 Männer) im Alter von 20 bis 31 (Mittelwert 24,62) teil. Da die Stichprobe möglichst homogen sein sollte, mussten die Studienteilnehmer einige Kriterien erfüllen, die abgefragt und schriftlich festgehalten wurden. Anamnestisch gaben die Probanden an, physisch und psychisch gesund zu sein. Eine orientierende medizinische Untersuchung inklusive Blutentnahme erfolgte im Rahmen einer Eingewöhnungsnacht. Zudem waren sehr gute Deutschkenntnisse sowie die allgemeine Hochschulreife für die Teilnahme erforderlich. Außerdem war ein regelmäßiger Schlaf-Wachrhythmus Voraussetzung für die Studienteilnahme. Da der Zyklus von Frauen einen Einfluss auf die Gedächtnisleistung (Genzel u. a. 2012) hat, wurden die Experimentalnächte der weiblichen Probandinnen als ein Vielfaches von etwa 4 Wochen geplant. Dies sollte zyklusabhängige Veränderungen des Schlafes (Baker und Driver 2007), sowie der Gedächtnisleistung (Genzel et al., 2012; Sundström Poromaa und Gingnell, 2014) der Probandinnen minimieren. Dabei achteten wir darauf, dass die Probandinnen am selben Zyklustag  $\pm 2$  Tage in beiden Experimentalnächten im Schlaflabor waren. Während der Experimentalnächte befanden sich so 4 der weiblichen Probandinnen in der Follikelphase, die anderen 4 Probandinnen in der Lutealphase. Als Ausschlusskriterien galten eine regelmäßige

---

Medikamenteneinnahme (abgesehen von hormoneller Kontrazeption), Rauchen, ein übermäßiger Alkoholkonsum, Drogenkonsum, Schichtarbeit oder die Teilnahme an einer anderen Schlafstudie in den 6 Wochen vor dem Experiment und Reisen mit einer Zeitdifferenz über 6 Stunden in den 6 Wochen vor dem Experiment. Ein Proband wurde nachträglich von der Analyse ausgeschlossen, weil er bei mehreren Variablen einen Ausreißer darstellte (< 6 Stunden Schlaf während der Experimentalnacht, hoher Cortisolspiegel während der Enkodierung, abweichende Aktigraphie-Parameter in Bezug auf das Schlafverhalten und zirkadiane Rhythmen). Eine weitere Probandin wurde wegen technischen Problemen und Nichteinhaltung experimenteller Abläufe ebenfalls von der Analyse ausgeschlossen.

### 2.3. Studiendesign

Die Studie bestand für jeden Probanden aus drei Nächten im Schlaflabor: einer Eingewöhnungsnacht sowie zwei Experimentalnächten.

Jeder Proband nahm sowohl an einer Schlaf-, als auch an einer Wachbedingung teil. Die Reihenfolge der Bedingungen wurde balanciert, sodass die Hälfte der Probanden mit der Schlafbedingung und die andere Hälfte mit der Wachbedingung angefangen hat. Damit entsprach die Studie einem Innersubjekt-, „Cross-Over“<sup>1</sup>-Design. Die Studie wurde einfachblind durchgeführt, da die Probanden nicht wussten, ob sie in ihren Experimentalnächten schlafen durften oder wach bleiben mussten. In jeder Experimentalnacht gab es aus Sicht der Probanden so dieselbe Chance wach zu bleiben als auch zu schlafen. Zwischen der Eingewöhnungsnacht und dem Experiment musste mindestens ein Tag liegen. Die Enkodierung fand am 1. Experimentaltag um 21.40 Uhr statt, der **erste Abruf** 30 Minuten nach der Enkodierung. Nach einer Nacht im Schlaflabor (je Proband jeweils eine Nacht schlafend bzw. wach) verbrachten die Probanden den folgenden Experimentaltag wach im Schlaflabor bis 22 Uhr.

---

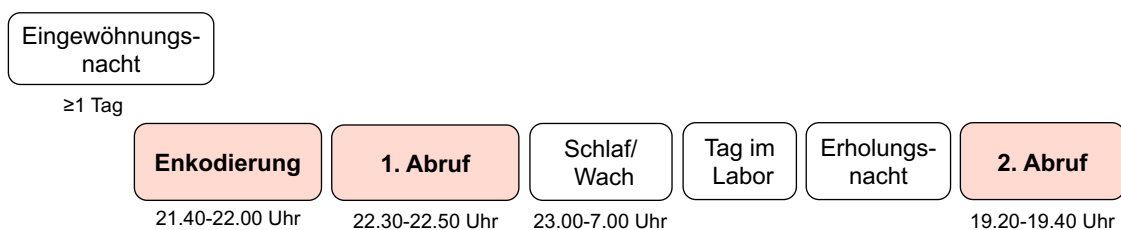
<sup>1</sup> „Cross-Over“-Design ist ein Studiendesign, bei dem die Wirksamkeit zweier Methoden in zwei Studienphasen miteinander verglichen werden kann. Dabei durchlaufen die gleichen Probanden alle verschiedenen experimentellen Bedingungen.



---

Nach einer Erholungsnacht zuhause fand am 3. Experimentaltag um 19.20 Uhr der **zweite Abruf** statt (siehe **Abb.4**).

Zwischen den beiden Experimentalnächten mussten mindestens 2 bzw. 4 Wochen liegen. Bei den weiblichen Probandinnen musste zyklusabhängig ein Vielfaches von ~4 Wochen liegen, damit sie in derselben Zyklusphase an beiden Experimenten teilnahmen. Bei den männlichen Probanden mussten mindestens 2 Wochen zwischen den beiden Experimentalnächten liegen.



**Abbildung 4: Studiendesign**

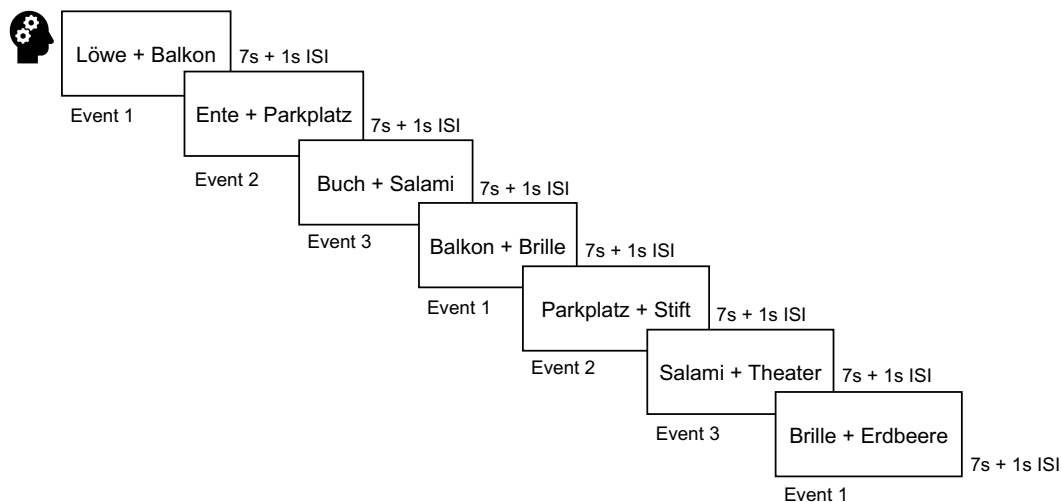
Mindestens ein Tag musste zwischen der Eingewöhnungsnacht und der Experimentalnacht liegen. Um 21.40 Uhr begann die Enkodierung der Events. Nach einer halben Stunde Pause folgte der erste Abruf. Je nach Bedingung schliefen die Probanden ab 23.00 Uhr oder blieben wach. Nach einem Tag im Labor folgte eine Erholungsnacht zuhause. Am nächsten Abend folgte dann der zweite Abruf. Zwischen den beiden Experimentalnächten mussten bei den Probandinnen mindestens 4 Wochen (wegen des Menstruationszyklus), bei den Probanden mindestens 2 Wochen liegen.

## 2.4. Gedächtnisaufgabe

Da der Schwerpunkt der Studie auf der Mustervervollständigung (Horner und Burgess 2014) lag, wurde eine Aufgabe angelehnt an Horner und Burgess gewählt (2014).

Im Lernvorgang bildeten immer 4 Elemente ein Event, wobei die 4 Elemente Wörter aus 4 verschiedenen Kategorien (Tiere, Orte, Objekte und Nahrungsmittel) darstellten (z.B. Haus + Ameise + Staubsauger + Avocado). Die Elemente eines Events werden im Folgenden durch Buchstaben repräsentiert (,A‘, ,B‘, ,C‘ und ,D‘).

Insgesamt wurden während des Lernvorgangs 20 Events pro Bedingung als Wortpaare präsentiert und pro Abruf 10 Events abgefragt. Paare desselben Events wurden nicht direkt nacheinander gezeigt, sondern mit mindestens zwei Wortpaaren anderer Events dazwischen präsentiert (z.B. A-B von Event 1, A-B von Event 2, C-A von Event 3, B-C von Event 1; siehe **Abb.5**). Die Wortpaare des Lernvorgangs wurden in aufeinanderfolgenden Blöcken insgesamt zwei Mal in der gleichen Reihenfolge hintereinander präsentiert. Den Probanden wurde in der Instruktion zwar mitgeteilt, dass alle Wörter auch mit verschiedenen anderen Wörtern angezeigt werden konnten, allerdings *nicht*, dass immer vier Wörter ein Event bildeten.



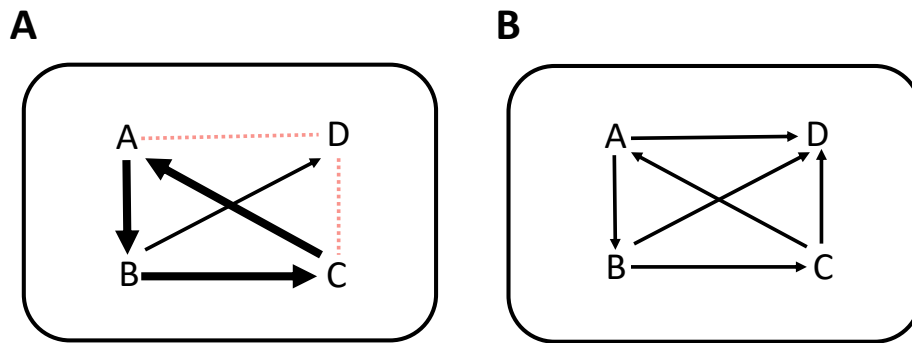
### Abbildung 5: Präsentationsaufbau während der Enkodierung

Auf einem Computerbildschirm wurden hintereinander für je 7 Sekunden Wortpaare angezeigt. Das Interstimulationsintervall (ISI) betrug 1 Sekunde. Zwischen Wortpaaren gleicher Events lagen dabei mindestens zwei Wortpaare anderer Events.

Für die Enkodierung wurde eine Kombination zweier Strukturen von Horner und Burgess (2014) zur Wortpräsentation genutzt. Durch eine sogenannte „*Seperated Closed-Loop*“ Struktur (Horner und Burgess 2014) wurden drei der vier Wörter (A, B und C in **Abb.6A**) eines Events paarweise und überlappend

---

(d.h., A-B, B-C und C-A) gezeigt. Diese Wörter wurden also direkt miteinander gepaart. Des Weiteren wurden durch eine sogenannte „Open-Loop“ Struktur (Horner und Burgess 2014) manche Wörter eines Events während des Lernvorgangs nicht direkt miteinander gezeigt (die Assoziation B-D hat ein offenes Ende, d.h. von D gibt es keine weiteren Verbindungen zu A oder C). So wurde beispielsweise ein Objekt mit dem dazugehörigen Ort (z.B. Staubsauger - Haus, A-B) gezeigt, der Ort mit dem Nahrungsmittel (z.B. Haus - Avocado, B-C), das Nahrungsmittel mit dem Objekt (Avocado – Staubsauger, C-A) und der Ort mit dem dazugehörigen Tier (z.B. Haus - Ameise, B-D). Was jedoch während des Lernvorgangs *nicht* direkt als Wortpaar angezeigt wird, wäre dann beispielsweise das Objekt mit dem Tier (z.B. Staubsauger – Ameise, A-D) oder auch das Nahrungsmittel mit dem Tier (Avocado, Ameise, C-D; **Abb. 6B**). Die Abfrage dieser nicht-enkodierten Paare kann dann in der Auswertung als Maß für die schemabasierte Abstraktion des Gedächtnisses dienen. Als ein Maß für Mustervervollständigung wurde die Abhängigkeit (engl. „dependency“) zwischen dem Abruf von zwei Elementen (C und D) nach Präsentation eines Hinweiswortes (B) berechnet (für detaillierte Informationen zur Analyse von Abstraktion und Mustervervollständigung siehe Abschnitt 3.1, 3.2 Datenanalyse). Zudem diente die Aufgabe dazu, Schlafeffekte auf Wortpaare mit verschiedenen Enkodierungsstärken zu untersuchen: Innerhalb der „Closed-Loop“ Kombination (A-B-C) wurden A, B und C jeweils zweimal präsentiert (für A z.B. A-B und C-A) und sollten dadurch am *stärksten* enkodiert worden sein. Indem D nur einmal präsentiert wurde, sollte das Paar B-D unserer Hypothese nach nur *schwach* enkodiert worden sein. Die nicht direkt miteinander gezeigten Paare A-D und C-D wurden dagegen gar nicht gemeinsam enkodiert und sollten daher beim Abruf die schwächste Assoziationsstärke zeigen.



**Abbildung 6: Assoziationen während des Enkodierens und des Abrufs**

(A) Enkodierung. Die schwarzen Linien zeigen die Assoziationen der Elemente während der Enkodierung, die roten Linien die nicht-encodierten Assoziationen. Die Dicke der Linie zeigt die Enkodierungsstärke der Assoziationen. Die Paare wurden in einer bestimmten Reihenfolge gezeigt: A-B → B-C → C-A → B-D. (B) Abruf. Alle Assoziationenpaare wurden in der gleichen Richtung wie während des Enkodierens abgefragt (z.B. A-B, nicht B-A). Abgefragt wurden zuerst die nicht-encodierten Paare A-D und C-D, gefolgt von allen anderen Assoziationen (A-B, B-C, C-A und B-D).

## 2.5. Ablauf Gedächtnisaufgabe

Um den Einfluss von Schlaf auf das Gedächtnis zu testen, mussten alle Probanden in beiden Bedingungen jeweils 2 Elemente der Events als Wortpaare lernen („Enkodierung“). Die gelernten Wörter wurden dann zwei Mal je Experiment abgefragt. Der **erste Abruf** der Wörter erfolgte bereits 30 Minuten nach dem Lernvorgang (Abruf *vor* Schlaf-/Wach-Manipulation), der **zweite Abruf** zwei Tage später (Abruf *nach* Schlaf-/Wach-Manipulation). Da Schlafdeprivation kognitive Fähigkeiten bekanntermaßen einschränkt (Pilcher und Walters, 1997), durften die Probanden vor dem zweiten Abruf (Abruf *nach* Schlaf-/Wach-Manipulation) für eine Erholungsnacht nach Hause.

---

## 2.6. Enkodierung

Zunächst wurden die Probanden mündlich über den Ablauf der Gedächtnisaufgabe informiert. Ihnen wurde dabei gesagt, dass sie über einen Zeitraum von etwa 20 Minuten Wortpaare lernen würden. Jeweils ein Wort stand links auf dem Bildschirm, das zugehörige andere Wort rechts auf dem Bildschirm (siehe **Abb.5**). Jedes Wortpaar wurde für 7 Sekunden präsentiert, das Interstimulus-Intervall betrug 1 Sekunde (ISI). Die Aufgabe der Probanden war es, sich die Wortpaare so gut wie möglich einzuprägen, indem sie sich lebhaft vorstellen sollten, wie sie miteinander interagierten. Um sich mit der Aufgabe vertraut zu machen, gab es zu Beginn ein kurzes Beispiel. Störfaktoren auf die Konzentration der Probanden wurden so gering wie möglich gehalten. Daher erfolgte der Lernvorgang allein im Schlaflabor. Das Schlaflabor war möglichst reizarm gestaltet (Jalousien, Rollläden, Türe geschlossen).

Die Präsentation sowie der Abruf der Wortpaare erfolgte über die *MATLAB Toolbox Psychtoolbox Version 3* (Brainard 1997; Kleiner, Brainard, Pelli 2007; Pelli 1997).

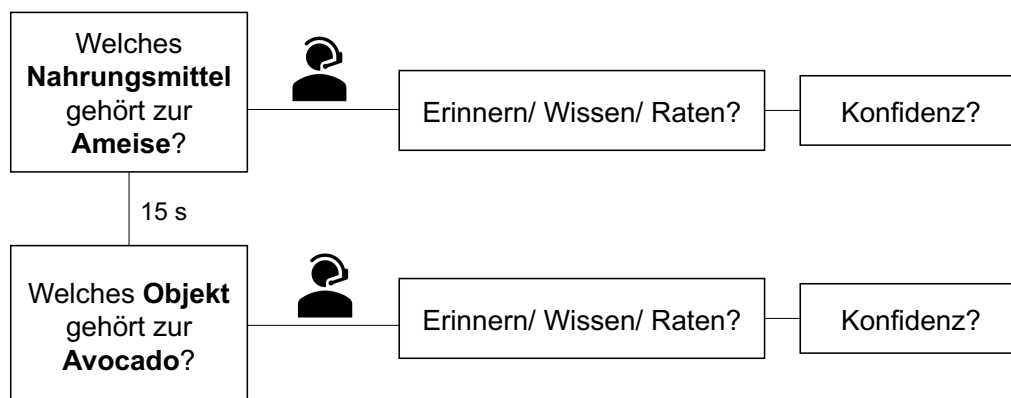
## 2.7. Abruf

Von den pro Bedingung je 20 präsentierten Events wurden je 10 Events für den **ersten Abruf** genutzt. Die anderen 10 Events wurden in dem **zweiten Abruf** abgefragt. Die Abfrage bestand aus zwei Teilen. Im ersten Teil („**Abruf einzelner Assoziationen**“) wurden jeweils einzelne Wörter der Events angezeigt und ein zugehöriges Wort einer bestimmten Kategorie erfragt. Im zweiten Teil („**Abruf aller Assoziationen**“) wurden ebenfalls einzelne Wörter angezeigt, diesmal sollten allerdings alle damit assoziierten Wörter genannt werden.

Während des **Abrufs einzelner Assoziationen** (erster Teil des Abrufs) wurde den Probanden ein Wort gezeigt (z.B. Ameise) und sie sollten so schnell wie möglich den richtigen Partner aus einer bestimmten Kategorie (z.B. Nahrungsmittel) dazu in ein Mikrofon sprechen (hier: Avocado) (siehe **Abb. 7**). Für das Aussprechen der Antwort hatten die Probanden 15 Sekunden Zeit. Nach 10 Sekunden wurde ein kurzer Ton eingespielt, um das baldige Ende der

---

Eingabezeit zu signalisieren. Pro Event wurden auf diese Weise alle Assoziationen abgefragt. Da pro Event sechs Assoziationen getestet wurden (A-B, B-C, C-A, B-D, A-D und C-D), wurden insgesamt 60 Stichwörter angezeigt und ihre zugehörigen Partner abgefragt. Direkt nach ihrer Antwort sollten die Probanden die Leertaste der Tastatur drücken, wodurch die Reaktionszeit für jede Antwort festgestellt werden konnte. Anschließend sollten sie über die Tastatur nach jedem Wort ihre Antwort bewerten in „Erinnern“, „Wissen“ oder „Raten“. Dabei bedeutete „Erinnern“, dass die Probanden sich bewusst an die Situation erinnerten, die sie sich während des Lernvorgangs vorgestellt hatten. „Wissen“ bedeutete, dass sie sich zwar sicher waren, dass das Wortpaar gezeigt wurde, sie sich allerdings nicht mehr an die exakte Situation erinnerten. Außerdem sollten die Probanden auf der Tastatur ihre Konfidenz auf einer 4-Punkte-Skala bewerten (von 1: „sehr unsicher“ bis 4: „sehr sicher“).

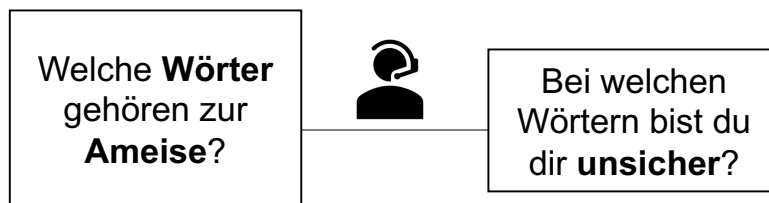


**Abbildung 7: Abruf einzelner Assoziationen**

Während des Abrufs wurden den Probanden Wörter präsentiert und nach dem zugehörigen Wort einer bestimmten Kategorie gefragt. Die Probanden hatten bis zu 15 Sekunden Zeit, bevor die nächste Assoziation abgefragt wurde. Nach dem Aussprechen des zugehörigen Wortes in ein Mikrofon sollten sie außerdem über die Tastatur angeben, ob sie bei der Antwort auf Erinnern, Wissen oder Raten zurückgegriffen hatten. Danach sollten sie die Konfidenz bezüglich ihrer Antwort angeben.

---

Der **Abruf aller Assoziationen** (zweiter Teil des Abrufs) diente zur Abfrage eines ganzen Events. Basierend auf einem genannten Hinweiswort sollten die Probanden alle Wörter aussprechen, die sie mit diesem Hinweiswort assoziierten (siehe **Abb. 8**). Den Probanden wurde immer das Hinweiswort A eines Events präsentiert und sie sollten dann *alle* anderen Elemente, die sie mit diesem Hinweiswort assoziierten, laut aussprechen (also B, C und D). Im Anschluss wurden sie gebeten, die Wörter erneut auszusprechen, bei denen sie sich unsicher waren (siehe **Abb.8**). Diese Aufgabe diente zur zusätzlichen Messung von Abhängigkeiten zwischen enkodierten Assoziationen im Rahmen der Mustervervollständigung.



#### **Abbildung 8: Abruf aller Assoziationen**

Beim zweiten Teil des Abrufs wurden alle Wörter abgefragt, die die Probanden zu einem Hinweiswort assoziieren. Im Anschluss sollten sie die Wörter erneut aussprechen, bei denen sie sich unsicher waren.

Im Anschluss an die Abfragen folgten **Debriefings**, in denen die Probanden Fragen zu ihrer Lernstrategie beantworten sollten. Nach dem ersten Abruf wurden sie am Ende des Debriefings gebeten, bis zum zweiten Abruf nicht aktiv über die Wörter nachzudenken.

---

## 2.8. Studienablauf

In der Eingewöhnungsnacht sollten die Probanden an die Bedingungen des Experiments gewöhnt werden. Dazu schliefen sie wie unter Experimentbedingungen mit einem EEG im Schlaflabor. Es wurde darauf geachtet, dass die Probanden für ihre Eingewöhnungsnacht im selben Schlaflabor wie in den Experimentnächten schliefen. Außerdem wurde in der Eingewöhnungsnacht der Studienablauf ausführlich besprochen und etwaige Fragen diesbezüglich geklärt. Zudem erfolgte eine orientierende körperliche Untersuchung (erfasste Parameter: Blutdruck, Puls, Temperatur, Gewicht/Größe (BMI)). Die medizinische Untersuchung bestand aus einer ausführlichen Anamnese bezüglich Vorerkrankungen und Medikamenteneinnahme. Bei Auffälligkeiten in der medizinischen Untersuchung wurden diese Probanden von der Teilnahme ausgeschlossen.

An den Experimenttagen galten besondere Verhaltensregeln für die Probanden, um Störfaktoren bezüglich der Gedächtnisleistung sowie des Schlafs so gering wie möglich zu halten. Daher war Kaffeekonsum ab 12.00 Uhr, Alkoholkonsum, Mittagsschlaf und Geschlechtsverkehr am Versuchstag untersagt. Zudem sollten die Probanden jegliche körperliche und psychische Anstrengungen vermeiden. In der Woche vor dem Experiment mussten die Probanden einen regelmäßigen Schlaf-/Wachrhythmus einhalten. Dieser wurde mithilfe eines Aktigraphen (*MotionWatch, CamNtech Ltd, Cambridgeshire*) und eines Schlaftagebuchs kontrolliert.

Am Abend vor dem Experiment wurden die Probanden gebeten, um spätestens 23.00 Uhr ins Bett gehen und am Tag des Experiments um spätestens 7.00 Uhr aufstehen.

Die Probanden kamen um 20.30 Uhr ins Labor. Zunächst wurden einige Fragebögen ausgefüllt (Probandenblatt zur Überprüfung der Einhaltung der allgemeinen Studienbedingungen, Nachbefragungsbogen zur Überprüfung der Verhaltensregeln, Schlafragebogen A/Revidierte Version [SF-A/R] zur Überprüfung der Schlafqualität in der vorherigen Nacht). Die Fragebögen und



---

Tests dienten zur Überprüfung, ob die Probanden sich in beiden Bedingungen in ähnlicher Verfassung befinden.

Danach wurden die Schlaftagebücher der letzten 7 Tage besprochen, um mögliche Auffälligkeiten im Schlaf-/Wachrhythmus zu detektieren. Außerdem wurde die Einhaltung der Verhaltensregeln der letzten 7 Tage sowie insbesondere am Tag des Experiments nachbesprochen. Bei Auffälligkeiten bezüglich der Verhaltensregeln (z.B. Koffeinkonsum nach 12 Uhr) wurde das Experiment beendet und, sofern möglich, ein neuer Termin für das Experiment vereinbart. Dann wurden die Probanden für die Polysomnographie vorbereitet. Für eine andere Fragestellung wurde bei denselben Probanden innerhalb der 24 Stunden, die die Probanden im Labor beaufsichtigt wurden, außerdem regelmäßig Blut abgenommen, um Immunfunktionen und Hormonkonzentrationen zu messen. Diese Fragestellung ist jedoch nicht Bestandteil der vorliegenden Arbeit.

Um 21.30 Uhr wurden die Probanden auf ihre subjektive Schläfrigkeit (Stanford Sleepiness Scale, SSS (Hoddes u. a. 1973)) getestet. Direkt danach begann die Enkodierung der Events am Computer. Die Enkodierung dauerte etwa 20 Minuten. Danach wurde am Computer ein Kontrolltest durchgeführt (Psychomotor Vigilance Test [PVT] als objektivierte Messung der Aufmerksamkeit und Vigilanz). Nach einer 30-minütigen Pause (um 22.30 Uhr) folgte dann der erste Abruf (Abruf vor Schlaf-/Wach-Manipulation) der Events. Dieser dauerte ebenfalls etwa 20 Minuten. Am Ende des Abrufs wurde ein erstes Debriefing durchgeführt, bei dem die Probanden nach angewandten Lerntechniken gefragt wurden. Außerdem sollten sie hier angeben, wie gut sie sich die Wortpaare vorstellen konnten (von 1 = sehr schlecht bis 10 = sehr gut).

In der Schlafbedingung wurden um 23.00 Uhr die Lichter ausgemacht und die Probanden durften ungestört bis 7.00 Uhr schlafen. In der Wachbedingung blieben die Probanden ab 23.00 Uhr in Rückenlage zurückgelehnt bei gedimmtem Licht im Bett, mussten allerdings wach bleiben. Sie durften beispielsweise lesen, ausgewählte Filme schauen

---

(Tierdokumentationen), sich mit dem Experimentator unterhalten oder Brettspiele spielen.

Um 7.00 Uhr wurden die Probanden der Schlafbedingung dann geweckt, wobei darauf geachtet wurde, dass sie nicht aus einer REM- oder SWS-Schlafphase geweckt wurden. Die Probanden der Wachbedingung durften ebenfalls in diesem Zeitfenster aufstehen. Den Tag verbrachten die Probanden im Institut und wurden dort überwacht. Es wurde darauf geachtet, dass die Probanden über den Tag nicht schliefen. Nach einem Frühstück um 8.00 Uhr bearbeiteten die Probanden weitere Fragebögen (nicht Bestandteil der vorliegenden Arbeit). Außerdem wurden Vitalparameter erhoben (Körpertemperatur, Blutdruck, Puls).

Ab 10.00 Uhr wurden alle 4 Stunden Fragebögen und Tests durchgeführt, die auch dazu dienten, die Probanden über den Konsolidierungszeitraum in einer standardisierten Form zu beschäftigen (nicht Bestandteil der vorliegenden Arbeit). Um etwa 22.30 Uhr durften die Probanden für eine Erholungsnacht nachhause gehen.

Am nächsten Tag kamen die Probanden um 19.00 Uhr wieder ins Labor. Zunächst wurden die Tagesaktivitäten der Probanden nachbesprochen. Daraufhin füllten die Probanden am Computer mehrere Fragebögen aus (SSS und ein Fragebogen zur allgemeinen Befindlichkeit, MDBF). Um etwa 19.20 Uhr folgte dann der zweite Abruf (Abruf *nach* Schlaf-/Wach-Manipulation) der Wortgruppen. Wenn sich die Probanden in der zweiten Bedingung befanden, folgte außerdem ein weiteres Debriefing, bei welchem die Probanden in immer spezifischer werdenden Fragen nach Auffälligkeiten der Struktur des Gedächtnistests befragt wurden (z.B. ob ihnen aufgefallen ist, dass mehrere Wörter ein Event bilden oder dass nicht alle Paare, die abgefragt wurden, auch beim Lernen zusammen präsentiert wurden). Zum Abschluss folgten Kontrolltests am Computer (PVT, Digit Span Test). Diese letzte Sitzung endete um etwa 20.00 Uhr.

---

## 2.9. Datenanalyse und statistische Auswertung

### 2.9.1. Verhalten

Die Gedächtnisleistung wurde über die Anzahl korrekt und inkorrekt wiedergegebener Wörter während der verschiedenen Abrufe ermittelt. Dabei wurde im ersten Abrufteil („Abruf einzelner Assoziationen“) unterschieden in *stark* encodierte Assoziationen (A-B, B-C und C-A), *schwach* encodierte Assoziationen (B-D) und *nicht*-encodierte Assoziationen (A-D und C-D). Im zweiten Abrufteil („Abruf aller Assoziationen“) wurde unterteilt in die einzelnen Assoziationen A-B, A-C und A-D.

Um Mustervervollständigungs-Prozesse zu ermitteln, wurde (in Anlehnung an Horner und Burgess (2014)) ein Maß der Abhängigkeit berechnet. Im ersten Abrufteil („Abruf einzelner Assoziationen“) wurde die Abhängigkeit berechnet als die Anzahl an Events, bei welchen die Elemente C und D beide entweder korrekt oder inkorrekt erinnert wurden, nachdem dasselbe Hinweiswort B gezeigt wurde. Im zweiten Abrufteil („Abruf aller Assoziationen“) wurde die Abhängigkeit mit Einbezug aller abgerufenen Elemente (B, C und D) als die Anzahl an Events berechnet, bei denen all diese Elemente entweder korrekt oder inkorrekt erinnert wurden, nachdem das Hinweiswort A gezeigt wurde.

### 2.9.2. Polysomnographie

Sowohl während der Eingewöhnungsnacht als auch in den beiden Experimentalnächten wurden polysomnographische Ableitungen aufgezeichnet. Hierbei wurde die elektrische Hirnaktivität mittels EEG, die Augenbewegungen mittels EOG, sowie die Muskelaktivität mittels EMG aufgezeichnet.

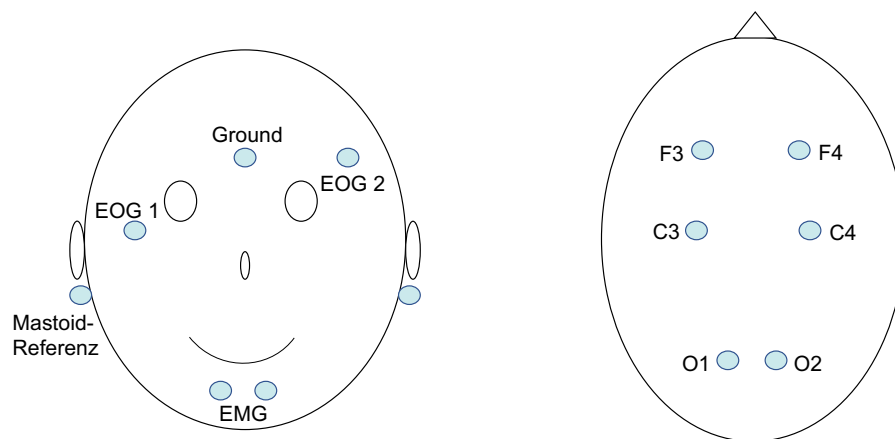
Am Kopf der Probanden wurden dazu 13 Elektroden platziert. Die EEG-Elektroden (an den Positionen F3, F4, C3, C4, O1 und O2) wurden nach dem 10-20-System (in Anlehnung an Herbert Jasper, 1958) befestigt (siehe **Abb. 9**).

---

Die EOG- und EMG-Elektroden wurden jeweils bipolar im Gesicht abgeleitet. Die Erdungs-Elektrode („Ground“) wurde mittig auf der Stirn der Probanden platziert. Alle Elektroden wurden online gegen den Mittelwert der Mastoiden (A1 und A2) referenziert.

Das EEG- und EOG-Rohsignal wurde anschließend offline mittels *BrainVision Analyzer* zwischen 0.16 Hz (Hochpass) und 30 Hz (Tiefpass) gefiltert, das EMG zwischen 5.31 Hz (Hochpass) und 90 Hz (Tiefpass). Zusätzlich wurde bei allen Elektroden ein Notch-Filter bei 50 Hz angewendet. Die Leistungsdichte (engl. „power density“) schneller Spindeln, wurde an den gemittelten zentralen Elektroden (C3 und C4) gemessen.

Das Schlafscoring wurde mit der Software *SchlafAus* (Gais, Universität Tübingen) durchgeführt. Dabei wurden die Polysomnographien nach den Kriterien von Rechtschaffen und Kales (1958) in die Stadien Wach, Schlafstadium S1 bis S4 und REM-Schlaf eingeteilt. Außerdem wurde die Toolbox *SpiSOP* (<https://www.spisop.org/>) verwendet, um Spindel-Parameter zu extrahieren.



**Abbildung 9: Schematische Platzierung der EEG-Elektroden**

Anbringung von 13 Elektroden am Kopf der Probanden. Bipolare Ableitung von EOG und EMG. Ground-Elektrode mittig auf der Stirn platziert. Referenzelektroden an den Mastoiden beidseits. Nach 10-20 System EEG-Elektroden bei F3, F4, C3, C4, O1 und O2.

---

### 2.9.3. Aktigraphie

Aktigraphie-Daten wurden über eine MotionWatch aufgezeichnet. Der zirkadiane Rhythmus der Probanden wurde anhand der aufgezeichneten Daten analysiert (*Non-Parametric Circadian Rythm Analysis* (NPCRA (Blume u.a. 2016))). Dabei wurden die *Interdaily Stability* (IS; quantifiziert die Stabilität von Restaktivität Rhythmen oder die Unveränderlichkeit von Rhythmen zwischen Tagen), die *Intradaily Variability* (IV; quantifiziert die Fragmentierung eines Restaktivitätsmusters) sowie die Relative Amplitude (RA; ein Parameter, der sich aus den 10 Stunden maximaler und den 5 Stunden minimaler Aktivität berechnet), bestimmt.

### 2.9.4. Statistische Auswertung

Statistische Analysen wurden mit JASP (<https://jasp-stats.org>) durchgeführt. Für die statistischen Analysen wurden zweiseitige Tests gewählt. ANOVAs mit Messwiederholungen (repeated-measures ANOVAs) wurden zusammen mit post-hoc t-Tests für verbundene Stichproben durchgeführt. Die Innersubjektfaktoren der ANOVAs waren *Bedingung (Schlaf/Wach)*, *Pre/Post (Abruf vor vs. nach Schlaf/Wach)* und *Enkodierungsstärke (stark vs. schwach vs. nicht-enkodierte Assoziationen)* im „Abruf einzelner Assoziationen“ bzw. *Assoziation (A-B, A-C, und A-D)* im „Abruf aller Assoziationen“. Wenn die Sphärizitätsannahme verletzt wurde, wurde eine Greenhouse-Geisser Korrektur angewendet. In diesen Fällen werden Freiheitsgrade und korrigierte p-Werte angegeben. Das Signifikanzlevel beträgt  $p = 0,05$ .

---

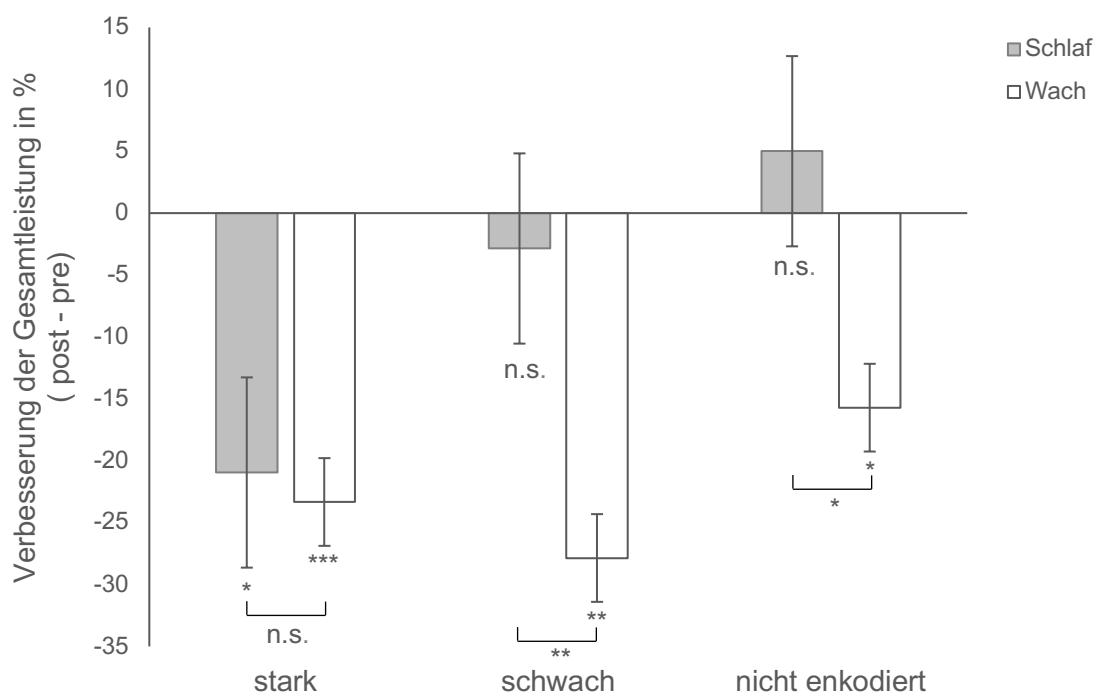
### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Abruf einzelner Assoziationen

Als Grundlage für die Testung der Gedächtnisleistung galt die Annahme, dass Wortpaare verschieden stark enkodiert werden können. Erwartungsgemäß fanden wir einen Haupteffekt für die Enkodierungsstärke ( $F(2,26) = 55,86$ ;  $p < 0,001$ ). Dabei führten *stärker* enkodierte Assoziationen (A-B, B-C, C-A; Mittelwert  $56,54\% \pm \text{SEM } 4,48\%$ ) zu einer besseren Gedächtnisleistung im Vergleich zu *schwach* enkodierten (B-D;  $33,75\% \pm \text{SEM } 4,65\%$ ;  $p < 0,001$ ) und *schwach* enkodierte Assoziationen zu einer besseren Gedächtnisleistung als *nicht*-enkodierte Assoziationen (A-D, C-D;  $22,68\% \pm \text{SEM } 4,59\%$ ;  $p < 0,001$ ). Dieses Muster zeigte sich ebenfalls bei der Reaktionszeit, der Erinnern/Wissen/Raten-Einschätzung und der Konfidenz (alle Haupteffekte für Enkodierungsstärke:  $p < 0,001$ ). Die Gedächtnisleistung war abhängig davon, ob die Probanden nach der Enkodierung geschlafen haben oder wach geblieben sind (Schlaf/Wach x Pre/Post x Enkodierungsstärke,  $F(2,26) = 3,69$ ;  $p = 0,039$ , siehe **Abb. 10**). Separate Tests für die beiden Bedingungen ergaben einen Unterschied der Enkodierungsstärken über die beiden Abrufe nur nach der Schlafbedingung ( $F(2,26) = 12,07$ ;  $p < 0,001$ ), jedoch nicht nach der Wachbedingung ( $F(2,26) = 1,56$ ;  $p = 0,230$ ).

In der Wachbedingung verschlechterte sich die Gedächtnisleistung bei allen Enkodierungsstärken vom ersten zum zweiten Abruf (stark:  $t(13) = 4,60$ ,  $p < 0,001$ ; schwach:  $t(13) = 4,19$ ;  $p = 0,001$ ; nicht-enkodiert:  $t(13) = 2,93$ ;  $p = 0,012$ ). In der Schlafbedingung verschlechterte sich hingegen lediglich die Gedächtnisleistung der *stark* enkodierten Assoziationen ( $t(13) = 2,66$ ;  $p = 0,020$ ). Die Gedächtnisleistung der schwachen und nicht-enkodierten Assoziationen zeigte hingegen keine signifikante Veränderung in der Schlafbedingung (schwach:  $t(13) = 0,43$ ;  $p = 0,675$ ; nicht-enkodiert:  $t(13) = 0,61$ ;  $p = 0,553$ ; siehe **Abb. 10**).

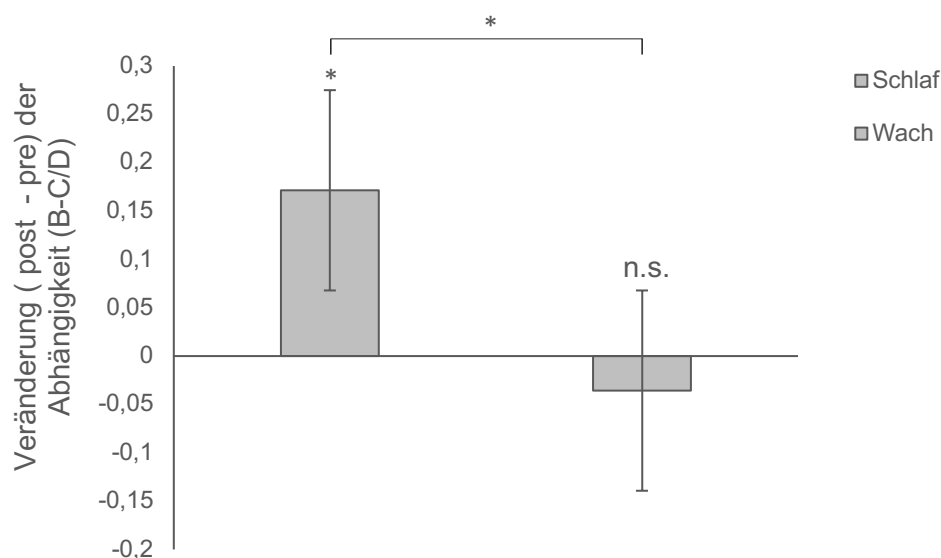
Um zu überprüfen, ob die Bedingung (Schlaf versus Wach) einen Einfluss auf die Gedächtnisleistung der Probanden für die einzelnen Enkodierungsstärken hatte, wurden separate Tests für *starke*, *schwache* und *nicht*-enkodierte Assoziationen gerechnet. Dabei zeigte sich ein signifikanter Unterschied für die *schwach* enkodierten Assoziationen (Schlaf/Wach x Pre/Post,  $F(1,13) = 13,96$ ;  $p = 0,002$ ) und die *nicht*-enkodierten Assoziationen ( $F(1,13) = 5,62$ ;  $p = 0,034$ ), jedoch nicht für *stark* enkodierten Assoziationen ( $F(1,13) = 0,089$ ;  $p = 0,771$ , siehe **Abb. 10**).



**Abbildung 10: Differenzwerte der Gedächtnisleistung zwischen dem ersten und dem zweiten Abruf einzelner Assoziationen**

Mittelwerte  $\pm$  SEM der Differenzen der Gedächtnisleistung zwischen der Abfrage vor und nach der Schlaf-/Wach-Manipulation (Post minus Pre). \*\* $P < 0,01$ ; \* $P < 0,05$  für den Vergleich zwischen der Prä- und der Post-Abfrage sowie zwischen der Schlaf- versus Wachbedingung; n.s., nicht signifikant

Um zu untersuchen, ob es auch eine Abhängigkeit zwischen Elementen eines Events untereinander gab, wurde das *Maß für Abhängigkeit* (engl. „dependency“) nach Horner und Burgess (Horner und Burgess, 2014) verwendet. Elemente eines Events waren dann voneinander abhängig, wenn im Zusammenhang mit demselben gezeigten Hinweiswort entweder *alle* oder *keines* korrekt wiedergegeben werden konnte. In unserer Analyse haben wir uns dabei auf die Elemente B (als Hinweiswort) sowie C und D (als abgefragte Wörter) fokussiert. Dabei gilt ein Wert von 1 als volle Abhängigkeit und ein Wert von 0,5 als volle Unabhängigkeit nach Horner und Burgess (Horner und Burgess, 2014). Eine ANOVA mit den Innersubjekt-Faktoren Schlaf/Wach und Pre/Post zeigte eine signifikante Schlaf/Wach x Pre/Post Interaktion ( $F(1,13) = 5,46$ ;  $p = 0,036$ ). Dabei zeigte sich eine verstärkte Abhängigkeit der Wörter vom ersten zum zweiten Abruf in der Schlafbedingung ( $t(13) = 2,71$ ;  $p = 0,018$ ). In der Wachbedingung zeigte sich hingegen keine signifikante Veränderung des Abhängigkeitsmaßes ( $t(13) = 0,55$ ;  $p = 0,593$ ; siehe **Abb. 11**).



**Abbildung 11: Abhängigkeit im Abruf einzelner Assoziationen**

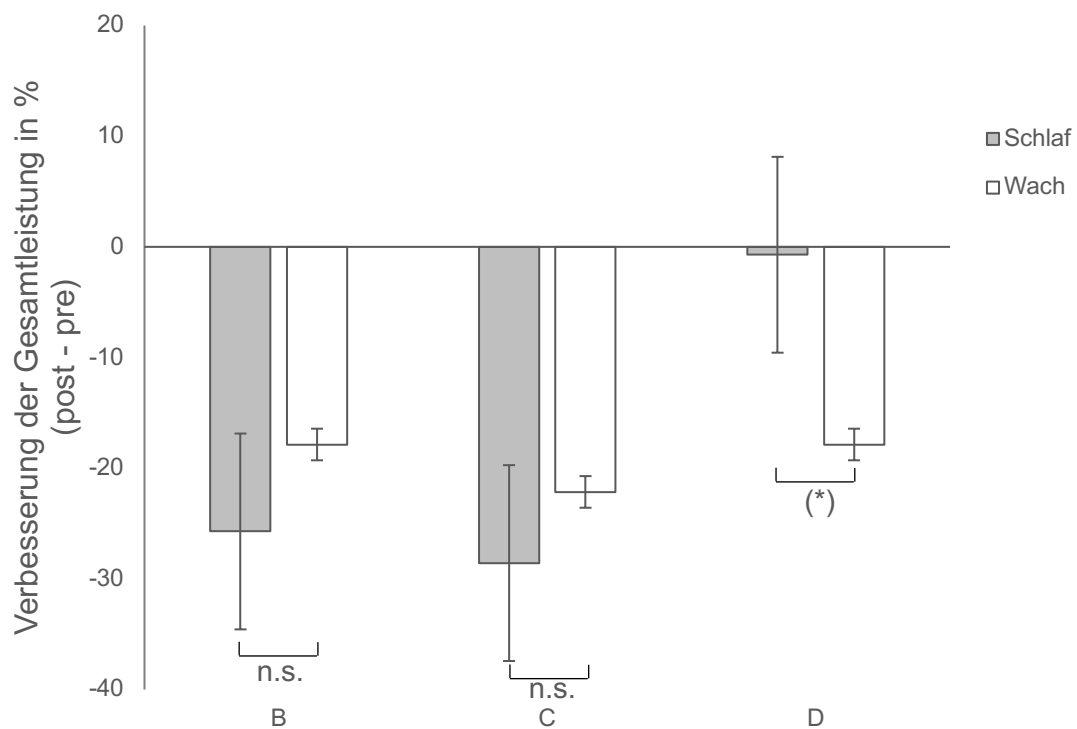
Mittelwerts  $\pm$  SEM der Differenzen der Abhängigkeit von B zu C bzw. D vom Abruf vor zum Abruf nach der Schlaf-/Wach-Manipulation (Post minus Pre). \* $P < 0,05$  für den Vergleich zwischen der Prä- und der Post-Abfrage sowie zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung; n.s., nicht signifikant



---

### 3.2. Abruf aller Assoziationen

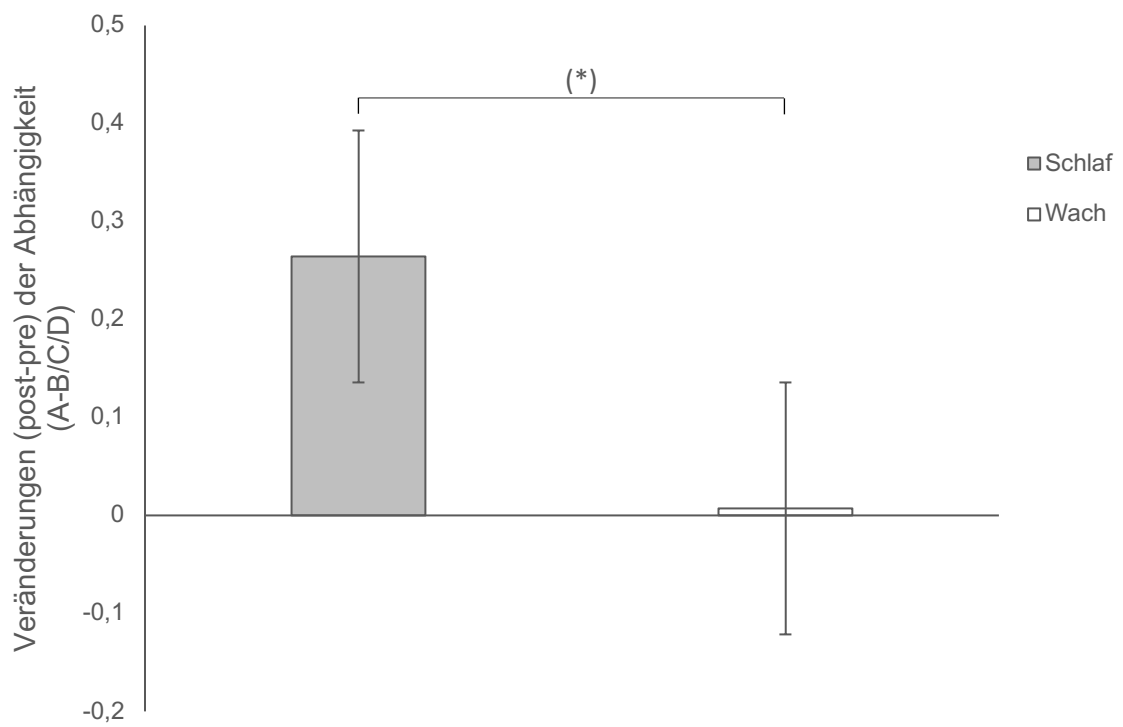
Beim zweiten Teil des Abrufs („Abruf aller Assoziationen“) wurden alle Elemente eines Events basierend auf einem gezeigten Hinweiswort abgefragt. Den Probanden wurde je Event das Element A präsentiert und sie sollten dann alle anderen Elemente, die sie mit diesem Hinweiswort assoziierten, laut aussprechen (also B, C und D). Um in diesem Abrufteil die Enkodierungsstärke der verschiedenen Assoziationen zu überprüfen, wurde eine ANOVA mit den Innersubjektfaktoren Schlaf/Wach, Pre/Post und Assoziation (A-B, A-C, und A-D) gerechnet. Es zeigte sich ein Haupteffekt für Assoziation ( $F(2,26) = 35,60$ ;  $p < 0,001$ ). Außerdem zeigte sich eine signifikante Schlaf/Wach x Pre/Post x Assoziation Interaktion ( $F(2,26) = 3,75$ ,  $p = 0,037$ ). Während A-B ( $F(1,13) = 0,75$ ;  $p = 0,403$ ) und A-C ( $F(1,13) = 1,09$ ;  $p = 0,316$ ) keine signifikanten Schlaf/Wach-Unterschiede zwischen dem Abruf vor bzw. nach der Intervention zeigten, zeigte sich bei A-D ein statistischer Trend ( $F(1,13) = 3,37$ ;  $p = 0,089$ ) (siehe **Abb. 12**).



**Abbildung 12: Differenzwerte der Gedächtnisleistung zwischen dem ersten und dem zweiten Abruf aller Assoziationen**

Mittelwerte  $\pm$  SEM der Differenzen der Gedächtnisleistung zwischen dem Abruf vor und nach der Schlaf-/Wach-Manipulation (Post – Pre) für die beiden Bedingungen (Schlaf und Wach). (\*) $P < 0,1$  für den Vergleich zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung; n.s., nicht signifikant.

Auch beim zweiten Teil des Abrufs wurde die *Abhängigkeit* nach Horner und Burgess (Horner und Burgess, 2014) bestimmt. Dazu wurden alle Elemente eines Events mit einbezogen: Element A als Hinweiswort und Elemente B, C und D als abgefragte Wörter. Eine ANOVA mit den Faktoren Schlaf/Wach und Pre/Post zeigte einen statistischen Trend für die Schlaf/Wach x Pre/Post Interaktion ( $F(1,13) = 4,64$ ;  $p = 0,051$ ). Explorative post-hoc T-Tests für die Schlaf und die Wachbedingung zeigten eine signifikant erhöhte Abhängigkeit vom ersten zum zweiten Abruf in der Schlafbedingung ( $t(13) = 3,32$ ,  $p = 0,006$ ); in der Wachbedingung zeigte sich hingegen keine Veränderung der Abhängigkeit ( $t(13) = 0,069$ ;  $p = 0,946$ ) (s. **Abb. 13**).



**Abbildung 13: Abhängigkeit im Abruf aller Assoziationen**

Mittelwerte  $\pm$  SEM der Differenzen der Abhängigkeit von A zu B bzw. C bzw. D vom Abruf vor zum Abruf nach der Schlaf-/Wach-Manipulation (Post minus Pre). (\*) $P < 0,1$  für den Vergleich zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung.

---

### 3.3. Schlafparameter

Die Schlafqualität der Probanden wurde objektiv mittels Polysomnographie sowie subjektiv über einen Schlafragebogen (SF-A/R) überwacht. Die Probanden schliefen während der Schlafbedingung im Durchschnitt  $460,43 \pm 4,19$  min (siehe **Tabelle 1**). Die prozentualen Anteile der Schlafstadien sind in **Tabelle 1** aufgeführt und zeigen eine übliche Verteilung der Schlafstadien über die Nacht. In der Auswertung des SF-A/R wurden ebenfalls keine Auffälligkeiten festgestellt.

**Tabelle 1:** Schlafparameter

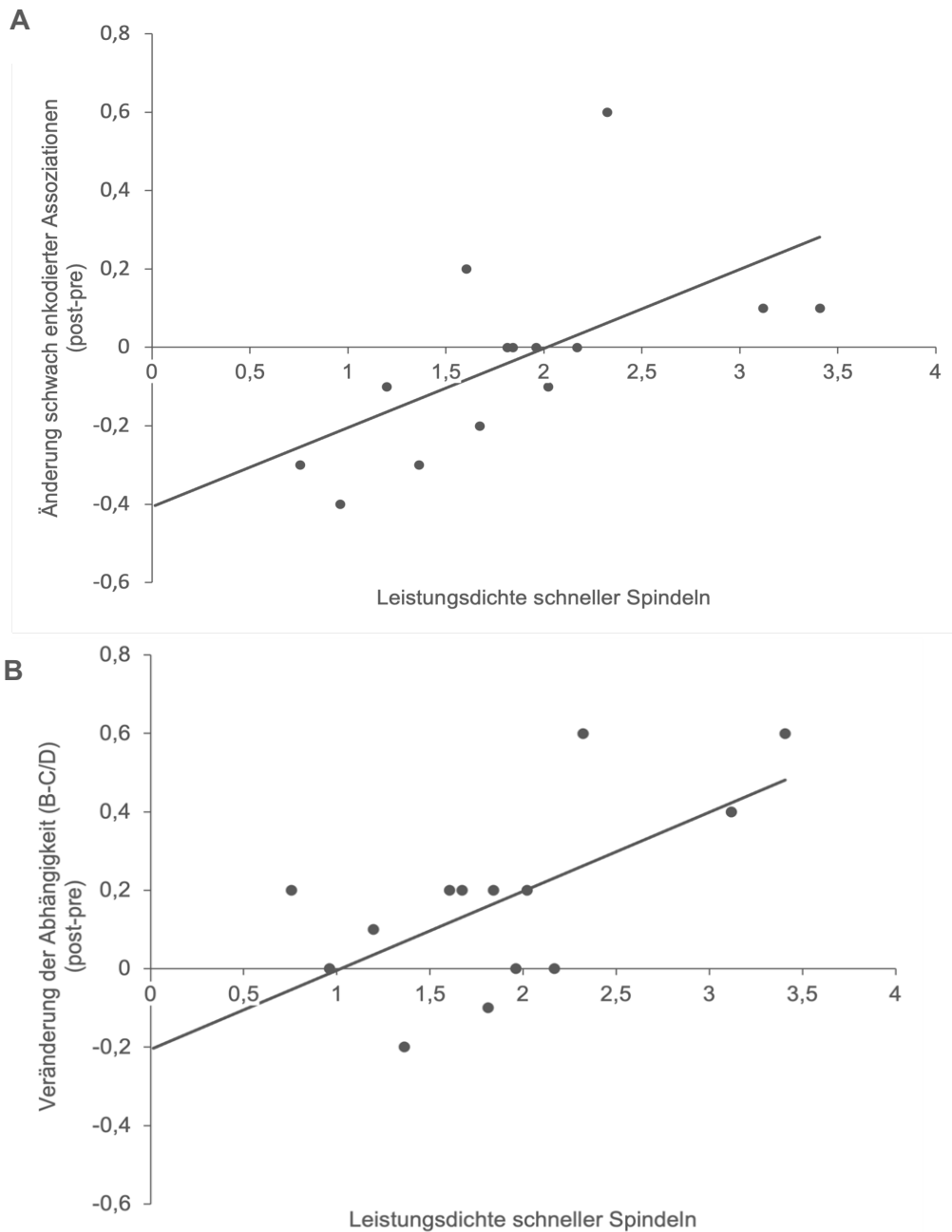
Prozentualer Anteil Schlafstadium 1 (S1), S2, Slow Wave Sleep (SWS), Rapid Eye Movement (REM) Schlaf sowie Wake After Sleep Onset (WASO) an Gesamtschlaf in %  $\pm$  SEM sowie durchschnittliche Schlafzeit je Schlafstadium (in min)  $\pm$  SEM.

	<b>Anteil an Gesamtschlaf (in %)</b>	<b>Durchschnittliche Schlafzeit (in min)</b>
<b>S1</b>	$6,14 \pm 0,65$	$28,14 \pm 2,94$
<b>S2</b>	$53,65 \pm 1,80$	$247 \pm 8,7$
<b>SWS</b>	$17,76 \pm 1,45$	$81,89 \pm 6,87$
<b>REM</b>	$19,22 \pm 1,45$	$88,61 \pm 6,98$
<b>WASO</b>	$2,92 \pm 0,94$	

Da thalamokortikale Spindeln eine wichtige Rolle bei der Gedächtniskonsolidierung im Schlaf spielen, wurde eine Analyse der im EEG aufgetretenen Schlafspindeln durchgeführt. Dabei wurde untersucht, ob es einen Zusammenhang zwischen dem Abhängigkeitsmaß nach Horner und Burgess (Horner und Burgess, 2014) und der Aktivität schneller Spindeln (engl. „fast spindles“, 12-15 Hz) sowie zwischen dem Abruf der stark, schwach und nicht-encodierten Assoziationen und der Aktivität schneller Spindeln gibt. Tatsächlich konnte eine signifikante positive Korrelation zwischen der Leistungsdichte (engl. „power density“) der schnellen Spindeln und der Veränderung im Abhängigkeitsmaß der einzelnen Assoziationen (Differenz vom ersten Abruf zum zweiten Abruf) festgestellt werden ( $r = 0,63$ ;  $p = 0,016$ ; **Abb. 14A**).

---

Eine signifikante positive Korrelation konnte außerdem zwischen der Leistungsdichte schneller Spindeln und *schwach* enkodierten Assoziationen im Abruf einzelner Assoziationen aufgezeigt werden ( $r = 0,60$ ;  $p = 0,023$ ) (siehe **Abb. 14B**). Es gab keine äquivalenten Korrelationen zwischen schnellen Spindeln und *stark* bzw. *nicht*-enkodieren Assoziationen ( $|r| \leq 0,244$ ;  $p \geq 0,400$ ).



**Abbildung 14: Korrelation zwischen der Leistungsdichte schneller Spindeln und der Veränderung von schwach enkodierten Assoziationen (A) sowie der Veränderung der Abhängigkeit (B) vom Abruf vor zum Abruf nach Schlaf (Post minus Pre).**

---

### 3.4. Kontrollvariablen

#### 3.4.1. Stanford Sleepiness Scale (SSS)

Alle Probanden sollten zu mehreren Zeitpunkten ihre subjektive Müdigkeit mittels der Stanford Sleepiness Scale (SSS) einschätzen. Eine ANOVA mit den Innersubjekt-Faktoren Schlaf/Wach und Zeitpunkt (Enkodierung vs. erster Abruf vs. zweiter Abruf) ergab keine signifikante Schlaf/Wach x Zeitpunkt Interaktion ( $F(2,24) = 0,06$ ;  $p = 0,879$ ). Trotz der fehlenden Interaktion haben wir separate explorative t-Tests zu den verschiedenen Zeitpunkten durchgeführt, um zu überprüfen, ob es zu bestimmten Zeitpunkten Unterschiede zwischen den Bedingungen gab. Diese zeigten, dass es im Vergleich der beiden Bedingungen (Schlaf vs. Wach) weder während der Enkodierung, noch während des ersten Abrufs oder des zweiten Abrufs einen signifikanten Unterschied in der Müdigkeit gab (Enkodierung:  $t(12) = 1,62$ ;  $p = 0,131$ ; erster Abruf:  $t(13) = 0,65$ ;  $p = 0,525$ ; zweiter Abruf:  $t(13) = 1,88$ ;  $p = 0,082$ ).

#### 3.4.2. Vigilanz

Die Vigilanz der Probanden wurde vor dem ersten Abruf sowie nach dem zweiten Abruf getestet. Dabei wurde die Zeit in ms bis zur Reaktion auf einen Reiz am Computerbildschirm gemessen. Eine ANOVA mit den Innersubjekt-Faktoren Schlaf/Wach und Zeitpunkt ergab keine signifikante Schlaf/Wach x Zeitpunkt Interaktion ( $F(1,11) = 1,28$ ;  $p = 0,282$ ). Auch hier haben wir trotz der fehlenden Interaktion separate explorative t-Tests zu den verschiedenen Zeitpunkten durchgeführt. Bei diesen Analysen ergab sich ebenfalls kein signifikanter Unterschied in der Vigilanz zwischen der Schlaf- und der Wachbedingung (erster Abruf:  $t(13) = 1,09$ ,  $p = 0,297$ ; zweiter Abruf:  $t(11) = 1,43$ ,  $p = 0,179$ ).

---

### 3.4.3. Aktigraphie

Um einen regelmäßigen Schlaf-/Wach-Rhythmus der Probanden in der Woche vor den Experimenten zu überwachen, wurden Aktigraphie-Daten über eine *MotionWatch* (CamNtech Ltd, Cambridgeshire) aufgezeichnet. Eine *Non-Parametric Circadian Rhythm Analysis* (NPCRA) (Blume u.a. 2016) zeigte keinen Unterschied zwischen den Daten der Schlafbedingung und der Wachbedingung für die *IS* ( $t(10) = 0,23$ ,  $p = 0,826$ ), die *IV* ( $t(10) = 0,55$ ,  $p = 0,598$ ) sowie die *RA* ( $t(10) = 0,29$ ,  $p = 0,776$ ). In der Auswertung fanden sich keine Auffälligkeiten, sodass von einem regelmäßigen Schlaf-/Wach-Rhythmus der Probanden ausgegangen werden kann (siehe **Tabelle 2**).

**Tabelle 2: Aktigraphie Daten**

Non-Parametric Circadian Rhythm Analysis (NPCRA), Mittelwerte  $\pm$  SEM.

	<b>Schlafbedingung</b>	<b>Wachbedingung</b>
Relative Amplitude (RA)	0,91 $\pm$ 0,01	0,92 $\pm$ 0,02
Interdaily Stability (IS)	0,44 $\pm$ 0,03	0,45 $\pm$ 0,04
Intradaily Variability (IV)	0,91 $\pm$ 0,06	0,90 $\pm$ 0,09



---

## 4. Diskussion

### 4.1. Zusammenfassung der Ergebnisse

Unsere Gedächtnisaufgabe erlaubt eine Differenzierung in verschiedenen stark enkodierte Assoziationen (*stark*, *schwach*, *nicht-encodiert*). Je stärker encodiert wurde, desto besser war die Gedächtnisleistung in der Abfrage. Insbesondere *schwach* und *nicht-encodierten* Wortpaare profitierten von Schlaf. Zudem konnte eine Korrelation zwischen *schwach* encodierten Wortpaaren und Schlafspindeln festgestellt werden. Unsere Gedächtnisaufgabe erlaubt es außerdem, eine Aussage über die Abhängigkeit verschiedener Assoziationen eines Events zu treffen (in Anlehnung an das „dependency“ Maß von Horner und Burgess (2014)). Auch bei diesem Maß konnte in zwei verschiedenen Abrufen eine Verbesserung nach Schlaf im Vergleich zu einer Wachperiode gezeigt werden. Außerdem wurde hier ebenfalls eine Korrelation zwischen dem Maß der Abhängigkeit und Schlafspindeln festgestellt. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass Schlaf die Abstraktion von Gedächtnisinhalten fördert und die Abhängigkeit zwischen gelernten Assoziationen eines Events (sog. „Mustervervollständigung“) verstärkt.

### 4.2. Hinweise auf schlafabhängige Gedächtnisabstraktion

Bereits seit den ersten Schlafstudien Anfang des 19. Jahrhunderts ist eine gedächtnisfördernde Wirkung des Schlafs bekannt (Jenkins und Dallenbach 1924). Dem Schlaf wird eine aktive Rolle bei Gedächtnisprozessen zugeschrieben, indem er die Konsolidierung von Gedächtnisinhalten aktiv fördert (Diekelmann und Born 2010; Björn Rasch und Born 2013; Stickgold 2009).

Das Gehirn wird jeden Tag mit Unmengen von Informationen überflutet. Es bedarf einer Selektion, welche Gedächtnisinhalte in das Langzeitgedächtnis übertragen werden. Außerdem scheint eine Abstraktion von Gedächtnisinhalten, also die Bildung einer „Gist“ bzw. eines Schemas für das Gehirn erstrebenswert zu sein.

In einer Studie von Lutz und Kollegen wurden beispielsweise Probanden während einer Enkodierungsphase abstrakte Figuren gezeigt (Lutz u. a. 2017).

---

Im Abruf wurden zum einen die gelernten Figuren zur Wiedererkennung gezeigt, zum anderen sogenannte Prototypen, die der „Gist“ der gelernten Figuren entsprach. Es zeigte sich eine Verbesserung des episodischen Gedächtnisses durch Schlaf. Ein positiver Effekt von Schlaf auf die Abstraktion der Gist konnte jedoch erst bei einem erneuten Abruf nach etwa einem Jahr nachgewiesen werden. Gedächtnisabstraktion scheint auch eine Rolle bei Transferleistungen wie Problemlösevorgängen zu spielen (Bejjamini u. a. 2014). Möglicherweise ist die Abstraktion von Gedächtnisinhalten ebenfalls nützlich, um neue Verknüpfungen zu bilden und somit auch nicht direkt miteinander assoziierte Elemente eines Events zu stärken. In unserer Studie haben wir dieses Phänomen untersucht, indem wir die Probanden Elemente von Events lernen ließen, die nicht direkt miteinander gezeigt wurden (d.h. *nicht*-enkodierte Assoziationen). Unsere Resultate zeigen, dass diese *nicht*-enkodierten Assoziationen nach Schlaf im Vergleich zu einer Wachperiode gestärkt sind. Dies deutet darauf hin, dass Schlaf die Verbindungen stärkt und möglicherweise auch zu einer Abstraktion des Gelernten beiträgt, die auch die Verknüpfung nicht gemeinsam enkodierter Elemente ermöglicht.

#### **4.3. Welche Rolle spielt Schlaf bei der Konsolidierung verschieden stark enkodierter Gedächtnisinhalte?**

Nicht alle Gedächtnisinhalte profitieren in der Konsolidierung im selben Ausmaß von Schlaf. Vor allem das deklarative (Barrett und Ekstrand, 1972; Tucker et al., 2006), das emotionale (Hu, Stylos-Allan, und Walker 2006) sowie das prozedurale Gedächtnis (Fischer u. a. 2002) zeigen eine Verbesserung der Gedächtnisleistung nach Schlaf (Übersicht siehe Diekelmann et al., 2009). Um das deklarative Gedächtnis zu testen, werden in Studien meist Wortpaare verwendet.

Ähnlich zu diesen Studien verwendeten auch wir Wortpaare, die ein Event aus vier Wörtern bildeten, um das deklarative Gedächtnis zu testen. Dabei zeigte sich erwartungsgemäß eine Verbesserung der Gedächtnisleistung nach Schlaf. Diese Beobachtung stimmt mit den Theorien über eine gedächtnisfördernde Wirkung

---

von Schlaf auf deklarative Gedächtnisinhalte überein (Barrett und Ekstrand, 1972; Tucker et al., 2006).

Ein wichtiger Selektionsfaktor für die schlafabhängige Konsolidierung scheint die initiale **Enkodierungsstärke** zu sein. Einige Studien deuten auf einen positiven Einfluss von Schlaf auf *schwach* encodierte Gedächtnisinhalte hin (Schapiro u. a. 2019; Djonlagic u. a. 2009; Drosopoulos u. a. 2007; Schapiro u. a. 2017). Jedoch gibt es auch Studien, die einen positiven Einfluss von Schlaf auf *stark* encodierte Gedächtnisinhalte suggerieren (Schoch, Cordi, und Rasch 2017; M. A. Tucker und Fishbein 2008; Wislowska u. a. 2017). Um Schlafeffekte für verschieden stark encodierte Assoziationen direkt zu vergleichen, haben wir in unserer Studie eine Aufgabe angelehnt an Horner und Burgess (2014) verwendet, die eine Manipulation der Enkodierungsstärke während des Lernvorgangs durch unterschiedliche Häufigkeiten gezeigter Elemente ermöglichte. So enthielt ein Event sowohl *stark*, als auch *schwach* und *nicht*-encodierte Wortpaare. Die Enkodierungsstärke spiegelte sich in der Gedächtnisleistung sowie den Reaktionszeiten, der Erinnern/Wissen/Raten-Selbsteinschätzung und der Konfidenz der Probanden wider. Darüber hinaus konnten wir einen positiven Einfluss von Schlaf auf *schwach* sowie *nicht*-encodierte Wortpaare von Events nachweisen. Auf die *stark* encodierten Events hatte Schlaf in unserem Experiment hingegen keinen stärkenden Einfluss. Ein möglicher Erklärungsansatz ist, dass *stark* encodierte Events bereits vor dem Schlaf durch ein höher frequentiertes Präsentieren der entsprechenden Elemente in einen stabileren Zustand überführt werden, wodurch Schlaf bei *starken* im Vergleich zu *schwächer* encodierten Assoziationen keinen großen Einfluss mehr hat.

Diese Möglichkeit ist im Einklang mit einer Studie von Antony und Kollegen, die aufzeigen konnten, dass die Wiederholung von Wörtern im Wachzustand eine ähnliche Konsolidierung wie die während des Schlafes fördert (Antony u. a. 2017). Dass die Stärke der Enkodierung durch die Anzahl der Wortpräsentationen manipuliert werden kann, zeigte z.B. auch eine Studie von Bäuml und Kollegen (Bäuml, Holterman, und Abel 2014). Dabei folgte auf eine

---

initiale Lernphase entweder eine Wiederholung der erlernten Wörter oder ein Abruf eben dieser. Der Abruf der erlernten Wörter (sog. „Testungseffekt“; Roediger und Butler 2011) stärkt typischerweise die Erinnerung, wodurch die abgerufenen Wörter als *stärker* enkodiert interpretiert werden können. Im Vergleich zeigte sich in der Studie von Bäuml u.a., dass die *schwächer* enkodierten Wörter (die nur wiederholt wurden) durch Schlaf in ihrer Konsolidierung gestärkt wurden, während die *stärker* enkodierten Wörter (die zusätzlich abgerufen wurden) nicht von Schlaf profitierten. Diese Studie bekräftigt unsere Befunde, indem sie ebenfalls darauf hindeutet, dass schlafabhängige Konsolidierung vor allem bei schwächeren Verbindungen eine Rolle spielt. Andere Studien haben beispielsweise Gedächtnisinhalte durch retroaktive Interferenz direkt vor dem Schlaf geschwächt (Drosopoulos u. a. 2007) oder Probanden mit guten bzw. schlechten Leistungen vor dem Schlaf verglichen, um Schlafeffekte für verschiedene Enkodierungsstärken abzuschätzen (Diekelmann, Born, und Wagner 2010). Auch diese Studien suggerieren, dass schwach enkodierte Gedächtnisinhalte mehr vom Schlaf profitierten als stärker enkodierte Gedächtnisinhalte. Unsere Studie fügt sich sehr gut in die bestehende Literatur ein und erweitert diese, indem sie zeigt, dass auch verschieden stark enkodierte Assoziationen innerhalb komplexer Events unterschiedlich stark von Schlaf profitieren können.

Verschiedene **Schlafstadien** scheinen unterschiedliche Rollen bei der Gedächtniskonsolidierung zu spielen. Das deklarative Gedächtnis scheint vor allem vom SWS zu profitieren. Kennzeichnend für den SWS sind unter anderem Schlafspindeln (Steriade, McCormick, und Sejnowski 1993). Ein positiver Zusammenhang zwischen dem Auftreten von **Schlafspindeln** und der Konsolidierung von Gedächtnisinhalten konnte bereits in einigen Studien nachgewiesen werden (Cairney u. a. 2018; Diekelmann 2014; Diekelmann und Born 2010; Wei u. a. 2018; Lutz u. a. 2021; Mednick u. a. 2013; Bergmann u. a. 2012; Wilhelm u. a. 2011; Klinzing, Niethard, und Born 2019; Marshall u. a. 2020). Schlafspindeln scheinen eine Rolle bei der Reaktivierung von Gedächtnisinhalten zu spielen und somit die schlafabhängige Konsolidierung zu

---

unterstützen. Ihre Funktion wird in der Induktion von Plastizität in bestimmten Hirnregionen vermutet, die für die Gedächtnisbildung relevant sind (Fernandez und Lüthi 2019; Fogel und Smith 2011; Ulrich 2016; Chauvette, Seigneur, und Timofeev 2012; Antony u. a. 2019).

Eine Korrelation zwischen der Leistungsdichte der Schlafspindeln und der Konsolidierung von Gedächtnisinhalten konnten wir in unserer Studie nur in Bezug auf *schwach* encodierte Assoziationen feststellen. Die *stark* sowie *nicht*-encodierten Assoziationen zeigten keinen signifikanten Zusammenhang mit Schlafspindeln. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass neu encodierte Informationen mit einer bestimmten Stärke (nicht zu stark, aber auch nicht zu schwach) encodiert sein müssen, um bei der Konsolidierung von Schlafspindeln zu profitieren. Das Nichtvorhandensein einer Korrelation der Schlafspindeln mit *stark* encodierten Assoziationen lässt sich auch mit der Theorie vereinbaren, dass diese bereits vor dem Schlaf suffizient encodiert werden (s.o., Antony et al., 2017). Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass während des Schlafs *schwach* encodierte Gedächtnisinhalte selektiv reaktiviert werden, um konsolidiert und gestärkt zu werden. Diese Feststellung machten Denis und Kollegen ebenfalls in einer Studie, die erste Hinweise auf die selektive Gedächtnisförderung durch Schlafspindeln ergab (Denis u. a. 2020). Während Denis und Kollegen eine Korrelation zwischen Schlafspindeln und *schwach* encodierten Gedächtnisinhalten nach einem Schlafintervall von 2 Stunden tagsüber aufzeigten, zeigt unser Experiment diese Korrelation nach einem längeren Schlafintervall von ca. 8 Stunden während einer Nacht. In einer anderen Studie zeigten Schapiro und Kollegen, dass *schwach* encodierte Informationen von 2 Stunden Schlaf während des Tages profitierten, allerdings nicht von einer ganzen Nacht Schlaf (Schapiro u. a. 2017). In unserer Studie konnten wir im Gegensatz dazu eine signifikant bessere Leistung bei der Abfrage der *schwachen* und *nicht*-encodierten Assoziationen nach einer Nacht Schlaf feststellen.

Die Frage, welche Rolle bestimmte Schlafstadien oder –parameter bei den *nicht*-encodierten Assoziationen spielen, kann aufgrund fehlender Korrelationen mit

---

unserer Studie nicht beantwortet werden, sollte aber in zukünftigen Studien weiter untersucht werden.

#### 4.4. Einflüsse von Schlaf auf Mustervervollständigung

Nach einer Theorie von Horner und Burgess werden einzelne Bestandteile eines Events als zusammenhängende Gedächtnisspur im episodischen Gedächtnis abgespeichert (Horner und Burgess 2014). Durch sog. „Mustervervollständigung“ ist es möglich, alle Elemente eines Events gemeinsam abzurufen (d.h., das Erinnerungsmuster zu vervollständigen), wenn die Erinnerung an das Event z.B. durch ein Hinweiswort ausgelöst wird. Die Wörter eines Events stehen in diesem Fall in einer **Abhängigkeit** zueinander, welche sich nach Horner und Burgess auf Basis der Gedächtnisleistung für die einzelnen Elemente berechnen lässt (Horner u. a. 2015; Horner und Burgess 2014). In unserer Studie gelang es uns erstmalig, einen Zusammenhang zwischen der Abhängigkeit von gelernten Wörtern und Schlaf nachzuweisen. Nach dem Schlaf erhöhte sich die Abhängigkeit der Wörter, während sich die Abhängigkeit nach der Wachbedingung nicht signifikant veränderte. Außerdem konnten wir eine signifikante, positive Korrelation zwischen der Abhängigkeit und der Leistungsdichte von Schlafspindeln feststellen. Diese Effekte können als Hinweis auf die Stärkung von Mustervervollständigung nach Schlaf gesehen werden. Als Kernfunktion des episodischen Gedächtnisses reihen sich diese Ergebnisse sehr gut in die gedächtnisfördernde Wirkung von Schlaf auf das deklarative Gedächtnis ein (z.B. Barrett und Ekstrand, 1972; Tucker et al., 2006).

Während Studien zur Wirkung von Schlaf auf Mustervervollständigung („Pattern Completion“) bisher fehlten, gibt es Studien zur Wirkung von Schlaf auf sog. „Pattern Separation“, die das von uns untersuchte Mustervervollständigung ergänzen. Pattern Separation beschreibt einen Prozess der Konsolidierung, bei dem ähnliche Gedächtnisspuren in weniger ähnliche Gedächtnisspuren transformiert werden, um deren Interferenz zu minimieren (Doxey et al., 2018). In einer Studie von Hanert und Kollegen (2017) konnte ein positiver Effekt von Schlaf auf Pattern Separation gezeigt werden. Neben einer verstärkten Pattern

---

Separation nach Schlaf konnte in der Studie außerdem eine positive Korrelation zwischen Schlafspindeln und Pattern Separation aufgezeigt werden.

Nachdem in der Studie von Hanert und Kollegen bereits ein schlaffördernder Effekt auf Pattern *Separation* des episodischen Gedächtnisses gezeigt wurde (Hanert u. a. 2017), ergänzt unsere Studie diese Studienergebnisse durch den Nachweis der schlaffördernden Wirkung auf Pattern *Completion* (Mustervervollständigung). Diese Ergebnisse geben Hinweise darauf, dass Gedächtnisinhalte im Schlaf nicht nur im Einzelnen konsolidiert, sondern auch als zusammenhängende Events gestärkt werden. Schlafspindeln scheinen bei diesem Prozess ebenso eine wichtige Rolle zu spielen.

#### **4.5. Ausblick**

Gedächtnisreaktivierung tritt im Schlaf nicht nur spontan auf, sondern kann auch induziert und/oder intensiviert werden („targeted memory reactivation“, Oudiette und Paller, 2013). Diese Reaktivierung kann beispielsweise durch Gerüche (Rasch u. a. 2007) oder Töne (Rudoy u. a. 2009) vermittelt werden. In zukünftigen Studien sollte auch der Zusammenhang zwischen der Gedächtnisreaktivierung im Schlaf und Mustervervollständigung sowie der Abstraktion von Gedächtnisinhalten untersucht werden. Dies würde dabei helfen, mehr Informationen über die kausalen Zusammenhänge zwischen Schlaf und Mustervervollständigung zu erlangen und unser Verständnis zur aktiven Systemkonsolidierung im Schlaf erweitern.

Verschiedene Oszillationen wie Schlafspindeln oder SO werden mit der Konsolidierung von Gedächtnisinhalten in Zusammenhang gebracht (Cairney et al., 2018; Diekelmann, 2014; Diekelmann und Born, 2010; Wei et al., 2018) und können experimentell verstärkt werden.

Marshall und Kollegen zeigten beispielsweise eine Intensivierung von SO durch transkranielle elektrische Stimulation (Marshall u. a. 2006). Obwohl wir in unserer Studie keine signifikante Korrelation zwischen SO und der Gedächtniskonsolidierung gefunden haben ( $r \leq 0,52$ ,  $p \geq 0,070$ ), wäre eine Verstärkung der SO durch transkranielle elektrische Stimulation in zukünftigen

---

Studien interessant, um einen kausalen Einfluss der SO auf unsere Studienergebnisse zu testen.

Verschiedene Neurotransmitter und Hormone modulieren außerdem die Gedächtnisbildung. Dies lässt eine medikamentöse Beeinflussung dieser Systeme zu. In einer Studie von Gais und Kollegen (2011) wurde die Gedächtnisleistung beispielsweise durch den Noradrenalin-Wiederaufnahmehemmer *Reboxetin* im Schlaf verstärkt. Auch eine Verstärkung der Schlafspindeln nach der Einnahme von *Reboxetin* konnte festgestellt werden (Rasch u. a. 2009). Der Einfluss von Neurotransmittern und Hormonen auf unsere Studienergebnisse wäre ein interessanter Ansatzpunkt für zukünftige Studien.

Ein weiterer interessanter Aspekt wäre eine zusätzliche funktionelle MRT (fMRT)-Bildgebung, die einen Einblick in Mustervervollständigung sowie die Abstraktion von Gedächtnisinhalten durch Schlaf geben könnte. In bisherigen Studien konnte eine Umverteilung von hippocampalen zu neokortikalen Netzwerken beobachtet werden (Rasch u. a. 2007). Auch in der Studie von Horner und Burgess, an die unser Studiendesign angelehnt war, wurde mittels fMRT die Aktivität bestimmter Gehirnareale beobachtet. Interessant wäre eine fMRT-Bildgebung, um aktive Areale während des Lernvorgangs und den beiden Abrufen zwischen den Bedingungen (Schlaf/Wach) zu vergleichen.

In unserer Studie konnten wir eine Korrelation zwischen der Abhängigkeit (Horner und Burgess 2014) von Gedächtnisspuren und Schlafspindeln nachweisen. Zudem konnten wir eine Korrelation zwischen *schwach* enkodierten Events und Schlafspindeln nachweisen. Beide Befunde sind wichtige Hinweise auf die Bildung von Gedächtnisinhalten im Schlaf. Weitere Experimente, die diese Hinweise stärken, sind sowohl aus Sicht der Grundlagenforschung als auch aus Sicht der Klinik wünschenswert.



---

## 5. Zusammenfassung

Schlaf hat einen positiven Einfluss auf die Konsolidierung von Gedächtnisinhalten. Diese Erkenntnis basiert überwiegend auf Studien, bei denen simple Assoziationen zwischen wenigen Elementen gelernt und abgefragt werden. Im Alltag formen wir jedoch häufig komplexe Assoziationen zwischen mehreren Elementen, die als Events zusammengefasst werden können. Eine Kernfunktion des Hippocampus, die sog. „Mustervervollständigung“ (engl. „Pattern Completion“) erlaubt es uns, auf Basis eines einzigen Hinweises das gesamte Event zu erinnern. Welche Rolle Schlaf bei diesem Prozess spielt, ist jedoch unklar. In der vorliegenden Arbeit haben wir untersucht, welche Rolle Schlaf bei Mustervervollständigung und damit verbundener Abstraktion von Gedächtnisinhalten spielt, die dafür nützlich sein könnte, auch nicht direkt miteinander encodierte Assoziationen zu stärken. Um diese Fragestellung zu beantworten, haben wir gesunde Probanden in jeweils zwei Bedingungen (Schlafbedingung und Wachbedingung) Wortpaare lernen lassen und diese vor und nach einer Nacht Schlaf bzw. Schlafdeprivation plus einer Erholungsnacht abgefragt. Dabei bildeten je 4 Wörter ein Event. Diese Wörter wurden beim Lernvorgang durch verschiedene Anzeigehäufigkeiten unterschiedlich stark miteinander verknüpft. Dabei gab es Paare, die *stark* encodiert wurden, Paare, die *schwach* encodiert wurden, sowie Wörter, die *nicht* direkt miteinander encodiert wurden und eine abstrakte Transferleistung unter Einbezug des gelernten Wissens erforderten. Diese Aufgabe erlaubt uns außerdem eine Aussage über die Schlafabhängigkeit verschieden stark encodierter Assoziationen zu treffen. *Starke* Assoziationen wurden besser erinnert als *schwache* Assoziationen und *schwache* Assoziationen wurden besser erinnert als *nicht*-encodierte Assoziationen. Dies zeigte sich auch in der Reaktionszeit, der Erinnern/Wissen/Raten-Selbsteinschätzung und der Konfidenz der Probanden. Außerdem erinnerten die Probanden nach der Schlafbedingung im Vergleich zur Wachbedingung signifikant mehr *schwache* sowie *nicht*-encodierte Wortpaare, während es für die *stark* encodierten Assoziationen zwischen den Bedingungen keinen Unterschied gab. Des Weiteren haben wir eine stärkere Abhängigkeit (als ein Maß für Mustervervollständigung) zwischen den einzelnen

---

Elementen der Events nach Schlaf feststellen können. Die Leistungsdichte von Schlafspindeln korrelierte positiv mit der Veränderung von *schwach* enkodierten Assoziationen sowie der Abhängigkeit der Event-Elemente vom Abruf vor dem Schlaf zum Abruf nach dem Schlaf. Diese Befunde erweitern nicht nur unser Verständnis zur Rolle von Schlaf bei der Gedächtnisbildung, sondern sind auch im Alltag nützlich, um komplexe Sachverhalte (wie z. B. ganze Themenkomplexe oder zusammenhängende Geschichten) erinnern zu können. Außerdem können neugebildete Assoziationen zwischen nicht direkt miteinander enkodierten Elementen evolutionär von Bedeutung sein, indem sie ermöglichen, aufgrund bestimmter Hinweise (z. B. dem Geruch eines Fressfeindes an einem bestimmten Ort) auf mögliche Gefahren zu schließen (z. B. auf die Gegenwart eines Fressfeindes), ohne dass zuvor eine direkte Verbindung zwischen diesen bestand (z. B. wurde an diesem Ort zuvor nie ein Fressfeind gesehen). Unsere Befunde könnten auch im klinischen Alltag, beispielsweise in der Verhaltenstherapie nützlich sein, um neue Verknüpfungen besser zu verfestigen.

---

## 6. Literaturverzeichnis

- Abrams, Robert M. 2015. „Sleep Deprivation“. *Obstetrics and Gynecology Clinics of North America* 42 (3): 493–506. <https://doi.org/10.1016/j.ogc.2015.05.013>.
- Antony, James W., Catarina S. Ferreira, Kenneth A. Norman, und Maria Wimber. 2017. „Retrieval as a Fast Route to Memory Consolidation“. *Trends in Cognitive Sciences* 21 (8): 573–76. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.05.001>.
- Antony, James W., Monika Schönauer, Bernhard P. Staresina, und Scott A. Cairney. 2019. „Sleep Spindles and Memory Reprocessing“. *Trends in Neurosciences* 42 (1): 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2018.09.012>.
- Atkinson, R. C., und R. M. Shiffrin. 1968. „Human Memory: A Proposed System and Its Control Processes“. In *Psychology of Learning and Motivation*, herausgegeben von Kenneth W. Spence und Janet Taylor Spence, 2:89–195. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60422-3](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60422-3).
- Baddeley, Alan D., und Graham Hitch. 1974. „Working Memory“. In *Psychology of Learning and Motivation*, herausgegeben von Gordon H. Bower, 8:47–89. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60452-1](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60452-1).
- Baker, Fiona C., und Helen S. Driver. 2007. „Circadian Rhythms, Sleep, and the Menstrual Cycle“. *Sleep Medicine* 8 (6): 613–22. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2006.09.011>.
- Barner, Christine, Mitja Seibold, Jan Born, und Susanne Diekelmann. 2017. „Consolidation of Prospective Memory: Effects of Sleep on Completed and Reinstated Intentions“. *Frontiers in Psychology* 7 (Januar). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.02025>.
- Barrett, Terry R., und Bruce R. Ekstrand. 1972. „Effect of Sleep on Memory: III. Controlling for Time-of-Day Effects.“ *Journal of Experimental Psychology* 96 (2): 321–27. <https://doi.org/10.1037/h0033625>.
- Bartlett, Sir Frederic Charles. 1995. *Remembering: A Study in Experimental and Social Psychology*. Cambridge University Press.
- Bäuml, Karl-Heinz T., Christoph Holterman, und Magdalena Abel. 2014. „Sleep Can Reduce the Testing Effect: It Enhances Recall of Restudied Items but Can Leave Recall of Retrieved Items Unaffected“. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition* 40 (6): 1568–81. <https://doi.org/10.1037/xlm0000025>.
- Beijamini, Felipe, Sofia Isabel Ribeiro Pereira, Felipe Augusto Cini, und Fernando Mazzilli Louzada. 2014. „After Being Challenged by a Video Game Problem, Sleep Increases the Chance to Solve It“. Herausgegeben von Giorgio F. Gilestro. *PLoS ONE* 9 (1): e84342. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084342>.
- Berger, Hans. 1929. „Über das Elektrenkephalogramm des Menschen“. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten* 87 (1): 527–70. <https://doi.org/10.1007/BF01797193>.

- 
- Bergmann, Til O., Matthias Mölle, Jens Diedrichs, Jan Born, und Hartwig R. Siebner. 2012. „Sleep Spindle-Related Reactivation of Category-Specific Cortical Regions after Learning Face-Scene Associations“. *NeuroImage* 59 (3): 2733–42. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.10.036>.
- Blume, Christine, Nayantara Santhi, und Manuel Schabus. 2016. „NparACT' Package for R: A Free Software Tool for the Non-Parametric Analysis of Actigraphy Data“. *MethodsX* 3: 430–35. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2016.05.006>.
- Born, Jan, Björn Rasch, und Steffen Gais. 2006. „Sleep to Remember“. *The Neuroscientist* 12 (5): 410–24. <https://doi.org/10.1177/1073858406292647>.
- Brainard. 1997. „Psychtoolbox-3 - Citations“. 1997. <http://psychtoolbox.org/citations>.
- Buzsáki, György. 1986. „Hippocampal Sharp Waves: Their Origin and Significance“. *Brain Research* 398 (2): 242–52. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(86\)91483-6](https://doi.org/10.1016/0006-8993(86)91483-6).
- Cairney, Scott A., Anna á Váli Guttesen, Nicole El Marj, und Bernhard P. Staresina. 2018. „Memory Consolidation Is Linked to Spindle-Mediated Information Processing during Sleep“. *Current Biology* 28 (6): 948-954.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.087>.
- Carskadon, Mary A, und William C Dement. 2011. „Normal Human Sleep : An Overview“. 2011, 21.
- Chauvette, Sylvain, Josée Seigneur, und Igor Timofeev. 2012. „Sleep Oscillations in the Thalamocortical System Induce Long-Term Neuronal Plasticity“. *Neuron* 75 (6): 1105–13. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.034>.
- Clemens, Zsófia, Dániel Fabó, und Péter Halász. 2006. „Twenty-Four Hours Retention of Visuospatial Memory Correlates with the Number of Parietal Sleep Spindles“. *Neuroscience Letters* 403 (1–2): 52–56. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.04.035>.
- Corkin, Suzanne. 2002. „What’s New with the Amnesic Patient H.M.?“. *Nature Reviews Neuroscience* 3 (2): 153–60. <https://doi.org/10.1038/nrn726>.
- De Gennaro, Luigi, und Michele Ferrara. 2003. „Sleep Spindles: An Overview“. *Sleep Medicine Reviews* 7 (5): 423–40. <https://doi.org/10.1053/smr.2002.0252>.
- Dement, William C. 1998. „The Study of Human Sleep: A Historical Perspective“, Nr. Thorax. Vol. 53 Suppl 3: 6.
- Dement, William, und Nathaniel Kleitman. 1957. „Cyclic Variations in EEG during Sleep and Their Relation to Eye Movements, Body Motility, and Dreaming“. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 9 (4): 673–90. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(57\)90088-3](https://doi.org/10.1016/0013-4694(57)90088-3).
- Denis, Dan, Dimitris Mylonas, Craig Poskanzer, Verda Bursal, Jessica D. Payne, und Robert Stickgold. 2020. „Sleep Spindles Facilitate Selective Memory Consolidation“. Preprint. Neuroscience. <https://doi.org/10.1101/2020.04.03.022434>.
- Diekelmann, Susanne. 2014. „Sleep for Cognitive Enhancement“. *Frontiers in Systems Neuroscience* 8. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00046>.

- 
- Diekelmann, Susanne, und Jan Born. 2010. „The Memory Function of Sleep“. *Nature Reviews Neuroscience* 11 (2): 114–26. <https://doi.org/10.1038/nrn2762>.
- Diekelmann, Susanne, Jan Born, und Ullrich Wagner. 2010. „Sleep Enhances False Memories Depending on General Memory Performance“. *Behavioural Brain Research* 208 (2): 425–29. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.12.021>.
- Diekelmann, Susanne, Ines Wilhelm, und Jan Born. 2009. „The Whats and Whens of Sleep-Dependent Memory Consolidation“. *Sleep Medicine Reviews* 13 (5): 309–21. <https://doi.org/10.1016/j.smr.2008.08.002>.
- Diekelmann, Susanne, Ines Wilhelm, Ullrich Wagner, und Jan Born. 2013a. „Sleep to Implement an Intention“. *Sleep* 36 (1): 149–53. <https://doi.org/10.5665/sleep.2322>.
- Diekelmann, Susanne, Ines Wilhelm, und Jan Born. 2013b. „Sleep Improves Prospective Remembering by Facilitating Spontaneous-Associative Retrieval Processes“. Herausgegeben von Sam Gilbert. *PLoS ONE* 8 (10): e77621. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077621>.
- Djonlagic, I., A. Rosenfeld, D. Shohamy, C. Myers, M. Gluck, und R. Stickgold. 2009. „Sleep Enhances Category Learning“. *Learning & Memory* 16 (12): 751–55. <https://doi.org/10.1101/lm.1634509>.
- Doxey, Christopher R., Cooper B. Hodges, Ty A. Bodily, Nathan M. Muncy, und C. Brock Kirwan. 2018. „The Effects of Sleep on the Neural Correlates of Pattern Separation“. *Hippocampus* 28 (2): 108–20. <https://doi.org/10.1002/hipo.22814>.
- Drosopoulos, Spyridon, Claudia Schulze, Stefan Fischer, und Jan Born. 2007. „Sleep’s Function in the Spontaneous Recovery and Consolidation of Memories.“ *Journal of Experimental Psychology: General* 136 (2): 169–83. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.136.2.169>.
- Dudai, Yadin. 2004. „The Neurobiology of Consolidations, Or, How Stable Is the Engram?“ *Annual Review of Psychology* 55 (1): 51–86. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.142050>.
- Ellenbogen, Jeffrey M, Jessica D Payne, und Robert Stickgold. 2006. „The Role of Sleep in Declarative Memory Consolidation: Passive, Permissive, Active or None?“ *Current Opinion in Neurobiology, Motor systems / Neurobiology of behaviour*, 16 (6): 716–22. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2006.10.006>.
- Ernst Otto Heinrich Kohlschütter. 1863. „Messung der Festigkeit des Schlafes“. 1863 Dritte Reihe (Nr. 17).
- Fernandez, Laura M. J., und Anita Lüthi. 2019. „Sleep Spindles: Mechanisms and Functions“. *Physiological Reviews* 100 (2): 805–68. <https://doi.org/10.1152/physrev.00042.2018>.
- Fischer, Stefan, Manfred Hallschmid, Anna Lisa Elsner, und Jan Born. 2002. „Sleep Forms Memory for Finger Skills“. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (18): 11987–91. <https://doi.org/10.1073/pnas.182178199>.

- 
- Fogel, Stuart M., und Carlyle T. Smith. 2006. „Learning-Dependent Changes in Sleep Spindles and Stage 2 Sleep“. *Journal of Sleep Research* 15 (3): 250–55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2006.00522.x>.
- Fogel, Stuart M., und Carlyle T. Smith. 2011. „The Function of the Sleep Spindle: A Physiological Index of Intelligence and a Mechanism for Sleep-Dependent Memory Consolidation“. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (5): 1154–65. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.12.003>.
- Forkstam, Christian, und Karl Magnus Petersson. 2005. „Towards an Explicit Account of Implicit Learning“. *Current Opinion in Neurology* 18 (4): 435–41. <https://doi.org/10.1097/01.wco.0000171951.82995.c4>.
- Foster, David J., und Matthew A. Wilson. 2006. „Reverse Replay of Behavioural Sequences in Hippocampal Place Cells during the Awake State“. *Nature* 440 (7084): 680–83. <https://doi.org/10.1038/nature04587>.
- Gais, Steffen, und Jan Born. 2004. „Declarative Memory Consolidation: Mechanisms Acting during Human Sleep“. *Learning & Memory* 11 (6): 679–85. <https://doi.org/10.1101/lm.80504>.
- Gais, Steffen, Matthias Mölle, Kay Helms, und Jan Born. 2002. „Learning-Dependent Increases in Sleep Spindle Density“. *The Journal of Neuroscience* 22 (15): 6830–34. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-15-06830.2002>.
- Gais, Steffen, Björn Rasch, Johannes C. Dahmen, Susan Sara, und Jan Born. 2011. „The Memory Function of Noradrenergic Activity in Non-REM Sleep“. *Journal of Cognitive Neuroscience* 23 (9): 2582–92. <https://doi.org/10.1162/jocn.2011.21622>.
- Gandhi, Mustafa H., und Prabhu D. Emmady. 2020. *Physiology, K Complex*. StatPearls [Internet]. StatPearls Publishing. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK557469/>.
- Genzel, Lisa, Teresa Kiefer, Lisa Renner, Renate Wehrle, Michael Kluge, Michael Grözinger, Axel Steiger, und Martin Dresler. 2012. „Sex and Modulatory Menstrual Cycle Effects on Sleep Related Memory Consolidation“. *Psychoneuroendocrinology* 37 (7): 987–98. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2011.11.006>.
- Ghosh, Vanessa E., und Asaf Gilboa. 2014. „What Is a Memory Schema? A Historical Perspective on Current Neuroscience Literature“. *Neuropsychologia* 53 (Januar): 104–14. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.11.010>.
- Giuditta, Antonio. 2014. „Sleep memory processing: the sequential hypothesis“. *Frontiers in Systems Neuroscience* 8 (Dezember). <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00219>.
- Gordon, Alan M., Jesse Rissman, Roozbeh Kiani, und Anthony D. Wagner. 2014. „Cortical Reinstatement Mediates the Relationship Between Content-Specific Encoding Activity and Subsequent Recollection Decisions“. *Cerebral Cortex* 24 (12): 3350–64. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht194>.
- Gruber, Thomas. 2011. *Gedächtnis*. Wiesbaden: VS Verlag für Sozialwissenschaften. <https://doi.org/10.1007/978-3-531-92096-2>.

- 
- H. Ebbinghaus. 1885. *Über das Gedächtnis: Untersuchungen zur experimentellen Psychologie*.
- Hanert, Annika, Frederik D. Weber, Anya Pedersen, Jan Born, und Thorsten Bartsch. 2017. „Sleep in Humans Stabilizes Pattern Separation Performance“. *The Journal of Neuroscience* 37 (50): 12238–46. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1189-17.2017>.
- Hoddes, E., V. Zarcone, H. Smythe, R. Phillips, und W. C. Dement. 1973. „Quantification of Sleepiness: A New Approach“. *Psychophysiology* 10 (4): 431–36. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1973.tb00801.x>.
- Horner, Aidan J., James A. Bisby, Daniel Bush, Wen-Jing Lin, und Neil Burgess. 2015. „Evidence for Holistic Episodic Recollection via Hippocampal Pattern Completion“. *Nature Communications* 6 (1): 7462. <https://doi.org/10.1038/ncomms8462>.
- Horner, Aidan J., und Neil Burgess. 2014. „Pattern Completion in Multielement Event Engrams“. *Current Biology: CB* 24 (9): 988–92. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.012>.
- Hu, Peter, Melinda Stylos-Allan, und Matthew P. Walker. 2006. „Sleep Facilitates Consolidation of Emotional Declarative Memory“. *Psychological Science* 17 (10): 891–98. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01799.x>.
- Jasper, Herbert. 1958. „Report of the Committee on Methods of Clinical Examination in Electroencephalography: 1957“. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 10 (2): 370–75. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(58\)90053-1](https://doi.org/10.1016/0013-4694(58)90053-1).
- Jenkins, John G., und Karl M. Dallenbach. 1924. „Obliviscence during Sleep and Waking“. *The American Journal of Psychology* 35 (4): 605. <https://doi.org/10.2307/1414040>.
- June J. Pilcher, June J. Pilcher, und Amy S. Walters Amy S. Walters. 1997. „How Sleep Deprivation Affects Psychological Variables Related to College Students' Cognitive Performance“. *Journal of American College Health* 46 (3): 121–26. <https://doi.org/10.1080/07448489709595597>.
- Kafkas, Alexandros, und Daniela Montaldi. 2011. „Recognition Memory Strength Is Predicted by Pupillary Responses at Encoding While Fixation Patterns Distinguish Recollection from Familiarity“. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 64 (10): 1971–89. <https://doi.org/10.1080/17470218.2011.588335>.
- Kleiner, Brainard, Pelli. 2007. „Psychtoolbox-3 - Citations“. 2007. <http://psychtoolbox.org/citations>.
- Klinzing, Jens G., Niels Niethard, und Jan Born. 2019. „Mechanisms of Systems Memory Consolidation during Sleep“. *Nature Neuroscience* 22 (10): 1598–1610. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0467-3>.
- Lewis, Penelope A., und Simon J. Durrant. 2011. „Overlapping Memory Replay during Sleep Builds Cognitive Schemata“. *Trends in Cognitive Sciences* 15 (8): 343–51. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.06.004>.

- 
- Lutz, Nicolas, Marie Admard, Elsa Genzoni, Jan Born, und Karsten Raus. 2021. „Occipital sleep spindles predict sequence learning in a visuo-motor task“. *Sleep*, März. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsab056>.
- Lutz, Nicolas D. 2019. „Sleep to Make More of Your Memories: Decoding Hidden Rules from Encoded Information“. *Sleep Medicine Reviews*, 3.
- Lutz, Nicolas D., Susanne Diekelmann, Patricia Hinse-Stern, Jan Born, und Karsten Raus. 2017. „Sleep Supports the Slow Abstraction of Gist from Visual Perceptual Memories“. *Scientific Reports* 7 (1): 42950. <https://doi.org/10.1038/srep42950>.
- Maquet, Pierre. 2001. „The Role of Sleep in Learning and Memory“. *Science* 294 (5544): 1048–52. <https://doi.org/10.1126/science.1062856>.
- Marr, D. 1971. „Simple Memory: A Theory for Archicortex“. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 262 (841): 23–81. <https://doi.org/10.1098/rstb.1971.0078>.
- Marshall, Lisa, und Jan Born. 2007. „The Contribution of Sleep to Hippocampus-Dependent Memory Consolidation“. *Trends in Cognitive Sciences* 11 (10): 442–50. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.09.001>.
- Marshall, Lisa, Nathan Cross, Sonja Binder, und Thien Thanh Dang-Vu. 2020. „Brain Rhythms During Sleep and Memory Consolidation: Neurobiological Insights“. *Physiology* 35 (1): 4–15. <https://doi.org/10.1152/physiol.00004.2019>.
- Marshall, Lisa, Halla Helgadóttir, Matthias Mölle, und Jan Born. 2006. „Boosting Slow Oscillations during Sleep Potentiates Memory“. *Nature* 444 (7119): 610–13. <https://doi.org/10.1038/nature05278>.
- McClelland, James L., Bruce L. McNaughton, und Randall C. O’Reilly. 1995. „Why There Are Complementary Learning Systems in the Hippocampus and Neocortex: Insights from the Successes and Failures of Connectionist Models of Learning and Memory.“ *Psychological Review* 102 (3): 419–57. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.102.3.419>.
- McGaugh, J. L. 2000. „Memory--a Century of Consolidation“. *Science* 287 (5451): 248–51. <https://doi.org/10.1126/science.287.5451.248>.
- McGeoch, J. A. 1932. „Forgetting and the Law of Disuse.“ *Psychological Review* 39 (4): 352–70. <https://doi.org/10.1037/h0069819>.
- Mednick, S. C., E. A. McDevitt, J. K. Walsh, E. Wamsley, M. Paulus, J. C. Kanady, und S. P. A. Drummond. 2013. „The Critical Role of Sleep Spindles in Hippocampal-Dependent Memory: A Pharmacology Study“. *Journal of Neuroscience* 33 (10): 4494–4504. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3127-12.2013>.
- Nadel, L., A. Hupbach, R. Gomez, und K. Newman-Smith. 2012. „Memory Formation, Consolidation and Transformation“. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 36 (7): 1640–45. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.03.001>.
- Nakazawa, K. 2002. „Requirement for Hippocampal CA3 NMDA Receptors in Associative Memory Recall“. *Science* 297 (5579): 211–18. <https://doi.org/10.1126/science.1071795>.



- 
- Ohayon, Maurice M., Mary A. Carskadon, Christian Guilleminault, und Michael V. Vitiello. 2004. „Meta-Analysis of Quantitative Sleep Parameters from Childhood to Old Age in Healthy Individuals: Developing Normative Sleep Values across the Human Lifespan“. *Sleep* 27 (7): 1255–73. <https://doi.org/10.1093/sleep/27.7.1255>.
- Oudiette, Delphine, und Ken A. Paller. 2013. „Upgrading the Sleeping Brain with Targeted Memory Reactivation“. *Trends in Cognitive Sciences* 17 (3): 142–49. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.01.006>.
- Payne, Jessica D., Matthew A. Tucker, Jeffrey M. Ellenbogen, Erin J. Wamsley, Matthew P. Walker, Daniel L. Schacter, und Robert Stickgold. 2012. „Memory for Semantically Related and Unrelated Declarative Information: The Benefit of Sleep, the Cost of Wake“. *PLOS ONE* 7 (3): e33079. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033079>.
- Pelli. 1997. „PsychoToolbox-3 - Citations“. 1997. <http://psycho toolbox.org/citations>.
- Petzka, Marit, Ian Charest, George M. Balanos, und Bernhard P. Staresina. 2020. „Does Sleep-Dependent Consolidation Favour Weak Memories?“ *Cortex*, Oktober. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.10.005>.
- Plihal, W., und J. Born. 1997. „Effects of Early and Late Nocturnal Sleep on Declarative and Procedural Memory“. *Journal of Cognitive Neuroscience* 9 (4): 534–47. <https://doi.org/10.1162/jocn.1997.9.4.534>.
- Rasch, B., C. Buchel, S. Gais, und J. Born. 2007. „Odor Cues During Slow-Wave Sleep Prompt Declarative Memory Consolidation“. *Science* 315 (5817): 1426–29. <https://doi.org/10.1126/science.1138581>.
- Rasch, Björn, und Jan Born. 2013. „About Sleep’s Role in Memory“. *Physiological Reviews* 93 (2): 681–766. <https://doi.org/10.1152/physrev.00032.2012>.
- Rasch, Björn, Julian Pommer, Susanne Diekelmann, und Jan Born. 2009. „Pharmacological REM Sleep Suppression Paradoxically Improves Rather than Impairs Skill Memory“. *Nature Neuroscience* 12 (4): 396–97. <https://doi.org/10.1038/nn.2206>.
- Rauchs, Geraldine, Beatrice Desgranges, Jean Foret, und Francis Eustache. 2005. „The Relationships between Memory Systems and Sleep Stages“. *Journal of Sleep Research* 14 (2): 123–40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2005.00450.x>.
- Robins, Anthony. 1995. „Catastrophic Forgetting, Rehearsal and Pseudorehearsal“. *Connection Science* 7 (2): 123–46. <https://doi.org/10.1080/09540099550039318>.
- Rodenbeck, A. 2013. „Manual der American Academy of Sleep Medicine“. *Somnologie - Schlafforschung und Schlafmedizin* 17 (2): 122–30. <https://doi.org/10.1007/s11818-013-0611-3>.
- Roediger, Henry L., und Andrew C. Butler. 2011. „The Critical Role of Retrieval Practice in Long-Term Retention“. *Trends in Cognitive Sciences* 15 (1): 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.09.003>.
- Rolls, Edmund. 2013. „The Mechanisms for Pattern Completion and Pattern Separation in the Hippocampus“. *Frontiers in Systems Neuroscience* 7. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2013.00074>.

---

Rudoy, J. D., J. L. Voss, C. E. Westerberg, und K. A. Paller. 2009. „Strengthening Individual Memories by Reactivating Them During Sleep“. *Science* 326 (5956): 1079–1079. <https://doi.org/10.1126/science.1179013>.

Schacter, Daniel L. 1999. „The Seven Sins of Memory“. *American Psychologist*, 22.

Schapiro, Anna C., Dan Denis, Craig Poskanzer, Verda Bursal, Lily Charron, Alexandra Morgan, und Robert Stickgold. 2019. „The roles of item exposure and visualization success in the consolidation of memories across wake and sleep“. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/4mywj>.

Schapiro, Anna C., Elizabeth A. McDevitt, Lang Chen, Kenneth A. Norman, Sara C. Mednick, und Timothy T. Rogers. 2017. „Sleep Benefits Memory for Semantic Category Structure While Preserving Exemplar-Specific Information“. *Scientific Reports* 7 (1): 14869. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12884-5>.

Schoch, Sarah F., Maren J. Cordi, und Björn Rasch. 2017. „Modulating Influences of Memory Strength and Sensitivity of the Retrieval Test on the Detectability of the Sleep Consolidation Effect“. *Neurobiology of Learning and Memory* 145 (November): 181–89. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2017.10.009>.

Schütz, Ronja, Elisabeth Hildt, und Jürgen Hampel. 2016. *Neuroenhancement: Interdisziplinäre Perspektiven auf eine Kontroverse*. transcript Verlag.

Silber, Michael H., Sonia Ancoli-Israel, Michael H. Bonnet, Sudhansu Chokroverty, Madeleine M. Grigg-Damberger, Max Hirshkowitz, Sheldon Kapen, u. a. 2007. „The Visual Scoring of Sleep in Adults“. *Journal of Clinical Sleep Medicine* 03 (02): 121–31. <https://doi.org/10.5664/jcsm.26814>.

Smith, C. 2001. „Sleep States and Memory Processes in Humans: Procedural versus Declarative Memory Systems“. *Sleep Medicine Reviews* 5 (6): 491–506. <https://doi.org/10.1053/smr.2001.0164>.

Squire, L. R., und S. M. Zola. 1996. „Structure and Function of Declarative and Nondeclarative Memory Systems“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93 (24): 13515–22. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.24.13515>.

Squire, Larry R. 1992. „Memory and the Hippocampus: A Synthesis From Findings With Rats, Monkeys, and Humans“, Nr. Vol. 99: 195–224.

Squire, Larry R., und Adam J.O. Dede. 2015. „Conscious and Unconscious Memory Systems“. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 7 (3): a021667. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a021667>.

Squire, Larry R., Lisa Genzel, John T. Wixted, und Richard G. Morris. 2015. „Memory Consolidation“. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 7 (8): a021766. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a021766>.

Steriade, M, D. McCormick, und T. Sejnowski. 1993. „Thalamocortical Oscillations in the Sleeping and Aroused Brain“. *Science* 262 (5134): 679–85. <https://doi.org/10.1126/science.8235588>.

Stickgold, Robert. 2009. „How Do I Remember? Let Me Count the Ways“. *Sleep Medicine Reviews* 13 (5): 305–8. <https://doi.org/10.1016/j.smr.2009.05.004>.

- 
- Sundström Poromaa, Inger, und Malin Gingnell. 2014. „Menstrual cycle influence on cognitive function and emotion processing—from a reproductive perspective“. *Frontiers in Neuroscience* 8 (November). <https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00380>.
- Sutherland, Gary R, und Bruce McNaughton. 2000. „Memory Trace Reactivation in Hippocampal and Neocortical Neuronal Ensembles“. *Current Opinion in Neurobiology* 10 (2): 180–86. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00079-9](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00079-9).
- Takahara, Madoka, Sakon Kanayama, Hiroshi Nittono, und Tadao Hori. 2006. „REM Sleep EEG Pattern: Examination by a New EEG Scoring System for REM Sleep Period“. *Sleep and Biological Rhythms* 4 (2): 105–10. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8425.2006.00201.x>.
- Tucker, M, Y Hirota, E Wamsley, H Lau, A Chaklader, und W Fishbein. 2006. „A Daytime Nap Containing Solely Non-REM Sleep Enhances Declarative but Not Procedural Memory“. *Neurobiology of Learning and Memory* 86 (2): 241–47. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2006.03.005>.
- Tucker, Matthew A., und William Fishbein. 2008. „Enhancement of Declarative Memory Performance Following a Daytime Nap Is Contingent on Strength of Initial Task Acquisition“. *Sleep* 31 (2): 197–203. <https://doi.org/10.1093/sleep/31.2.197>.
- Tulving, Endel. 1983. *Elements of Episodic Memory*. Oxford University Press.
- Ulrich, Daniel. 2016. „Sleep Spindles as Facilitators of Memory Formation and Learning“. *Neural Plasticity* 2016: 1–7. <https://doi.org/10.1155/2016/1796715>.
- Urhahne, Detlef, Markus Dresel, und Frank Fischer, Hrsg. 2019. *Psychologie für den Lehrberuf*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-55754-9>.
- Van Cauter, E., R. Leproult, und L. Plat. 2000. „Age-Related Changes in Slow Wave Sleep and REM Sleep and Relationship with Growth Hormone and Cortisol Levels in Healthy Men“. *JAMA* 284 (7): 861–68. <https://doi.org/10.1001/jama.284.7.861>.
- Van Ormer, E. B. 1933. „Sleep and Retention.“ *Psychological Bulletin* 30 (6): 415–39. <https://doi.org/10.1037/h0071478>.
- Wagner, Ullrich, Steffen Gais, Hilde Haider, Rolf Verleger, und Jan Born. 2004. „Sleep Inspires Insight“. *Nature* 427 (6972): 352–55. <https://doi.org/10.1038/nature02223>.
- Wei, Yina, Giri P. Krishnan, Maxim Komarov, und Maxim Bazhenov. 2018. „Differential Roles of Sleep Spindles and Sleep Slow Oscillations in Memory Consolidation“. Herausgegeben von Francesco P. Battaglia. *PLOS Computational Biology* 14 (7): e1006322. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006322>.
- Wilhelm, Ines, Susanne Diekelmann, Ina Molzow, Amr Ayoub, Matthias Mölle, und Jan Born. 2011. „Sleep Selectively Enhances Memory Expected to Be of Future Relevance“. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 31 (5): 1563–69. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3575-10.2011>.
- Wills, T. J. 2005. „Attractor Dynamics in the Hippocampal Representation of the Local Environment“. *Science* 308 (5723): 873–76. <https://doi.org/10.1126/science.1108905>.

---

Winocur, Gordon, und Morris Moscovitch. 2011. „Memory Transformation and Systems Consolidation“. *Journal of the International Neuropsychological Society* 17 (05): 766–80. <https://doi.org/10.1017/S1355617711000683>.

Wisłowska, Malgorzata, Dominik P. J. Heib, Hermann Griessenberger, Kerstin Hoedlmoser, und Manuel Schabus. 2017. „Individual Baseline Memory Performance and Its Significance for Sleep-Dependent Memory Consolidation“. *Sleep Spindles & Cortical Up States* 1 (1): 2–13. <https://doi.org/10.1556/2053.1.2016.001>.

Wixted, John T. 2004. „The Psychology and Neuroscience of Forgetting“. *Annual Review of Psychology* 55 (1): 235–69. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.141555>.

Yassa, Michael A., und Zachariah M. Reagh. 2013. „Competitive Trace Theory: A Role for the Hippocampus in Contextual Interference during Retrieval“. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 7. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2013.00107>.

---

## **7. Erklärung zum Eigenanteil an der Dissertationsschrift**

Die Arbeit wurde im Institut für Medizinische Psychologie und Verhaltensneurobiologie unter Betreuung von PD Dr. Susanne Diekelmann durchgeführt.

Die Konzeption der Studie erfolgte in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Jan Born, Prof. Dr. Luciana Besedovsky und Dr. Nicolas Lutz.

Sämtliche Versuche wurden nach Einarbeitung und Unterstützung durch Dr. Nicolas Lutz und Estefania Martinez von mir in Zusammenarbeit mit Robert Hübener eigenständig durchgeführt.

Die Datenverarbeitung erfolgte durch Dr. Nicolas Lutz. Die statistische Analyse erfolgte durch Dr. Nicolas Lutz, der mich zum selbstständigen Nachvollziehen der Ergebnisse angeleitet hat.

Ich versichere, das vorliegende Manuskript selbstständig verfasst zu haben und keine weiteren als die von mir angegebenen Quellen verwendet zu haben.

Tübingen, den 16.09.2021

---

## 8. Danksagung

Zunächst gilt mein Dank Herr Prof. Dr. Jan Born für die Überlassung des spannenden Dissertationsthemas und die finanzielle, räumliche, materielle, aber auch kollegiale Unterstützung im Institut.

Meiner Doktormutter Dr. Susanne Diekelmann möchte ich für die freundliche Übernahme als Doktorandin und die Begleitung auf dem Weg zur Promotion danken.

Ein ganz besonderer Dank gilt meinen Betreuer, Dr. Nicolas Lutz. Ich danke dir für deine herausragende und hoch engagierte Betreuung. Du hattest immer ein offenes Ohr und hast mich bei der Datenerhebung, -verarbeitung und Verfassung dieser Doktorarbeit unglaublich unterstützt. Danke für deine Hilfestellungen und deine stets konstruktiven Vorschläge.

Ein weiteres Dankeschön geht an Prof. Dr. Luciana Besedovsky – danke für deine schnelle Korrektur und deine Anregungen. Danke, dass du mir mit Rat und Tat zur Seite standest.

Auch bei Estefania Martinez möchte ich mich für die Unterstützung bei der Einarbeitung, der Durchführung der Versuche sowie der EEG-Auswertung bedanken.

Zuletzt möchte ich mich bei meiner Familie, meinen Freunden und Max bedanken. Danke für das Zuhören, Mitdenken, für eure Ratschläge und eure Unterstützung. Danke Max, dass du immer an meiner Seite bist.