

Aus dem  
Institut für Medizinische Psychologie der Universität Tübingen

**Inaugural-Dissertation**  
**Der Einfluss von Schlaf auf das Lernen visueller  
Tiefenwahrnehmung**

**zur Erlangung des Doktorgrades  
der Medizin**

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

**vorgelegt von**  
**Herbrik, Lena Nicole**

**2022**

Dekan: Professor Dr. B. Pichler

1. Berichterstatter: Professor Dr. M. Hallschmid

2. Berichterstatter: Professor Dr. A. Bartels

Tag der Disputation: 31.01.2022

# 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 Visuelles System.....	2
1.1.1 Grundlagen des visuellen Systems .....	2
1.1.2 Visuelle Tiefenwahrnehmung .....	6
1.2 Schlaf .....	8
1.2.1 Schlafstadien/Struktur .....	8
1.2.2 Funktion .....	11
1.3 Gedächtnis .....	12
1.3.1 Gedächtnissysteme .....	12
1.3.2 Gedächtnisbildung und -konsolidierung.....	19
1.4 Schlaf und visuelles Gedächtnis .....	23
1.4.1 Gedächtnisbildung im visuellen System .....	23
1.4.2 Visuelles Lernen und Konsolidierung im Schlaf.....	27
1.5 Fragestellung und Hypothesen .....	29
<b>2 MATERIAL UND METHODEN .....</b>	<b>31</b>
2.1 Probandenkollektiv.....	31
2.2 Studienablauf .....	32
2.3 Visuelle Lernaufgabe .....	33
2.4 Phasen des Experiments .....	37
2.5 Datenerhebung und Fragebögen.....	39
2.6 Statistische Auswertung.....	39
<b>3 ERGEBNISSE.....</b>	<b>42</b>
3.1 Intensives Training verbessert die lokale Leistungsfähigkeit .....	42
3.2 Kein Einfluss von Schlaf auf die Leistung oder ihre Generalisierung .	46
3.3 Kein Hinweis auf konfundierende Effekte der Reihenfolge.....	46
3.4 Keine Hinweise auf Generalisierung über den vertikalen Meridian ....	47

3.5	Fragebögen.....	48
3.6	Schlafdauer.....	49
<b>4</b>	<b>DISKUSSION.....</b>	<b>50</b>
4.1	Unterschiede zu vorherigen Studien.....	50
4.1.1	Signifikanter Lerneffekt bei fehlendem Einfluss von Schlaf.....	50
4.1.2	Retinotopische Spezifität statt Generalisierung.....	51
4.1.3	Vergleich des Aufgabendesigns mit bisherigen Studien.....	51
4.2	Die Rolle des Aufgabendesigns auf potentielle Schlafeffekte.....	54
4.2.1	Schwierigkeit.....	54
4.2.2	Ablauf und Dauer des Trainings.....	56
4.2.3	Feedback.....	57
4.3	Limitierungen.....	58
4.3.1	Probandenzahl.....	58
4.3.2	Schläfrigkeit und Aufmerksamkeit.....	59
4.3.3	Lokalisation im visuellen Feld.....	60
4.4	Zeitliche Aspekte der Konsolidierung perzeptuellen Lernens.....	62
4.5	Neuronale Mechanismen bei der Konsolidierung.....	63
4.6	Fazit und mögliche Folgestudien.....	64
<b>5</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG.....</b>	<b>67</b>
<b>6</b>	<b>LITERATURVERZEICHNIS.....</b>	<b>69</b>
<b>7</b>	<b>ERKLÄRUNGEN ZUM EIGENANTEIL.....</b>	<b>76</b>
<b>8</b>	<b>PUBLIKATION.....</b>	<b>77</b>
<b>9</b>	<b>DANKSAGUNG.....</b>	<b>78</b>
<b>10</b>	<b>ANHANG.....</b>	<b>79</b>

## **Abbildungsverzeichnis**

<b>Abbildung 1: Verarbeitung im visuellen System .....</b>	<b>4</b>
<b>Abbildung 2: Zeitliche Einteilung des Gedächtnisses .....</b>	<b>18</b>
<b>Abbildung 3: Darstellung des Stimulus.....</b>	<b>34</b>
<b>Abbildung 4: Anordnung des Stimulus .....</b>	<b>36</b>
<b>Abbildung 5: Psychometrische Funktionen der Probandenleistung.....</b>	<b>42</b>
<b>Abbildung 6: Die Probanden verbesserten ihre Leistung an der trainierten Position im visuellen Feld .....</b>	<b>44</b>

## **Tabellenverzeichnis**

<b>Tabelle 1:</b>	<b>Gedächtnissysteme .....</b>	<b>16</b>
<b>Tabelle 2:</b>	<b>Darstellung der Ergebnisse der jeweiligen Phasen für den Parameter Threshold .....</b>	<b>45</b>
<b>Tabelle 3:</b>	<b>Darstellung der Ergebnisse der jeweiligen Phasen für den Parameter Bias.....</b>	<b>45</b>
<b>Tabelle 4:</b>	<b>Darstellung der Ergebnisse der jeweiligen Phasen für den Parameter Slope .....</b>	<b>45</b>
<b>Tabelle 5:</b>	<b>Auswertung der Kontrollvariable Schläfrigkeit.....</b>	<b>48</b>
<b>Tabelle 6:</b>	<b>Auswertung der Schlafdauer .....</b>	<b>49</b>

## **Abkürzungsverzeichnis**

<b>ACTH</b>	Adrenocorticotropes Hormon
<b>ANOVA</b>	Analysis of Variance (engl. Varianzanalyse)
<b>EEG</b>	Elektroenzephalogramm
<b>REM-Schlaf</b>	Rapid Eye Movement-Schlaf
<b>SEM</b>	Standard Error of the Mean (engl. Standardfehler)
<b>SO</b>	Slow Oscillation (engl. langsame Oszillation)
<b>SSS</b>	Stanford Sleepiness Scale
<b>SWS</b>	Slow Wave Sleep
<b>TDT</b>	Texture Discrimination Task (engl. Textur-Diskriminationsaufgabe)

# 1 Einleitung

Der Mensch verbringt etwa ein Drittel seines Lebens im Schlaf (Siegel, 2005). Bei einer Lebenserwartung von etwa 78 Jahren (Lampert et al., 2019) entspricht dies beinahe 30 Jahre, die in diesem ruhenden Zustand verbracht werden. Es liegt nahe, dass dieser Bestandteil unseres täglichen Lebens enorm wichtige und spezifische Funktionen zu erfüllen vermag. Tatsächlich ist unser Gehirn während des Schlafs ganz und gar nicht inaktiv. Trotz gedämpften Bewusstseins finden im Schlaf wichtige Prozesse im Gehirn statt (Rasch und Born, 2013). Hierbei handelt es sich insbesondere um qualitative Veränderungen und Reorganisierungen erinnerter Informationen (Diekelmann und Born, 2010). Das Gehirn befindet sich während des Schlafs in einem bestimmten *Modus* (Hobson, 2005), welcher eine Reorganisation neuronaler Netzwerke ermöglicht, die insbesondere für langfristige Lernprozesse essenziell ist (Rasch und Born, 2013).

Die Fähigkeit des Gehirns, Informationen langfristig zu speichern und schnell wieder abzurufen, ermöglicht eine stetige Anpassung an die Umwelt sowie letztlich auch das Überleben. Zwar besteht die allgemeine Auffassung, dass Schlaf bei dieser Gedächtnisbildung eine herausragende Rolle spielt (Born et al., 2006), das genaue Ausmaß sowie die sich hierbei abspielenden Prozesse sind bis heute jedoch noch nicht ausreichend erforscht. Insbesondere die Frage nach der Trainierbarkeit perzeptueller Fähigkeiten hat erst seit Kurzem an Bedeutung innerhalb der Wissenschaft gewonnen. Im Rahmen dieser Arbeit soll der Fokus auf diesem Teilbereich der Gedächtnisbildung liegen, wobei in erster Linie der Einfluss von Schlaf auf perzeptuelle Lernprozesse analysiert wird. Hierbei steht vor allem das visuelle System im Mittelpunkt. Im Folgenden werden die Grundlagen des visuellen Systems, des Schlafs und des Gedächtnisses erläutert, wobei im Anschluss auf den Zusammenhang der schlafabhängigen visuellen Gedächtnisbildung eingegangen wird.



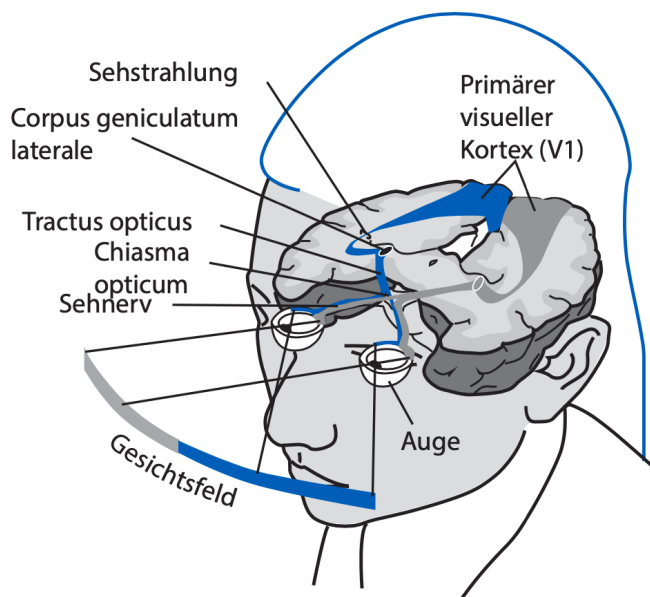
## 1.1 Visuelles System

### 1.1.1 Grundlagen des visuellen Systems

Insgesamt besteht die Retina aus mehr als 100 Millionen Photorezeptoren, wobei lediglich eine Million Nervenfasern visuelle Information weiterleiten. Eine Informationsverarbeitung, bei der das tatsächlich Wahrgenommene aus der einkommenden Information extrahiert wird, findet daher schon sehr früh statt (Bear et al., 2018). Im Folgenden soll auf die Verarbeitung im visuellen System eingegangen werden, wobei der Fokus auf dem räumlichen Sehen und der Verarbeitung im visuellen Kortex liegt.

Nach Aufnahme der Information durch die Photorezeptoren, den Zapfen und Stäbchen, bündeln sich deren Axone zum Nervus opticus. Neben den genannten Rezeptoren gibt es noch weitere Zellen in der Retina, welche über komplizierte Verschaltungen Einfluss auf die Verarbeitung der visuellen Information nehmen (Baden et al., 2016, Baden et al., 2020). Vom Nervus opticus gelangt die Information der Retina über das Chiasma opticum, wo eine Kreuzung der Axone der nasalen Anteile der Retina zur Gegenseite erfolgt, zum Corpus geniculatum laterale (seitlicher Kniehöcker) des Thalamus. Hier findet eine Umschaltung auf ein weiteres Neuron statt und die Information gelangt über die Sehstrahlung (Radiatio optica) zur primären Sehrinde im Occipitallappen (vgl. Abbildung 1). Während jeder Stufe findet eine Weiterverarbeitung der visuellen Information statt (Jäncke, 2013). Durch den beschriebenen Verlauf im optischen System werden die Informationen der linken Hälfte des Gesichtsfeldes an die rechte Gehirnhälfte geleitet. Umgekehrt verhält es sich für die rechte Gesichtsfeldhälfte und die linksseitige Sehrinde (Bear et al., 2018). Neben diesem klassischen Weg der visuellen Information vom Auge zur Sehrinde existieren noch weitere Informationswege, die scheinbar jedoch nur über indirekte Zugänge zur primären Sehrinde verfügen (Jäncke, 2013). Letztere wird auch visuelles Areal 1 (V1) genannt, da es der erste kortikale Bereich ist, welcher Informationen vom Corpus geniculatum laterale erhält. Von hier aus werden die visuellen Informationen an zahlreiche weitere kortikale Areale weitergeleitet und dort weiterverarbeitet. Diese sekundären visuellen Zielstrukturen weisen eine zunehmende

Spezialisierung (z. B. für Farbe, Form und Bewegung) auf und integrieren Informationen unterschiedlicher Quellen (Grill-Spector und Malach, 2004). Die Organisation des zentralen visuellen Systems unterliegt einer *Retinotopie*. Hierunter versteht man das Prinzip, dass benachbarte Zellen der Retina ihre Informationen an benachbarte Neuronen in ihren Zielstrukturen weiterleiten. Diese sind vor allem das Corpus geniculatum laterale sowie die primäre Sehrinde. In letzterer kommt es zu einer Verzerrung der Projektion, da für die Informationsverarbeitung des zentralen Gesichtsfeldes eine größere Fläche im Kortex beansprucht wird (Bear et al., 2018). Anschließend an den primären visuellen Kortex findet eine weitere Verarbeitung der visuellen Information im sekundären visuellen Kortex (V2), sowie den nachgeschalteten visuellen Arealen V3, V4 und V5 statt. Bei der Verarbeitung visueller Information werden stets die Stationen V1-3 durchlaufen. Anschließend lässt sich der Prozessierungsweg schematisch in einen parietal-frontalen (dorsalen) und einen temporalen (ventralen) Pfad (Aumüller, 2010) aufteilen, worauf im Folgenden näher eingegangen werden soll.



**Abbildung 1: Verarbeitung im visuellen System.** Die Information gelangt über den Sehnerv zum Corpus geniculatum laterale. Von dort aus gelangt sie als Radiatio optica zur primären Sehrinde V1. Auf Höhe des Chiasma opticum findet zuvor eine teilweise Kreuzung der Nervenfasern statt. Daraus resultiert eine Präsentation der Informationen des rechten Gesichtsfeldes auf der linken Seite des visuellen Kortex und umgekehrt (Jäncke, 2021).

Im visuellen System findet eine Parallelverarbeitung, d. h. eine gleichzeitige Verarbeitung unterschiedlicher visueller Eigenschaften, über verschiedene Wege statt. So werden auch die Informationen beider Augen nebeneinander verarbeitet und verglichen, was unter anderem Information über die räumliche Tiefe von Objekten liefert. Jede Schicht im Corpus geniculatum laterale erhält Afferenzen aus der Retina und sendet Efferenzen an den visuellen Kortex, wobei sich die Schichtungen von V1 und Corpus geniculatum laterale ähneln. Allerdings erhält nur ein Teil der Schichten der Sehrinde Eingänge vom Corpus geniculatum laterale oder entsendet Efferenzen an weitere Hirnareale. Die meisten Efferenzen des Corpus geniculatum laterale enden in Schicht IV der primären Sehrinde. Sie sind in unterschiedliche Informationsströme gegliedert. Beispielsweise entstammen verschiedene Signale von magnozellulären, andere von parvozellulären Schichten (Bear et al., 2018). Das parvozelluläre System

nimmt seinen Ursprung in den kleinen Ganglienzellen mit kleinen rezeptiven Feldern. Die Kontrastempfindlichkeit ist deutlich geringer als beim magnozellularen System. Allerdings sind sie für die Erkennung von Farben zuständig. Dieses System stellt den Eingang für den ventralen Pfad bereit, der beispielsweise für die Verarbeitung von Objektmerkmalen, Farbe und Gesichtern in V3 und V4, sowie im inferioren Temporalkortex verantwortlich ist. Das magnozelluläre System hingegen hat seinen Ursprung in den großen Ganglienzellen und besteht aus Neuronen mit großen rezeptiven Feldern. Sie zeigen ein eher geringes räumliches, dafür aber ein höheres zeitliches Auflösungsvermögen. Das magnozellular System stellt den Eingang des dorsalen Pfades dar. Es ist wichtig für das in der vorliegenden Studie betrachtete räumliche Sehen durch Disparitätsverarbeitung und das Erkennen von Bewegungen in V5 und höheren Arealen der Raumwahrnehmung im Parietalkortex (Karnath und Thier, 2012).

Die Neuronen der Schicht IV des primären visuellen Kortex erhalten Afferenzen von einer Schicht des Corpus geniculatum laterale, welche jeweils lediglich eines der Augen repräsentiert. Sie sind somit monokular und reagieren nur auf Licht, das in einen bestimmten Bereich eines der beiden Augen fällt. Axone, welche die Schicht IV verlassen, divergieren und gelangen in weiter entfernt gelegene Schichten des Kortex. Durch diese Divergenz werden die Informationen beider Augen miteinander in Verbindung gebracht. Der Großteil der Neuronen in den Schichten oberhalb von IV ist binokular und besitzt zwei rezeptive Felder, jeweils eines für jedes Auge. Da die beiden rezeptiven Felder einer binokularen Nervenzelle so auf den Netzhäuten lokalisiert sind, dass sie den gleichen Punkt im Raum wahrnehmen, wird die Retinotopie aufrechterhalten. Die binokularen rezeptiven Felder sind vermutlich essenziell, um Informationen beider Augen zu einem einheitlichen Abbild zusammenzufügen und feinmotorische Aufgaben, die räumliches Sehen voraussetzen, ausführen zu können (Bear et al., 2018).

Die sensorische Informationsverarbeitung erfolgt auf verschiedenen hierarchischen Ebenen. Auf niedrigeren Ebenen (*low level*) werden detaillierte Reizeigenschaften verarbeitet, wohingegen es auf höheren Ebenen (*high level*) zu einer abstrakteren Informationsrepräsentation kommt. Diese erfolgt unter

anderem mittels sogenannter *Bottom-Up-Prozesse*. Letztere können als sich repetitierende Zirkulationen von Feedforward-Aktivität auf verschiedenen kortikalen Ebenen verstanden werden. Zu beachten ist hierbei, dass diese Informationsströme stets hierarchisch benachbarte Areale erreichen (Rauss und Pourtois, 2013). *Top-Down-Prozesse*, die abhängig von höheren Funktionen wie Aufmerksamkeit, Motivation und Gedächtnis sind, scheinen ebenfalls eine entscheidende Rolle bei der Verarbeitung und Speicherung sensorischer Reize zu spielen (Karnath und Thier, 2012). Sie ermöglichen im Gegensatz zu Bottom-Up-Mechanismen einen direkten Informationstransfer zwischen nicht benachbarten Hierarchieebenen, wobei hierbei nach Rauss und Pourtois mindestens eine Ebene übersprungen wird. Folglich kommt es durch Top-Down-Prozesse zu ausreichend Flexibilität in einem relativ stabilen, jedoch adaptierfähigen kortikalen System. In der Realität gibt es wahrscheinlich keine reinen Top-Down- und Bottom-Up-Prozesse und der komplexe Informationstransfer zwischen Hirnarealen findet zumindest in Teilen stets bidirektional statt. Durch höhere Verarbeitungszentren kann somit Einfluss auf frühe Wahrnehmungsprozesse genommen werden. Dadurch kommt es zu einer Verbesserung der sensorischen Wahrnehmungsleistung, welche nicht nur vom sensorischen Input, sondern auch durch vorher bewusste Prozesse erfolgt (Rauss und Pourtois, 2013).

### **1.1.2 Visuelle Tiefenwahrnehmung**

Retinale Disparität entsteht dadurch, dass beide Augen die Welt aus leicht unterschiedlichen Blickwinkeln wahrnehmen. Die dabei entstehenden retinalen Projektionen weichen daher geringfügig von perfekt korrespondierenden Stellen der beiden Retinae ab. Somit dient die retinale Disparität, d. h. der Abstand beider Bilder auf der Retina, welcher von der Entfernung des fixierten Objektes zum Beobachter abhängig ist, als Tiefenmaß. Ausgenommen hiervon sind Projektionen, deren Ursprung auf einer gedachten Bahn, dem sogenannten Horopter, liegen (Deangelis, 2000). Für das Erkennen retinaler Disparität sind also binokulare Mechanismen notwendig. Disparitätssensitive Neuronen mit

binokularen rezeptiven Feldern finden sich im Verlauf des visuellen dorsalen Pfades zunächst in V1-V3 sowie im mediotemporalen Kortex (MT, V5) und im medio-superior temporalen Areal (MST). Sie sind für die Detektion der visuellen Tiefenwahrnehmung zuständig (Barlow et al., 1967, Deangelis, 2000, Karnath und Thier, 2012). Für die im Rahmen dieser Arbeit angewendete Disparitäts-Diskriminationsaufgabe konnte anhand einer Studie mit adulten Makaken gezeigt werden, dass Aktivität in V2 mit der Durchführung dieser Disparitäts-Diskriminationsaufgabe korreliert ist (Nienborg und Cumming, 2007). Tatsächlich ist V2 die früheste kortikale Verarbeitungsebene, auf der Neuronen nachgewiesen werden konnten, welche für relative Disparitätsdiskrimination selektiv sind (Thomas et al., 2002, Clery et al., 2017). Bereits in den neunziger Jahren ergaben sich Hinweise darauf, dass dies neben frühen kortikalen Arealen auch auf benachbarte kortikale Areale zutrifft. Beim stereoskopischen Sehen finden zudem Aktivierungen in parietalen und präfrontalen Kortexbereichen sowie im Kleinhirn statt. Dies deutet nicht auf die Verarbeitung durch ein bestimmtes Hirnareal, sondern auf ein weit verteiltes Netzwerk hin, welches bei binokularer Tiefendiskrimination aktiv ist (Gulyás und Roland, 1994).

Neben der binokularen Disparität verwendet das visuelle System weitere Mechanismen, um Entfernungen abzuschätzen. Hierzu gehören die Akkommodation und die Konvergenz, über die die Augenmuskeln propriozeptives Feedback geben. Ferner tragen monokulare Tiefenkriterien zur Raum- und Tiefenwahrnehmung bei. Zu den monokularen Tiefenkriterien zählen die relative Größe und der Bekanntheitsgrad von Objekten, die (Teil-)Verdeckung, sowie die Linearperspektive und der Texturgradient. Retinale Bildverschiebungen, welche mit Eigenbewegungen des gesamten Körpers einhergehen, liefern zusätzlich wichtige Informationen über die räumliche Tiefe von Objekten. Dieses Phänomen wird auch als *Bewegungsparallaxe* bezeichnet und unterstreicht, dass die Wahrnehmung von Bewegungen und räumlicher Tiefe eng aneinander gekoppelt ist (Müsseler, 2017).

Basis dieser Arbeit ist nicht zuletzt die Tatsache, dass sich die Leistung in binokularen Disparitäten-basierten Aufgaben, beispielsweise anhand von

Random-Dot-Stereogrammen, mit wiederholtem Training verbessern kann (Fendick und Westheimer, 1983, Sowden et al., 1996, Gantz et al., 2007).

## **1.2 Schlaf**

Schlaf kann als ein Zustand der Immobilität mit stark verminderter Reaktivität beschrieben werden, welcher sich im Gegensatz zu Anästhesie oder Koma durch seine leichte Reversibilität auszeichnet. Dass der Schlaf jedoch nicht nur ein Zustand verminderter Aktivität ist, zeigt unter anderem die Tatsache, dass der Körper bei Schlafmangel versucht, diesen wieder auszugleichen (homöostatische Regulation). Bei Nagetieren und Fliegen führt Schlafmangel sogar zum früheren Tod als es das Verhungern tun würde (Siegel, 2005).

### **1.2.1 Schlafstadien/Struktur**

Bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien lässt sich der Schlaf grob in zwei Kategorien einteilen: In den Rapid Eye Movement-Schlaf (REM-Schlaf) sowie in den Non-REM-Schlaf (Shein-Idelson et al., 2016). Letzterer wird nach Dement und Kleitman in die vier Stadien S1, S2, S3 und S4 unterteilt (Dement und Kleitman, 1957, Birbaumer et al., 2010), wobei S3 und S4 auch als Slow Wave Sleep (SWS) bezeichnet werden und die Phase des Tiefschlafs darstellen (Birbaumer et al., 2010). In einer Nacht werden Non-REM-Schlaf und REM-Schlaf in einem ultradianen Rhythmus mehrfach durchlaufen. Hierbei wechseln sich die beiden Stadien etwa alle 90 min ab (M.C. Nicolau, 2000). Beim Menschen dominiert Non-REM-Schlaf die erste Nachthälfte, während REM-Schlaf gegen Ende der Nacht an Dauer zunimmt (Rasch und Born, 2013). Die längsten REM-Phasen dauern etwa 30-50 min, wobei es scheinbar eine Refraktärphase von etwa einer halben Stunde zwischen den einzelnen REM-Zyklen gibt. Insgesamt macht der Non-REM-Schlaf mit seinen vier Substadien circa  $\frac{3}{4}$  des gesamten Schlafs aus, wobei insbesondere Stadium S3 und S4 gegen Ende der Nacht kaum noch erreicht werden (Bear et al., 2018). Im Folgenden werden die beiden Schlafzustände kurz erläutert, denn sowohl mittels

moderner Bildgebung als auch im EEG lassen sich deutliche Unterschiede zwischen REM-Schlaf und Non-REM-Schlaf feststellen (Hobson, 2005).

Das EEG während des *Non-REM-Schlafs* ist geprägt von Oszillationen mit hoher Amplitude und niedrigen Frequenzen. Herzfrequenz und Körpertemperatur sinken und die Atmung wird sowohl tiefer als auch regelmäßiger (M.C. Nicolau, 2000). Die Muskelspannung lässt nach und Körperbewegungen erreichen ihr Minimum. Insgesamt nimmt die parasympathische Aktivität zu, wobei auch Verdauungsprozesse beschleunigt werden. Der Energieverbrauch des Körpers inklusive des Gehirns in dieser Ruhephase ist im Vergleich zum REM-Schlaf und dem Wachzustand reduziert. Es finden in der Regel keine komplexen Träume statt (Bear et al., 2018). In Stadium S1, dem Übergang vom Wachheitszustand in den Non-REM-Schlaf, kommt es zur Auflösung von Alpha-Wellen, die für ruhigen Wachzustand mit geschlossenen Augen charakteristisch sind, sowie zu kleinen Theta-Wellen. Stadium S2 ist geprägt vom ersten Auftreten von Schlafspindeln, welche die Hemmung sensomotorischer Areale signalisieren, aber auch zur Festigung von Gedächtnisspuren beitragen (Klinzing et al., 2019). Schlafspindeln sind Oszillationen zwischen 8 und 14 Hz, welche durch den Thalamus hervorgerufen werden und mit zunehmendem Schlafstadium durch langsame Delta-Wellen (<4 Hz) ersetzt werden. Ein weiteres Phänomen im Stadium S2 sind sogenannte K-Komplexe mit hoher Amplitude (Bear et al., 2018). Fast die Hälfte des menschlichen Schlafs besteht aus dieser leichteren Form des Non-REM-Schlafs (Rasch und Born, 2013). Stadium S3 besteht bereits zu 20-50% aus Delta-Aktivität. Die Schlaftiefe nimmt mit dem Schlafstadium progredient zu, wobei es zur erhöhten Amplitude mit niedriger Frequenz kommt. Ab Stadium S4 zeigt sich dann in über der Hälfte der Zeit eine hochamplitudige Delta-Aktivität (Birbaumer et al., 2010). Anschließend wird der Schlaf wieder leichter und geht üblicherweise für einige Minuten ins Schlafstadium S2 über. Idealtypisch folgt nun eine REM-Phase. Im Laufe einer Nacht nimmt die Dauer der REM-Aktivität zu Lasten der Slow Wave-Aktivität zu (Bear et al., 2018).

Das EEG im *REM-Schlaf*, welcher auch als paradoxer Schlaf bezeichnet wird, ähnelt dem eines aufmerksamen wachen Menschen, jedoch zeigt es im Gegensatz dazu keinerlei Alpha-Aktivität. Es zeigen sich rasche Beta-Rhythmen



sowie vermehrt Gamma-Wellen mit 30-70 Hz. Letztere treten im Wachzustand als Reaktion auf einen externen Reiz auf, während des Schlafs sind sie vermutlich Korrelat von Zellverbänden in Gehirnarealen, wo Gedächtnisinhalte konsolidiert und gespeichert werden. Zudem können Theta-Wellen auftreten, welche auch als Sägezahnwellen bezeichnet werden (Birbaumer et al., 2010).

Insgesamt zeigt das EEG während der REM-Phase geringe Amplituden in unterschiedlichsten Frequenzen. Die sensorischen Schwellen sind im Vergleich zum Non-REM-Schlaf angehoben und der scheinbar vigilante Kortex ist von der Außenwelt abgeschottet, was bizarre und lebhaftere Träume hervorrufen kann (M.C. Nicolau, 2000). Anders als im Non-REM-Schlaf ist der REM-Schlaf durch das Auftreten von schnellen Augenbewegungen, welche ihm seinen Namen gegeben haben, geprägt. Gleichzeitig liegt eine Muskelatonie mit wenigen Ausnahmen (Teile der Augen- und Atemmuskulatur) vor. Die homöostatische Regulation lässt nach, was dazu führt, dass die Herzfrequenzvariabilität ansteigt. Auch Atmung und Körpertemperatur schwanken zunehmend. Der Metabolismus des Gehirns ähnelt ebenfalls dem des wachen Gehirns (Conduit et al., 1997). Der Energieumsatz des Gehirns sinkt während des SWS auf ein Minimum, steigt im REM-Stadium jedoch wieder an und liegt dann etwa auf demselben oder sogar einem höheren Level als bei Wachheit (Maquet, 1995). Anders als beim Non-REM-Schlaf zeigt sich nun eine erhöhte Sympathikusaktivität. Herz- und Atemfrequenz sowie der Blutdruck können ansteigen bzw. werden unregelmäßiger. Die Temperaturregulation ist teilweise aufgehoben und die Kerntemperatur sinkt (Bear et al., 2018).

Darüber hinaus kommt es auch hormonell im Laufe der Nacht zu beträchtlichen Schwankungen. Zu Beginn des Schlafs werden Stresshormone wie ACTH und Cortisol unterdrückt und Immunparameter, Wachstumshormone sowie Melatonin vermehrt ausgeschüttet. Während der von REM-Schlaf dominierten zweiten Nachthälfte ist Adrenalin peripher erhöht (Birbaumer et al., 2010). Des Weiteren zeigen sich im REM-Schlaf ähnlich hohe Acetylcholin-Spiegel wie im Wachzustand sowie steigende Cortisol-Konzentrationen, die morgens ihr Maximum erreichen. Im Unterschied zum SWS, bei dem die Spiegel von Noradrenalin und Serotonin nahezu auf einem normalen Level sind, sind diese

beiden Neurotransmitter während der REM-Phase kaum nachzuweisen (Pace-Schott und Hobson, 2002, Payne und Nadel, 2004).

### **1.2.2 Funktion**

Wie bereits angedeutet, scheint Schlaf für das Überleben des Menschen essenziell zu sein. Doch was genau sind die speziellen Funktionen des Schlafs? Warum fällt es uns so schwer, nach einer schlaflosen Nacht unsere gewohnte physische und kognitive Leistung zu erbringen? Warum verbringt der Mensch so viel kostbare Zeit im Schlaf? Die Antworten auf diese Fragen sind komplex und zum Teil noch nicht vollständig verstanden. Dennoch gibt es zahlreiche Arbeiten, welche die Wichtigkeit des Schlafs zeigen und darauf hindeuten, dass sich der Schlaf nicht allein auf einen sich wiederholenden Zustand der Erholung reduzieren lässt (Hobson, 2005, Born et al., 2006, Diekelmann und Born, 2010). Vielmehr werden bis heute unzählige Funktionen des Schlafs diskutiert. Die wichtigsten dieser Funktionen sollen im Folgenden beschrieben werden.

Zunächst dient der Schlaf zur Energieeinsparung sowie zur Geweberegeneration des Gehirns. Auch wird dem Schlaf die Funktion der Thermoregulation oder der Entgiftung des Gehirns zugeschrieben (Maquet, 2001). Da fast alle Säugetiere einen zyklischen NREM-REM-Wechsel haben, liegt es nahe, dass die Funktion des Schlafs nicht nur die Energieeinsparung bei den Lebewesen darstellen kann (Hobson, 2005). Schlaf soll gleichzeitig essenziell für die Aufrechterhaltung des Immunsystems sein. So führten Versuche bei Tieren, denen man den Schlaf einige Zeit entzog, zu immunologischen Störungen mit Infektionen und schlussendlich zum Tode (Birbaumer et al., 2010). Beim Menschen kann Schlafentzug zu schweren physischen Problemen und Verhaltensstörungen führen, wie dies das Beispiel eines Selbstversuches durch Randy Gardner im Jahre 1963 darlegt. Der junge Mann schaffte es, 11 Tage nicht zu schlafen. Die Folge waren fehlende Alpha-Wellen im EEG nach 6 Tagen sowie Halluzinationen, Tremor und Wahnvorstellungen, welche allesamt jedoch reversibel waren. Diese Ergebnisse unterscheiden sich zu Tierversuchen bei Ratten, in denen die Tiere letztlich sogar starben (Bear et al., 2018). Eine weitere

wichtige und diese Arbeit besonders betreffende Funktion des Schlafs scheint der Einfluss von Schlaf auf das Lernen und das Gedächtnis sowie die Hirnplastizität zu sein (Maquet, 2001). Hierbei spielt Schlaf vor allem für die Konsolidierung neu erworbener Gedächtnisinhalte eine herausragende Rolle (Hobson, 2005, Diekelmann und Born, 2010). Im Folgenden sollen die wesentlichen Grundlagen des Gedächtnisses aufgezeigt werden, um anschließend auf den Zusammenhang zwischen Schlaf und der Gedächtnisbildung einzugehen.

## 1.3 Gedächtnis

### 1.3.1 Gedächtnissysteme

Unter dem Begriff *Gedächtnis* versteht man Prozesse und Systeme, welche das Abspeichern, den Abruf sowie die Anwendung von Informationen ermöglichen, sobald ein Zugriff auf die ursprüngliche Quelle der Information nicht mehr möglich ist. Bei diesen Inhalten, die im Gedächtnis verarbeitet und gespeichert werden, handelt es sich neben Wörtern, Bildern, Tönen und Faktenwissen unter anderem auch um spezielle motorische oder perzeptuelle Fähigkeiten (Jäncke, 2013). Folglich erscheint eine qualitative Einteilung des Gedächtnisses in unterschiedliche Kategorien sinnvoll. Hierzu gehören zum einen das episodische Gedächtnis mit Informationen aus der persönlichen Vergangenheit sowie das semantische Gedächtnis für Konzepte und Fakten. Zusammen werden diese beiden Gedächtnissysteme auch als *deklaratives (explizites) Gedächtnis* bezeichnet (Hoffmann und Engelkamp, 2017). Es wird dem *nicht-deklarativen (impliziten) Gedächtnis*, welches als Speicher für erlerntes Verhalten, Fertigkeiten und emotionale Assoziationen dient, gegenübergestellt. Das implizite Gedächtnis funktioniert, ohne dass man sich der Gedächtnisinhalte beim Abruf bewusst werden muss (Bear et al., 2018). Zum impliziten Gedächtnis zählen ein perzeptuelles Gedächtnis, das prozedurale Gedächtnis sowie ein Gedächtnis für assoziatives Lernen, welches Prozesse wie die klassische und instrumentelle Konditionierung umfasst.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich insbesondere mit dem *perzeptuellen Gedächtnis*. Hierbei handelt es sich um ein Gedächtnis, welches Wahrnehmungsinformationen implizit speichert, ohne dass diese an das semantische Gedächtnis angebunden werden. Es kann zur Erzeugung von Vertrautheit beitragen und zu Interpretationsprozessen führen, um dieses Vertrautheitsgefühl zu erklären. So kann es beispielsweise dazu kommen, dass man das Gesicht einer Person wiedererkennt, die dazugehörige Person jedoch nicht identifizieren kann. Auch Déjà-vu-Erlebnisse lassen sich vermutlich durch das perzeptuelle Gedächtnis erklären. Als *perzeptuelles Lernen* wird im Allgemeinen eine verbesserte Leistung der Wahrnehmung durch Training bezeichnet (Sagi, 2011, Jäncke, 2013, Dwyer, 2017). Im Unterschied zu anderen Arten des Lernens zeichnet sich perzeptuelles Lernen durch eine Reiz- und Aufgabenspezifität sowie seinen nicht verbalisierbaren und rein sensorischen Charakter aus (Karnath und Thier, 2012). Basis des perzeptuellen Lernens stellt die Plastizität des perzeptuellen Systems dar. Für diese Arbeit betrifft dies insbesondere die Plastizität des visuellen Systems, bei dem es selbst im ausgereiften erwachsenen Kortex noch zu beeindruckenden Leistungsverbesserungen und strukturellen Änderungen kommen kann. Diese Prozesse betreffen unter anderem die sensorische Wahrnehmung, Entscheidungsfindung, Aufmerksamkeit sowie die Belohnung und stellen ein Gleichgewicht zwischen systemischer Stabilität und Plastizität sicher (Doshier und Lu, 2017).

Das *prozedurale Gedächtnis* hingegen beruht auf dem Lernen von Verhaltensgewohnheiten und komplexen motorischen Fähigkeiten. Als Beispiele können hier alltägliche Handgriffe wie das Zähneputzen, Radfahren oder Schnürsenkel binden genannt werden. Diese Vorgänge laufen i. d. R. automatisch ab, müssen jedoch erst einmal erlernt werden. Wichtige anatomische Korrelate des prozeduralen Gedächtnisses sind insbesondere motorische Hirngebiete wie der Neokortex, die Basalganglien und das Kleinhirn. Die subkortikalen Areale dienen dazu, die im Kortex assoziativ erlernten und gespeicherten einzelnen Bewegungsschritte sinnvoll zu einem komplexen Programm zusammenzufügen (Behrends et al., 2016). Ein weiteres Teilsystem

des nicht-deklarativen Gedächtnisses ist die Bahnung (Priming). Diese Lernform beschreibt die Beeinflussung der Reizverarbeitung durch eine vorher erlernte Instruktion. Das nicht-assoziative Lernen umfasst die Veränderung der Antwortstärke auf Reize, wenn diese wiederholt dargeboten werden (Habituation und Sensitivierung), wohingegen das assoziative Lernen die Fähigkeit beschreibt, eine Beziehung zwischen den Reizen herzustellen (Konditionierung) (Jäncke, 2013, Pape et al., 2019).

Beim *deklarativen Gedächtnis* wird bewusst auf Erinnerungen zurückgegriffen, weshalb hierbei auch vom expliziten Gedächtnis die Rede ist. Es erfordert mehr Aufmerksamkeit und wird meist einfacher und schneller gebildet. Gleichzeitig werden deklarative Gedächtnisinhalte allerdings auch schneller vergessen als nicht-deklarative Informationen, welche zunächst mehr Wiederholung und Praxis zur Speicherung benötigen. Als Beispiel könnte man das Fahrradfahren (nicht-deklaratives Gedächtnis) nennen, welches wiederholtes Training und Geduld zum Erlernen voraussetzt. Im Vergleich hierzu scheint es beinahe einfach, sich verschiedene Namen und die Berufe einiger Gäste bei einer Feier (deklaratives Gedächtnis) zu merken. Letztere Information gerät jedoch auch schneller wieder in Vergessenheit, wohingegen das Fahrradfahren nur schwer verlernt wird (Bear et al., 2018). Als das anatomische Korrelat des deklarativen Gedächtnisses, d. h. als die für die Bildung von langanhaltendem Faktenwissen verantwortlichen Regionen, werden insbesondere der mediale Temporallappen mit dem Hippocampus sowie angrenzende Regionen, welche mit dem Neokortex in Verbindung stehen, angenommen. Erstaunlicherweise werden einige Zeit nach dem Lernen die deklarativen Informationen, welche im Neokortex gespeichert werden, immer unabhängiger vom Hippocampus und den weiteren Strukturen des medialen Temporallappens (Squire und Zola-Morgan, 1991, Manns und Eichenbaum, 2006). Auf die sich hierbei abspielenden Prozesse der Gedächtniskonsolidierung soll im Kapitel *1.3.2 Gedächtnisbildung und -konsolidierung* noch einmal eingegangen werden. Gleichzeitig zeigten sich nach hippocampaler Schädigung klinisch keine erkennbaren Beeinträchtigungen des nicht-deklarativen Gedächtnisses (Pape et al., 2019). Diese Art des Gedächtnisses scheint somit auf andere Hirnareale angewiesen und von den

Strukturen des medialen Temporallappens unabhängig zu sein (Rasch und Born, 2013, Sawangjit et al., 2018). Prozesse der Bahnung werden im Neokortex vermittelt, wohingegen vor allem das Corpus striatum für die Vermittlung zwischen sensorischen und motorischen Signalen für das prozedurale Gedächtnis verantwortlich ist (siehe oben). Sowohl das assoziative als auch das nicht-assoziative Lernen findet in den Strukturen der jeweiligen Reflexkreise statt (Pape et al., 2019). Allerdings arbeiten das explizite und das implizite Gedächtnis nicht vollständig unabhängig voneinander. Es zeigt sich insbesondere in experimentellen Studien vielmehr, dass die beiden Gedächtnissysteme während des Erlernens neuer Fähigkeiten miteinander interagieren, sodass das Lernen sowohl deklarative als auch nicht-deklarative Komponenten beinhaltet (Rasch und Born, 2013) und man die beiden Gedächtnisformen nicht per se strikt trennen sollte. Eine Übersicht der verschiedenen Gedächtnissysteme kommt in Tabelle 1 zur Darstellung.

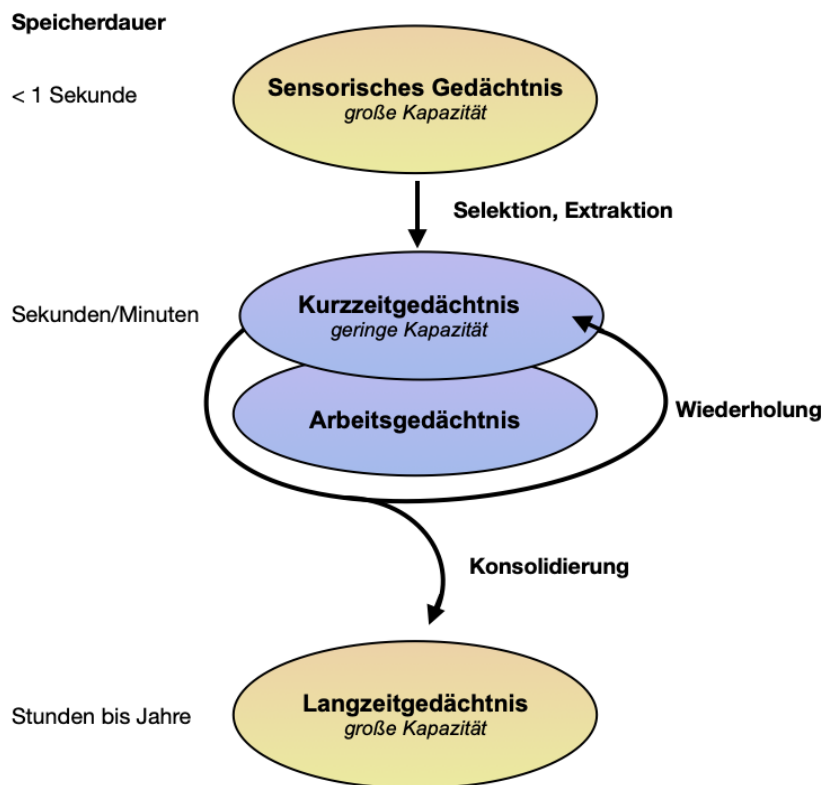
GEDÄCHTNISYSTEME					
Deklarativ <i>bewusst, explizit</i>		Non-Deklarativ <i>unbewusst, implizit</i>			
episodisch	semantisch	perzeptuelles Gedächtnis	Fertigkeiten (prozedurales Gedächtnis)	Priming	Konditionierung
Erfahrungen, Personen, Zeit, Raum, Ereignisse	Fakten, Wissen	Wahrnehmung ohne Anbindung an das Wissen	Handlungen, Regeln	Bahnung	Konditionierungen, assoziatives und nicht-assoziatives Lernen
Medialer Temporallappen, Hippocampus/Thalamus, später: Neokortex		verschiedene kortikale und subkortikale Areale	Striatum	Neokortex	Reflexkreise; u.a. Amygdala, Zerebellum

**Tabelle 1: Gedächtnissysteme.** Darstellung der verschiedenen Gedächtnissysteme des Langzeitgedächtnisses und deren Besonderheiten sowie wichtige anatomische Strukturen, die unter anderem mit dem jeweiligen Gedächtnissystem assoziiert sind (Jäncke, 2013, Pape et al., 2019). Vor allem das zum nicht-deklarativen Gedächtnis gehörende perzeptuelle Gedächtnis nimmt eine besondere Bedeutung dieser Arbeit ein.

Neben der inhaltlichen Komponente lässt sich das Gedächtnis zudem anhand seiner Speicherdauer einteilen. Hierbei wird zwischen einem sensorischen (< 1 s), einem Arbeits- oder Kurzzeit- (Sekunden bis Minuten) und einem Langzeitgedächtnis (Stunden bis Jahre) unterschieden. Abbildung 2 verdeutlicht die zeitliche Einteilung der verschiedenen Gedächtnissysteme. Das sensorische Gedächtnis bezeichnet den Teil des Gedächtnisses, der in den ersten Millisekunden die initiale Verarbeitung von Sinnesreizen übernimmt. Dieser Vorgang läuft unbewusst ab. Im visuellen System bezeichnet man das sensorische Gedächtnis als ikonisches und im akustischen System als echoisches Gedächtnis. Es bereitet die Information für das Kurzzeitgedächtnis auf und dient somit der ersten Merkmalsextraktion und Enkodierung, welche die

Entschlüsselung der Gedächtnisinhalte in eindeutige zeitliche Sequenzen, semantische Beziehungen oder räumliche Konfigurationen umfasst. Hierbei kommt es zu einer Veränderung der neuronalen Aktivität. Die Information ist nun für den nächsten Verarbeitungsschritt verfügbar. Das sensorische Gedächtnis hat eine sehr hohe Speicherkapazität, da diese Prozesse parallel in vielen Hirnarealen stattfinden. Allerdings gelangen nur wenige Informationen ins Bewusstsein und somit in unser Arbeitsgedächtnis, dessen Speicherkapazität in der Regel lediglich  $7 \pm 2$  Inhalte beträgt. Diese können dabei aus den Sinnessystemen sowie auch als Erinnerung aus dem Langzeitgedächtnis kommen (Behrends et al., 2016). Je nach Modell werden die Begriffe Arbeits- und Kurzzeitgedächtnis synonym oder für unterschiedliche Gedächtnissysteme verwendet. Im Allgemeinen wird der Begriff des Kurzzeitgedächtnisses häufig ungenau angewendet (Frick-Salzmänn, 2017). Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich vor allem mit dem Langzeitgedächtnis, welches als dauerhafter Speicher dient und eine sehr hohe Kapazität besitzt. Hier werden die Informationen über lange Zeit, teilweise sogar bis zum Lebensende, gespeichert (Pape et al., 2019).





**Abbildung 2: Zeitliche Einteilung des Gedächtnisses.** Darstellung der zeitlichen Einteilung des Gedächtnisses in Stadien mit Angabe der relativen Speicherkapazität (nach Pape et al., 2019).

Wichtig zu erwähnen ist zudem, dass es parallel endogene Systeme gibt, welche einen Einfluss auf die Gedächtnisbildung während oder auch nach dem eigentlichen Lernen haben können. Diese Art der Gedächtnismodulation kann auf alle zuvor genannten Gedächtnissysteme wirken und umfasst beispielsweise die Amygdala (emotionale Einflüsse) oder Stresshormone wie Glucocorticoide, Katecholamine, unterschiedliche Neuropeptide oder endogene Opiode. Auch Drogen, die nach der Lernphase eingenommen werden, können die Gedächtnisbildung beeinflussen. Meist ist der Einfluss jedoch nur zeitlich begrenzt und die endogenen Systeme sind für den Abruf der gespeicherten Information nicht zwingend notwendig (Pape et al., 2019).

### 1.3.2 Gedächtnisbildung und -konsolidierung

Zur Gedächtnisbildung sind mehrere Mechanismen nötig. Zunächst erfolgt die Enkodierung des Reizes, welche die Merkmalsextraktion, das Erkennen sowie die Identifikation der Information umfasst (Behrends et al., 2016). Hierbei entsteht eine neue Gedächtnisspur, welche anfangs noch sehr labil ist (Rasch und Born, 2013). Ein Teil der Gedächtnisinhalte des Kurzzeitgedächtnisses wird durch bestimmte Prozesse in dauerhafte Erinnerungen umgewandelt, was als *Gedächtniskonsolidierung* bezeichnet wird (Bear et al., 2018). Während Enkodierung und Abruf (Retrieval) der Informationen vornehmlich im Wachzustand stattfinden, unterstützt Schlaf insbesondere die Konsolidierung der erworbenen Gedächtnisinhalte (Born et al., 2006, Diekelmann und Born, 2010). Eine Vielzahl an Studien konnte belegen, dass Schlaf im Vergleich zu einer gleich langen Wachheitsperiode zu signifikant besseren Leistungen bei der Wiedergabe deklarativer, aber auch non-deklarativer Gedächtnisinhalte führt (Karni et al., 1994, Plihal und Born, 1997, Alger et al., 2015). Des Weiteren unterstützt Schlaf verstärkt die Konsolidierung emotionaler Gedächtnisinhalte (Lipinska et al., 2019). Neben einer nachweisbaren Stabilisierung des Gelernten kommt es hierbei gleichzeitig zu einer verbesserten Abruffleistung (Diekelmann und Born, 2010). Scheinbar kann sich bereits eine Dauer von 6 Minuten positiv auf die Erinnerungsfähigkeit auswirken (Lahl et al., 2008).

Die sich im Schlaf abspielenden Lernprozesse rufen eine Änderung der synaptischen Kommunikation zwischen Neuronen und somit strukturelle Veränderungen hervor. Hierdurch kommt es zur dauerhaften Speicherung von Informationen (Behrends et al., 2016). Die Gedächtniskonsolidierung findet sowohl systemisch (*Systemkonsolidierung*) als auch auf Ebene der Synapsen (*Synapsenkonsolidierung*) statt.

Die synaptische Konsolidierung geht mit einer veränderten Genexpression und folglich auch einer veränderten Proteinbiosynthese einher und erfolgt innerhalb von Minuten bis Stunden nach dem Lernen. Hierbei können Synapsen verstärkt oder abgebaut werden (Jäncke, 2013). Ein Mechanismus neuronaler Plastizität, der zur Stabilisierung von Gedächtnisspuren beiträgt, wird als

*Langzeitpotenzierung* bezeichnet und soll vor allem während des REM-Schlafs stattfinden. Die Langzeitpotenzierung stellt einen wesentlichen Mechanismus der Synapsenkonsolidierung dar und soll durch erhöhte Acetylcholin-Konzentrationen im REM-Schlaf ermöglicht werden (Karni et al., 1994).

Auch die Systemkonsolidierung basiert auf den Mechanismen der synaptischen Konsolidierung, erstreckt sich jedoch über einen deutlich längeren Zeitraum (Diekelmann und Born, 2010). Bei der Systemkonsolidierung handelt es sich um einen übergeordneten Prozess, bei dem die wiederholte Reaktivierung und Integration temporär gespeicherter Information in bestehende Netzwerke schlussendlich zur langfristigen Gedächtnisspeicherung führt. Diese ist zusätzlich mit qualitativen Änderungen der Gedächtnisrepräsentation verbunden. Hierbei soll Schlaf insbesondere die Erinnerung an die Quintessenz/das Wesentliche (*Gist*) der erlernten Information fördern, was auch für die visuelle Modalität belegt werden konnte (Lutz et al., 2017). Neben weiteren Studien, die eine durch Schlaf bedingte qualitative Modifikation der Gedächtnisinhalte belegen konnten (Plihal und Born, 1997, Wagner et al., 2004), ließ sich invers auch der Hinweis auf eine durch Lernen modulierte Schlafstruktur feststellen. So führte vorheriges Lernen im Tierversuch zu einer signifikant längeren REM-Schlafphase (Smith und Lapp, 1986). Diese empirischen Phänomene machen deutlich, weshalb die initiale Annahme einer passiven Rolle des Schlafs durch geringere Interferenz bei verminderter externer Reizwahrnehmung heutzutage als überholt gilt. Jüngere Theorien zur Gedächtniskonsolidierung beschreiben eine aktivere Rolle des Schlafs. So wird im Rahmen der Gedächtniskonsolidierung als *Active Systems Consolidation* vor allem das Zusammenspiel von Hippocampus und Neokortex beschrieben. Analoge Mechanismen lassen sich jedoch höchstwahrscheinlich auch in anderen Gedächtnissystemen finden (Diekelmann und Born, 2010). Auch bei Hippocampus-unabhängigen Gedächtnisinhalten soll die nächtliche Aktivität des Hippocampus nach dem Lernen eine bedeutende Rolle für die Gedächtniskonsolidierung spielen, obwohl der Hippocampus selbst nicht beim Abruf dieser Informationen beteiligt gewesen sein muss (Sawangjit et al., 2018).

Im Detail nimmt die *Active Systems Consolidation* an, dass es im Wachzustand sowohl im Hippocampus als auch gleichzeitig in den vom aufgenommenen Reiz abhängigen Hirnarealen zu einer Enkodierung kommt (Klinzing et al., 2019). Im darauffolgenden Tiefschlaf findet ausgehend vom Hippocampus eine spontane Reaktivierung neu erlernter Gedächtnisinhalte statt. Dieses erneute Abspielen (*Replay*) der erlernten Information führt dazu, dass das Gehirn die neue Information auch ohne weiteren externen Input besser speichern kann (Rasch und Born, 2013) und sich die neu erlernten Inhalte allmählich im langsamer lernenden Neokortex festigen (Born et al., 2006). Die sich wiederholende neuronale Reaktivierung findet vor allem während des SWS statt, kommt aber auch bei ruhiger Wachheit vor (Klinzing et al., 2019). Neurophysiologisch scheinen Oszillationen, die für den SWS charakteristisch sind, einen wesentlichen Beitrag zur Gedächtniskonsolidierung zu leisten. Nach neuerem Verständnis zählen hierzu neben den sogenannten Slow Oscillations (SOs) auch Schlafspindeln und Ripples. Sie sind Ausdruck synchroner Aktivität von Neuronen des Neokortex (SOs), des Thalamus (Schlafspindeln) sowie des Hippocampus (Ripples). Sowohl die im Kortex entstehenden SOs als auch Schlafspindeln breiten sich bis in subkortikale Regionen aus und erreichen schließlich den Hippocampus. Ripple-assoziierte Gedächtnisreaktivierungen wiederum erstrecken sich auf neokortikale und striatale Bereiche, gemeinsame kortikale Reaktivierungen können jedoch auch unabhängig vom Hippocampus auftreten. Bei den SOs tritt alternierend ein synchronisierter hyperpolarisierter Zustand (*Down-State*) mit nachfolgender Depolarisierung der Neuronen (*Up-State*) auf. Spindelaktivität sowie Sharp-Wave/Ripple-Oszillationen nehmen während des Up-States zu und werden während dem Down-State einer SO unterdrückt. Die SOs synchronisieren so die wiederholte Reaktivierung hippocampaler Informationen während Sharp-Wave/Ripple-Oszillationen im Hippocampus. Gleichzeitig zeigt sich eine thalamokortikale Spindelaktivität. Diese kreislaufartige Kommunikation der verschiedenen Hirnareale geht mit strukturellen Änderungen im Kortex und daraus resultierend langanhaltender Gedächtnisspeicherung einher. Im Einklang mit dieser Annahme konnte eine Korrelation zwischen vorherigem Lernen und dem Zusammenspiel der

elektrophysiologisch abgeleiteten EEG-Rhythmen festgestellt werden (Klinzing et al., 2019). Sowohl nach dem Lernen von deklarativen als auch nicht-deklarativen Inhalten kommt es neben einer erhöhten SO-Aktivität zu einer vermehrten Spindeldichte und -aktivität (Gais et al., 2002, Eschenko et al., 2008, Bergmann et al., 2012). Teilweise bestand eine Korrelation der zunehmenden Spindelaktivitäten mit verbesserter Gedächtnisleistung nach dem Schlafen (Clemens et al., 2005, Girardeau et al., 2009, Friedrich et al., 2015). Auch gibt es Hinweise darauf, dass sich die gesteigerte Slow Wave-Aktivität in Bereichen befindet, die während des Enkodierens aktiv waren (Huber et al., 2004, Nishida und Walker, 2007, Diekelmann und Born, 2010, Bergmann et al., 2012).

Andererseits soll Theta-Aktivität während des REM-Schlafs vor allem zur Konsolidierung emotionaler Erinnerungen beitragen. Darüber hinaus wird über einen Theta-assoziierten Selektionsmechanismus des REM-Schlafs zwischen Erinnerungen, die verstärkt oder geschwächt werden sollen, spekuliert (Klinzing et al., 2019). Der Abbau nicht dringend benötigter Synapsen führt zu einem geringeren Energieverbrauch des Gehirns, einem verbesserten Signal-zu-Rausch-Verhältnis und damit zu optimalerer Signalübertragung (Puentes-Mestriil und Aton, 2017). So kann es trotz einer allgemein verminderten Aktivität und synaptischem Downscaling zu lokal erhöhter synaptischer Plastizität und dem Auftreten neuer Nervenzellausläufer (*Spines*) kommen. Schlaf induziert daher vermutlich sowohl ein gedächtnisspezifisches und lokales Upscaling als auch ein globaleres Downscaling (Klinzing et al., 2019). Diese Theorie ist auch als *Synaptic Homeostasis Hypothesis* (engl. Hypothese der synaptischen Homöostase) bekannt (Tononi und Cirelli, 2006, Diekelmann und Born, 2010).

Weiterhin wird durch die Reorganisierung von kürzlich gelernten Gedächtnisinhalten im Schlaf die Veränderung von implizite in explizite Inhalte gefördert (Robertson et al., 2004). Scheinbar ist Schlaf für die Konsolidierung von Gedächtnisinhalten bei expliziter Enkodierung noch förderlicher als bei impliziter Enkodierung (Robertson et al., 2004). Gleichzeitig soll die schlafabhängige Konsolidierung umso effektiver sein, je anspruchsvoller das Enkodieren dieser expliziten Inhalte war, je schwächer diese enkodiert wurden und je relevanter die Information in Bezug auf das Verhalten ist (Diekelmann und Born, 2010).

## 1.4 Schlaf und visuelles Gedächtnis

An dieser Stelle soll die perzeptuelle Gedächtnisbildung mit Fokus auf visuelle Lernprozesse näher betrachtet und geklärt werden, inwiefern diese Art der Konsolidierung von Schlaf profitiert.

### 1.4.1 Gedächtnisbildung im visuellen System

Der sensorische Kortex zeichnet sich durch eine beträchtliche Plastizität aus, wobei Lernprozesse insbesondere in den ersten Lebenswochen deutlich effektiver sind als beim Erwachsenen. Dies gilt primär auch für das visuelle System. So ist es beispielsweise essenziell, dass sich bereits zu Beginn des Lebens die Signalverarbeitung beider Augen entwickelt, da sonst bereits früh eine irreversible Blindheit entstehen kann (Seitz und Dinse, 2007).

Zahlreiche Publikationen beschäftigen sich mit perzeptuellem Lernen und untersuchen die Gedächtnisbildung anhand visueller Reize. Hierbei wird häufig eine Aufgabe, welche die Textur-Diskriminationsfähigkeit der Probanden trainiert (*texture discrimination task, TDT*), angewendet. Im Rahmen dieser Untersuchungen erbrachten Karni und Kollegen erstmals den Beweis für perzeptuelles visuelles Lernen (Karni und Sagi, 1991). Interessanterweise ist der Lernzuwachs bei der Textur-Diskriminationsaufgabe erst einige Stunden nach dem Training festzustellen, weshalb auch bei dieser Art des Lernens von einem langsamen, aber relativ dauerhaften Lernprozess ausgegangen werden kann (Karni und Sagi, 1991). Gleichzeitig konnte unter anderem eine hohe Spezifität des perzeptuellen Lernens für Retinotopie, Orientierungsselektivität und Monokularität nachgewiesen werden (Karni und Sagi, 1991, Fahle, 1994, Ahissar und Hochstein, 1997). Die Spezifität dieser Reizeigenschaften wurde lange Zeit als Hinweis darauf gedeutet, dass perzeptuelles Lernen wesentlich auf plastischen Änderungen relativ früher Verarbeitungsebenen wie dem Areal V1 beruht, die noch keine räumliche Invarianz für diese Reizeigenschaften aufweisen (Karni und Sagi, 1991, Shoham et al., 1997). Karni und Kollegen interpretierten die Ergebnisse dahingehend, dass es aufgrund der in V1 noch erhaltenen Monokularität auch nicht zum Transfer der Lokalisation kommen

könne (Karni und Sagi, 1991). Ferner zeigten sich Hinweise darauf, dass eine örtliche Selektivität der Lerneffekte mit einer Asymmetrie im oberen und unteren Gesichtsfeld besteht. Genaue Erkenntnisse über die exakten Unterschiede zwischen den einzelnen Quadranten fehlen bis heute jedoch, sodass lediglich die Tatsache, dass es möglicherweise zu geringfügig unterschiedlichen Lernprozessen innerhalb des Gesichtsfeldes kommen könnte, in Betracht gezogen werden muss (Pourtois et al., 2008). Mithilfe von Studien, die sich der Magnetresonanztomographie oder der Elektroenzephalographie bedienen, konnte bei der Textur-Diskriminationsaufgabe die Annahme, dass die durch das perzeptuelle Lernen bedingte Reorganisation sowie die damit einhergehenden dauerhaften neuronalen Veränderungen bereits im primären visuellen Kortex stattfinden, weiter gestärkt werden (Schwartz et al., 2002, Pourtois et al., 2008). Ob diese Lernprozesse jedoch auf lokaler Plastizität in V1 beruhen oder durch Feedback-Mechanismen höherer Areale zustande kommen, blieb zunächst unklar (Pourtois et al., 2008). Bei Durchführung einer *Double-Training*-Studie ließen sich erstmals neue Erkenntnisse über die Mechanismen des visuellen perzeptuellen Lernens gewinnen (Xiao et al., 2008). Xiao und Kollegen fanden heraus, dass es abhängig vom jeweiligen Studiendesign durchaus zum Transfer des visuell Gelernten kommen kann und die strikte Spezifität der Lokalisation der gelernten Eigenschaft und somit die strenge Retinotopie nicht per se gegeben ist. Die Studie basierte auf der Annahme, dass visuelles Lernen nicht ausschließlich auf frühen Verarbeitungsstufen erfolgt und perzeptuelles Lernen aus zwei unterschiedlichen Mechanismen besteht: Zum einen wird eine bestimmte Eigenschaft (wie z. B. Kontrast) gelernt (*feature learning*). Zum anderen bezieht sich das Lernen auf eine bestimmte Lokalisation (*location learning*), die vom dargebotenen Reiz bzw. dessen Eigenschaften unabhängig ist. Das Resultat dieser Theorie kann mit den Ergebnissen früherer Studien, wie beispielsweise der Arbeit von Karni aus dem Jahr 1991, durchaus in Einklang gebracht werden. Demnach ist perzeptuelles Lernen nicht auf eine andere Position übertragbar, wenn diese zuvor nicht einem *location learning* unterlag. Wenn jedoch zuvor ein anderes Stimulusmerkmal (z. B. die Orientierung) an gleicher Stelle geübt wurde, konnte anschließend beim Lernen der beobachteten

Eigenschaft (z. B. dem Kontrast), die von einer anderen retinalen Position trainiert wurde, auf diese Position eine komplette Generalisierung des Lerneffektes beobachtet werden. Diese Art *Priming* für eine retinale Lokalisation legt nahe, dass bereits einfaches perzeptuelles Lernen neben dem frühen visuellen Kortex mit seiner Lokalisationsspezifität auch in höheren, nicht-retinotopischen Hirnarealen, die den Lokalisationstransfer ermöglichen, stattfindet. Die zunächst angenommene strikte Spezifität für konkrete Reizmerkmale wie Lokalisation oder Orientierung scheint mit diesen Studienergebnissen nicht vereinbar zu sein, denn ein rein V1-basierter Lernmechanismus würde den Lerntransfer auf eine andere als die gelernte Lokalisation oder Orientierung nicht erklären. Die gewonnenen Ergebnisse korrespondieren mit Resultaten bildgebender Studien, die zeigen, dass beim visuellen perzeptuellen Lernen nicht nur der primäre visuelle Kortex V1, sondern auch nicht-retinotopische höhere Hirnareale involviert sind. Hierzu zählen unter anderem der intraparietale Sulcus sowie das frontale und das ergänzende Augenfeld (Xiao et al., 2008). Auch die Beobachtung, dass perzeptuelles Lernen stark von einer adäquaten Fehlerrückmeldung abhängig ist, lässt vermuten, dass auf die frühen visuellen Verarbeitungsstufen Top-Down-Einflüsse der höheren kortikalen Ebenen wirken (Herzog und Fahle, 1997). Des Weiteren konnte nachgewiesen werden, dass perzeptuelles Lernen nicht nur in explizit geschaffenen Trainingssituationen auftritt, sondern auch in Situationen, die unbewusst und bei passiv ausgesetzter sensorischer Stimulation stattfinden. Eine wichtige Rolle beim Lernen spielen demnach Aufmerksamkeit und Verstärkung, die den Lerneffekt durch zunehmende kortikale Plastizität steigern können. Auch passive Reizdarbietung kann zu Lerneffekten führen. So wurde für den visuellen Kortex gezeigt, dass es zu einer Reorganisierung nach unbewusster Reizdarbietung kommen kann, diese synaptische Plastizität jedoch selbst nach intensivem passiven Lernen nicht regelmäßig auftritt. Um Lerneffekte zu erzielen, waren zusätzlich räumlich bzw. zeitlich assoziierte Reize nötig. Die Forscher gehen davon aus, dass es durch derartige supportive Mechanismen zu einer Schwellenüberschreitung komme, sodass synaptische Plastizität und somit Lerneffekte erst zustande kommen können (Seitz und Dinse, 2007). Eine weitere



Studie interpretierte die neu gewonnenen Erkenntnisse, nach denen eine strikte Spezifität für Attribute wie Lokalisation oder Orientierung im visuellen perzeptuellen Lernen widerlegt werden konnte, dahingehend, dass ein regelbasiertes Lernen stattfindet. Dieses würde sowohl den möglichen Transfer als auch die bereits in den 90er-Jahren postulierte Merkmalspezifität erklären. Demnach existiert ein Lernmechanismus, welcher generelle Regeln für die effiziente Ausführung der erlernten perzeptuellen Aufgabe umfasst. Für das Zustandekommen des Lerntransfers werden folgende Aspekte vorausgesetzt: die Heuristik der Aufgabe muss gelernt werden und es muss eine Auseinandersetzung mit den neuen Eigenschaften, auf die die Regeln angewendet werden müssen, gegeben sein. Die Anwendung gelernter Regeln auf eine andere Orientierung oder Lokalisation erfolgt aber keineswegs automatisch, sodass nicht immer ein Transfer des Gelernten eintritt. Vermutlich werden beim Lernen einer spezifischen Orientierung oder einer bestimmten retinalen Lokalisation andere V1-Eingänge, die unterschiedliche Orientierungen oder Lokalisationen repräsentieren, unterdrückt. Die Folge davon ist, dass eine zentrale Entscheidungseinheit diese V1-Afferenzen nicht funktionell mit den gelernten Regeln verknüpfen kann. Das wiederholte Lernen von Lokalisationen oder die passive Stimulation mit einem Reiz bestimmter Orientierung könnte diese Verbindungen hervorrufen, sodass es zum Lerntransfer durch Reaktivierung der unterdrückten/unbewussten V1-Eingänge kommen kann. Allerdings zeigte sich bei der Studie, dass die Reihenfolge des Experimentes für den Lerntransfer entscheidend ist: zunächst musste die Aufgabenlösung an sich gelernt werden. Visuelles perzeptuelles Lernen stellt sich somit erneut als ein auf höheren Ebenen stattfindender, auf trainierten Regel basierender Lernprozess dar, der nach den retinotopischen und orientierungsselektiven visuellen Bereichen stattfindet, sodass Lernen im Allgemeinen auf untrainierte Lokalisationen generalisierbar ist (Zhang et al., 2010). Generell wird mittlerweile davon ausgegangen, dass perzeptuelles Lernen auf verschiedenen Stufen der kortikalen Verarbeitung abläuft (Karnath und Thier, 2012) und dem Lerntransfer vermutlich sowohl Top-Down- als auch Bottom-Up-Einflüsse zugrunde liegen. Die trainingsbasierte Spezifität soll mit zunehmender Konfrontation des Transfer-

Reizmerkmals durch irrelevante Aufgaben verringert werden. Das bedeutet, dass die klassischen Beobachtungen, die auf eine strikte Spezifität bei dieser Art des perzeptuellen Lernens hinweisen, wohl dadurch zustande kommen, dass es beim untrainierten Reizmerkmal noch keine Bottom-Up- oder Top-Down-Einflüsse gibt und die Spezifität somit an untrainierte Bedingungen gebunden ist. Visuelle Neuronen, die diese untrainierten Reizmerkmale repräsentieren, werden nicht ausreichend aktiviert, sodass perzeptuelles Lernen auf höheren Ebenen diese Neuronen für einen Lerntransfer nicht funktionell verbinden kann (Xiong et al., 2016).

Weiterhin hängt das Resultat des perzeptuellen Lernens entscheidend von den Besonderheiten des Lernverfahrens ab. Perzeptuelles Lernen kann unter anderem durch Unterschiede der Repräsentation, Aufmerksamkeit oder Entscheidungsregeln erfolgen. Minimale Unterschiede im Lernverfahren, wie die Änderung der Schwierigkeit der Stimuli, ob ein Vortest erfolgte, ob verschiedene Reize trainiert wurden oder das Ausmaß, zu dem die dargebotenen Reize eine Adaptation zulassen, machen deutliche Unterschiede in den zu beobachtenden Lerneffekten und beeinflussen unter anderem, ob und zu welchem Anteil das perzeptuelle Lernen spezifisch für die trainierte retinotopische Position ist. Transfer soll eher bei einfachen, Spezifität eher bei schweren Aufgabenstellungen stattfinden (Hung und Seitz, 2014).

Tatsächlich beeinflusst nicht nur das Versuchsdesign visuelles perzeptuelles Lernen. Auch ist bekannt, dass Schlaf eine entscheidende Rolle für den Gedächtniserwerb visueller Informationen spielt (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000). Auf die genaue Ausführung dieser Zusammenhänge, auf denen der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt, wird im weiteren Verlauf näher eingegangen.

#### **1.4.2 Visuelles Lernen und Konsolidierung im Schlaf**

Empirische Beobachtungen konnten bereits früh Unterschiede der einzelnen Schlafstadien in Bezug auf das jeweilige Gedächtnissystem aufzeigen (Karni et al., 1994, Plihal und Born, 1997). Nach der *Dual Process Hypothesis* profitiert

das Hippocampus-abhängige deklarative Gedächtnis vor allem vom SWS, wohingegen REM-Schlaf das nicht-deklarative Gedächtnis fördern soll (Rasch und Born, 2013). Während des REM-Schlafs findet demnach hauptsächlich die Festigung von perzeptuellen Gedächtnisinhalten, mit denen sich die vorliegende Arbeit auseinandersetzt, statt (Karni et al., 1994). Auch gibt es Hinweise darauf, dass REM-Schlaf mit zunehmender Komplexität einer zu erlernenden perzeptuellen Aufgabe an Bedeutung gewinnt (Gais et al., 2000). Womöglich trägt REM-Schlaf jedoch erst effektiv zur Konsolidierung der perzeptuellen Gedächtnisinhalte bei, wenn vorher ausreichend früher Schlaf, welcher von SWS geprägt ist, stattgefunden hat (Gais et al., 2000). Dies weist auf einen zweistufigen Prozess der Gedächtniskonsolidierung im Schlaf hin, bei dem sowohl Non-REM- als auch REM-Schlaf eine entscheidende Rolle spielen (Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000).

Während des Schlafs kommt es hierbei zu nahezu zeitgleichen Reaktivierungen zusammenhängender Gedächtnisspuren im primären visuellen Kortex und dem Hippocampus (Ji und Wilson, 2007). Dies soll zur Konsolidierung der visuellen Gedächtnisinhalte führen und zeigt, dass im Sinne der Active Systems Consolidation auch frühe visuelle Hirnareale an der langanhaltenden Gedächtnisspeicherung beteiligt sind (Ji und Wilson, 2007, Aton et al., 2014).

Nach wie vor ist jedoch noch nicht vollständig geklärt, inwieweit Schlaf einen Einfluss auf die perzeptuelle Gedächtnisbildung hat. Zwar besteht die allgemeine Auffassung, dass es im Schlaf durch Reaktivierung zu langfristiger Gedächtnisbildung kommen kann, ein direkter Effekt von Schlaf auf perzeptuelles Lernen konnte bisher jedoch nur für den TDT nachgewiesen werden (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000, Stickgold et al., 2000, Mednick et al., 2003, McDevitt et al., 2015). Dieser scheint jedoch nicht ausschließlich rein perzeptuell zu sein, sondern beinhaltet vermutlich auch zeitliches Lernen, welches möglicherweise mit anderen Konsolidierungsprozessen einhergeht (Wang et al., 2013).

## 1.5 Fragestellung und Hypothesen

Zu den Lernmechanismen des expliziten und daher besser erfassbareren deklarativen Gedächtnisses existieren zahlreiche Studien (Gais und Born, 2004, Diekelmann und Born, 2010). Zunehmend wird auch das schwerer fassbare implizite Gedächtnis, insbesondere die Gedächtniskonsolidierung für perzeptuelle Informationen, analysiert (Karni und Sagi, 1991, Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Schwartz et al., 2002, Alger et al., 2015, Lutz et al., 2017). Da der Hauptteil unserer Wahrnehmung durch das Sehen erfolgt (Kandel et al., 2012) und der visuelle Kortex mitsamt seiner zahlreichen intrakortikalen Verbindungen einen substanziellen Teil unseres Gehirns ausmacht, scheint die Betrachtung der Mechanismen des perzeptuellen Lernens anhand des visuellen Systems besonders geeignet zu sein. Daher liegt das Hauptaugenmerk dieser Studie auf der Erforschung der Gedächtniskonsolidierung anhand einer Tiefenwahrnehmungsaufgabe und deren Abhängigkeit vom Schlaf. Auch stellt sich hierbei die Frage, ob Schlaf eher auf frühe perzeptuelle oder höhere temporale Lernprozesse Einfluss nimmt oder ob andere zusätzliche Aspekte des Lernens durch den Schlaf moduliert werden. Anders als bei zahlreichen vorherigen Studien, welche sich dem TDT zur Exploration des Einflusses von Schlaf auf visuelles Lernen bedienten (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000, McDevitt et al., 2015), handelt es sich in der vorliegenden Arbeit um eine binokulare Disparitäts-Diskriminationsaufgabe. Diese rein perzeptuelle Aufgabenstellung ermöglicht es, anderweitige Lerneffekte weitgehend auszuschließen. Gleichzeitig kann durch dieses Experiment eine Aufgabenstellung kreiert werden, die eine Betrachtung von Lernprozessen auf sehr frühen Verarbeitungsebenen ermöglicht (Nienborg und Cumming, 2007).

Sollte sich in dieser Arbeit ein Schlafeffekt bei dieser Art des Lernens ergeben, bietet sich die Chance, die physiologischen Mechanismen visueller Konsolidierungsprozesse am Tiermodell genauer zu erforschen. Ferner stellt sich die Frage, ob visuelles Lernen bei dieser relativ komplexen visuellen Aufgabe spezifisch für die gelernte Lokalisation ist oder ob Generalisierungseffekte auftreten. Hierzu wurde der Transfer von im unteren Sichtfeld trainierter Diskriminationsfähigkeit auf das obere Sichtfeld untersucht.

In Übereinstimmung mit vorherigen Studien, in denen eine verbesserte Gedächtnisleistung nach dem Schlaf beobachtet werden konnte (Rasch und Born, 2013), kann vermutet werden, dass neben einer grundsätzlichen trainingsbasierten Verbesserung der Aufgabenausführung ebenfalls verbesserte Leistungen der visuellen Tiefenwahrnehmung nach dem Schlaf resultieren. Bewahrheitet sich diese Hypothese, kann angenommen werden, dass es durch Schlaf zu einem Generalisierungseffekt mit Lokalisationstransfer für visuelles perzeptuelles Lernen kommt (Deliens et al., 2014). Sollte sich im Rahmen dieser Arbeit eine signifikant höhere Generalisierungsfähigkeit nachweisen lassen, könnte dies als Hinweis auf eine Beteiligung höherer kortikaler Ebenen, die im Schlaf einen Top-Down-Einfluss auf frühere Areale ausüben, gewertet werden.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Probandenkollektiv

An der Studie nahmen insgesamt 23 Probanden teil, wovon sechs aus verschiedenen Gründen ausgeschlossen werden mussten. Vier Probanden hatten Probleme bei der Wahrnehmung der räumlichen Tiefe während des Experiments, eine Person hatte unzureichend geschlafen und ein weiterer Proband konnte die für den Versuch erforderliche Augenfixation nicht halten. Die restlichen Teilnehmer (10 Frauen, 7 Männer) waren zwischen 19 und 28 Jahre alt, wobei das Durchschnittsalter  $23,06 \pm 2,59$  Jahre (Mittelwert  $\pm$  SEM) betrug. Voraussetzung zur Teilnahme war eine (korrigierte) Sehschärfe von mindestens 1 (*Visual Acuity*, entspricht einem Snellen-Index von 20/20), welche direkt vor dem Versuch gemessen wurde. Das Tragen einer Brille war wegen der Notwendigkeit der Verwendung einer 3D-Brille während des Experiments untersagt, wohingegen die Korrektur der Sehstärke mithilfe von Kontaktlinsen geduldet wurde. Alle Teilnehmer gaben an, zum Zeitpunkt der Studie weder an akuten noch an chronischen Erkrankungen zu leiden. Bei keinem der Probanden bestand eine dauerhafte Medikamenteneinnahme, wobei orale Kontrazeptiva bei den Teilnehmerinnen hierbei nicht berücksichtigt wurden. Sechs Wochen vor Beginn bis zum vollständigen Abschluss der Studienteilnahme wurde ein normaler Schlaf-Wach-Rhythmus von etwa 7-9 Stunden Schlaf pro Nacht vorausgesetzt, wobei Schlafstörungen, Schichtarbeit und Auslandsaufenthalte mit Zeitverschiebung von mehr als 4 Stunden in diesem Zeitraum ausdrücklich verneint werden mussten. Frühere Schlafstudien mussten mindestens zwei Monate zurückzuliegen.

Vor Beginn der Versuche wurden alle Probanden ausführlich aufgeklärt und willigten schriftlich ein, an der Studie teilzunehmen. Als Aufwandsentschädigung erhielten die Probanden je nach Dauer etwa 60 Euro. Die Durchführung der Studie wurde von der Ethikkommission der Eberhard Karls Universität Tübingen genehmigt (Projekt-Nummer: 631/2016BO2).

## 2.2 Studienablauf

Die vorliegende Studie, bei der die Probanden eine visuelle Lernaufgabe erlernen sollten, beinhaltete je zwei Lerntermine (einer morgens und einer abends) sowie zwei Abfragetermine, welche 12 Stunden nach dem jeweiligen Lerntermin stattfanden. Der Abstand zwischen den Terminpaaren betrug etwa drei Wochen ( $\pm 3$  Tage). An den Lernterminen kamen die Teilnehmer einmal gegen 08.00 und einmal gegen 20.00 Uhr ins Schlaflabor. Die Hälfte der Probanden startete das Experiment morgens, die andere Hälfte am Abend. Dabei erfolgte die Einteilung der Reihenfolge dieser Wach- und Schlafbedingung zufällig. Zunächst wurden die Probanden ausführlich über die Bedingungen und den Ablauf der Studie aufgeklärt und gebeten, einige Fragebögen (siehe Anhang) sowie eine Einverständniserklärung auszufüllen. Daraufhin erfolgte ein kurzer computergestützter Sehtest, für den Landoltringe mithilfe des Programmes FrACT (Freiburg Visual Acuity and Contrast Test 3.8.2) präsentiert wurden, sowie die Bestimmung der okularen Dominanz. Anschließend starteten die Probanden mit dem eigentlichen Experiment. Im Falle eines Abend-Termins gingen die Probanden anschließend zum Schlafen nach Hause. Bei dem Morgen-Termin sollten die Teilnehmer während der 12-stündigen Retentionsperiode ganz normal ihrem Alltag nachgehen, ohne jedoch zwischenzeitlich zu schlafen. In beiden Fällen wurde den Teilnehmern für diese Zeit ein Aktivitätsarmband (Actiwatch von Philips Respironics) angelegt, welches ihre Aktivität sowie das Umgebungslicht aufzeichnete. Mittagschlaf, Alkohol, exzessiver Sport oder übermäßiger Stress sowie koffeinhaltige Speisen und Getränke nach 12 Uhr waren an den Versuchstagen untersagt. Der Schlafbedingung schloss sich eine nächtliche Pause mit einer Schlafdauer von durchschnittlich  $7,41 \pm 0,80$  h (Mittelwert  $\pm$  SEM) an. Die Berücksichtigung dieser Anweisungen und die Schlafdauer wurde durch die Verwendung der Actiwatch sichergestellt und gemessen. Schlaf während der Pause über den Tag sowie eine Schlafdauer von unter 6 Stunden in der nächtlichen Pause führten zum Studienausschluss des Probanden. Die Teilnehmer wurden gebeten, beim Einschlafen und Aufwachen sowie beim Ausziehen der nicht wasserdichten Actiwatch (z. B. beim Duschen) einen Knopf an der Uhr zu drücken, sodass ein Impuls gesetzt wurde, der später

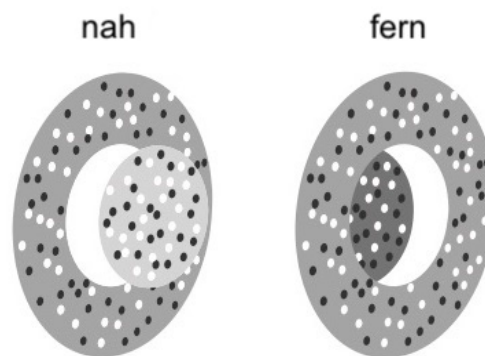
bei der Auswertung der Actiwatch-Daten erkennbar war. Zudem wurde den Probanden ein Protokoll ausgehändigt, in welches besondere Vorkommnisse (wie das Ab- und Wiederanlegen der Actiwatch) sowie (im Falle der Schlafbedingung) die Zeiten des Zubettgehens und des Aufstehens eintragen wurden. Nach der Retentionsperiode fand die Abfrage der erlernten Aufgabe im Institut statt. Bei diesem zweiten Treffen wurde nach der Ankunft des Probanden zunächst die Actiwatch ausgelesen. Die ermittelten Daten wurden gemeinsam mit dem Probanden überprüft und besprochen, sodass sichergestellt werden konnte, dass die zuvor genannten Kriterien für das Verhalten an den Versuchstagen eingehalten worden waren. Die Müdigkeit bei Aufgabenbeginn wurde bei jedem Treffen mithilfe der Stanford Sleepiness Scale (SSS) ermittelt. Nach dem Ausfüllen der SSS erfolgte die Fortsetzung des Experiments im Labor. Bei der Schlafbedingung nach der Retentionsphase zeigte sich eine Tendenz für eine Zunahme und bei der Wachbedingung eine Tendenz für eine Abnahme der Müdigkeit (Interaktion vorher/nachher  $\times$  Wachbedingung/Schlafbedingung,  $F_{(1,16)} = 3,710$ ,  $p = 0,072$ ,  $\eta^2 = 0,084$ ).

### 2.3 Visuelle Lernaufgabe

Die Lernaufgabe wurde mit MATLAB 2014a (MathWorks, Natick, USA) und Psychophysics Toolbox 3 erstellt und entsprach grundsätzlich der Aufgabe aus früheren Studien an nicht-menschlichen Primaten: Den Teilnehmern wurde wiederholt ein Ring mit einem Sehwinkel von  $1^\circ$  Breite gezeigt, in dessen Zentrum sich eine Scheibe mit einem Durchmesser von  $3^\circ$  befand (siehe Abbildung 3). Diese zentrale Scheibe schwebte entweder vor oder hinter der Ebene des Rings. Anschließend erschienen zwei gleichartige bewegte Grafiken. Eine davon hatte dieselbe Bedingung wie der zuvor gezeigte Stimulus. Die andere wies die gegensätzliche Bedingung der ursprünglichen Grafik auf. Die Bedingungen wurden als *nah* (Scheibe vor der Ringebene) bzw. *fern* (Scheibe hinter der Ringebene) definiert. Die Aufgabe der Teilnehmer bestand nun darin, zu unterscheiden, ob die zentrale Scheibe *vor* (nah) oder *hinter* (fern) der Ringebene lag. Dies geschah mithilfe eines Controllers, auf dem die Pfeiltasten



*oben* oder *unten* – je nachdem, wo sich der auszuwählende Ring auf dem Bildschirm befand – gedrückt werden sollten. Zur Vereinheitlichung wurde festgelegt, dass die Probanden stets mit dem Daumen ihrer dominanten Hand die Pfeiltaste *oben* und mit dem Daumen ihrer nicht-dominanten Hand die Taste *unten* drücken sollten. Jeder Durchgang wurde mittels Knopfdruck auf die zentrale Taste durch den Probanden gestartet.



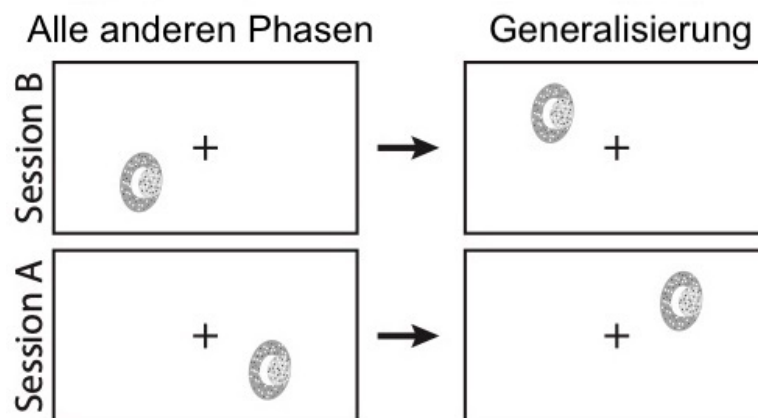
**Abbildung 3: Darstellung des Stimulus.** Die Abbildung zeigt die Anordnung der Scheibe innerhalb des Kreises in der Nah- (links) und Fernbedingung (rechts).

Die Stimuli wurden durch zwei Projektoren (F21 DLP, 60 Hz, Auflösung 1920 x 1080-Pixel; 70,5 cm Bildbreite) sowie passiven linearen Polarisationsfiltern mit einer relativen Neigung von 90° auf einer Rückprojektionsleinwand angezeigt. Der Betrachtungsabstand der Probanden betrug etwa 80 cm. Sowohl der Ring als auch die zentrale Scheibe, aus denen sowohl der Stimulus als auch die beiden zur Auswahl stehenden Antwortmöglichkeiten zusammengesetzt waren, bestanden aus zirkulären Random-Dot-Stereogrammen mit gleicher Anzahl von weißen und schwarzen Punkten. Jedes Auge erhielt das Licht nahezu ausschließlich von einem der beiden Projektoren. So konnte jedem Auge ein geringfügig differentes Bild mit daraus resultierendem unterschiedlichen räumlichen Tiefeneindruck gezeigt werden. Um dies zu erreichen, trugen die Teilnehmer passive lineare Polarisationsfiltergläser. Die Videobilder des Stimulus wurden mit einer Frequenz von 60 Hz über eine Dauer von 1,5 s gezeigt. Bei jeder Sequenz hatten alle Punkte der zentralen Scheibe die gleiche

binokulare Disparität. Diese veränderte sich lediglich bei der Scheibe, wohingegen der Ring um diese Scheibe immer mit einer Disparität von  $0^\circ$  gezeigt wurde. Die Schwierigkeit der Aufgabe wurde moduliert, indem der Anteil der Videobilder, welche die Zieldisparität abbildeten, variiert wurde. Dies wurde als Signalstärke in Prozent definiert. So enthielten beispielsweise bei einer Signalstärke von 50 % bei der *Nahbedingung* die Hälfte der Videoeinzelbilder ausschließlich diese Zieldisparität. Die restlichen Bilder zeigten Rauschdisparitäten, welche zufällig aus einer Gleichverteilung gezogen wurden (die möglichen Rauschdisparitäten bestanden aus 11 Werten in  $0,05^\circ$  Schritten von  $-0,25^\circ$  bis  $+0,25^\circ$ ). Die verwendete Zieldisparität ( $-0,1^\circ$  für *nah* oder  $+0,1^\circ$  für *fern*), die die wahrgenommene Distanz zwischen Ring und Scheibe bestimmte, war in Abwesenheit des Rauschens recht einfach zu erkennen. Bei Durchgängen mit 0 % Signal bestanden die Disparitätenwerte nur aus dem Rauschen. Das akustische Feedback, das dem Probanden mitteilte, ob dieser richtig oder falsch lag, erfolgte in diesen Fällen zufällig.

Der Stimulus war in einer der Bedingungen (Schlaf/Wach) vom Mittelpunkt des Bildschirms um  $3^\circ$  horizontal nach rechts und in der anderen Bedingung nach links versetzt. Die Einteilung der Anzeige des Stimulus in der Wach- bzw. Schlafbedingung erfolgte randomisiert und balanciert. Der Seitenwechsel nach den drei Wochen sollte sicherstellen, dass möglichst wenige Erinnerungen an die bisherige Aufgabenlösung verblieben waren. Vertikal war der Stimulus ebenfalls um  $3^\circ$  versetzt. In der Phase der Generalisierung befand sich der Stimulus im oberen, in allen anderen Phasen des Experiments im unteren Quadranten der entsprechenden Seite (siehe Abbildung 4). Während der Darstellung des Stimulus erschien ein Fixationspunkt in der Mitte des Bildschirms. Dieser verschwand zusammen mit dem Stimulus, sobald die beiden zur Auswahl stehenden Scheiben erschienen. Bis dahin waren die Probanden angehalten, ihren Blick auf den Fixationspunkt zu fokussieren. Die Anzeige der zur Auswahl stehenden Grafiken erfolgte für maximal 2 s über und unter der zuvor fixierten Lokalisation. Falls sich der Proband in dieser Zeit nicht per Knopfdruck für eine Antwortmöglichkeit entschied, verschwanden die beiden Scheiben wieder und die Aufgabe wurde beendet. Bei den beiden Auswahlmöglichkeiten handelte es

sich um kleinere Versionen der Stimuli. Dabei hatte die zentrale Scheibe einen Durchmesser von  $2,2^\circ$  und die Ringweite betrug  $0,8^\circ$ . Eine der beiden Auswahlmöglichkeiten zeigte die Scheibe vor, die andere zeigte sie hinter der Ringebene. Dabei betrug die Signalstärke jeweils 100 %. Nach der Anzeige des Stimulus sollten die Teilnehmer wählen, welche Bedingung der des zuvor gezeigten Stimulus entsprach, indem sie den oberen bzw. unteren Knopf drückten. Dabei erfolgte die Darstellung der richtigen Lösung sowie der Bedingung nah/fern auf der oberen bzw. unteren Bildschirmseite stets zufällig. Die Fixierung wurde mithilfe eines Eyetrackers (Eyelink 1000, SR Research) registriert. Vor jeder Phase des Experiments erfolgte eine Kalibrierung der Augenbewegungen. Da bereits leichte Positionsänderungen des Probanden zum Abbruch eines Durchgangs durch den Eyetracker führen konnten, wurde eine Kinnstütze eingesetzt, auf der der Kopf des Probanden während des Experiments ruhen sollte. Zudem wurde ein Bewegungsfreiraum in Form eines Quadrates festgelegt, in dem ein kleiner Raum für Lageveränderungen des Probanden zugelassen war.



**Abbildung 4: Anordnung des Stimulus.** Während den Phasen Warm-Up, Baseline, Training, Refresher und bei der Abfrage wurde der Stimulus in der unteren Hälfte des visuellen Feldes gezeigt. Während der Phase Generalisierung wurde der Stimulus dann schließlich in der oberen Hälfte des visuellen Feldes dargestellt. In jeweils einer der beiden Sessions wurde der Reiz links, in der anderen Session rechts, dargeboten.

## 2.4 Phasen des Experiments

Jedes Terminpaar bestand aus sechs Phasen, drei vor und drei nach der 12-stündigen Retentionsperiode. Beim ersten Termin eines Terminpaares (insgesamt 1120 Durchgänge) wurden die Probanden zunächst mit der Aufgabe vertraut gemacht (*Warmup*, 120 Durchgänge). Hierzu wurden Stimuli mit einer hohen Signalstärke von 85 oder 95 %, d. h. relativ einfach zu erkennende Stimuli, dargeboten. Anschließend wurde die Fähigkeit des Probanden ermittelt, die Stimuli bei unterschiedlichen Signalstärken (80, 60, 40, 20 und 0 %) zu erkennen (*Baseline*, 200 Durchgänge mit kurzer Pause nach 120 Durchgängen). Nun wurden die Probanden ausgiebig und mit niedrigen Signalstärken trainiert (*Training*, 800 Durchgänge, Pausen nach 200, 400 und 600 Durchgängen). Die Durchgänge waren schwerer, je besser die Leistung der Probanden in der Baseline-Messung ausfiel. Generell ist davon auszugehen, dass selbst bei perfekter visueller Erkennung des Stimulus Fehlantworten durch den Probanden auftreten. Dies könnte z. B. durch schnelles Vergessen der Antwort oder versehentliches Drücken der falschen Taste geschehen. Zur Ermittlung der Rate dieser Ausrutscher (*Lapse Rate*) wurde eine sehr einfache Signalstärke hinzugefügt. Bei diesen sehr einfachen Durchgängen konnte davon ausgegangen werden, dass falsche Antworten der Probanden nicht durch mangelnde Wahrnehmung zurückzuführen, sondern tatsächliche *Ausrutscher* waren (Wichmann und Hill, 2001). Die resultierenden Signalstärken in der Trainingsphase waren z. B. 90, 40, 20, 10 und 5 %. Für die Probanden wurden nach 200, 400 und 600 Durchgängen insgesamt drei Pausen eingeplant. In allen Phasen vor der 12-stündigen Retentionsperiode erhielten die Probanden eine akustische Rückmeldung über die Richtigkeit ihrer Antwort.

Nach der 12-stündigen Pause wurden die Teilnehmer mit 16 einfachen Durchgängen wieder an die Aufgabe herangeführt (*Refresher*, 16 Durchgänge). Die Signalstärke betrug wie bei der Aufwärmphase 85 oder 95 %. Anschließend wurde die Leistung der Probanden in der Abfragephase (*Retrieval*) mit 280 Durchgängen getestet. Die Signalstärken waren hierbei wie beim Lernen festgelegt. Eine Pause erfolgte nach 160 durchlaufenen Aufgaben. Die letzte Phase des Experiments testete die Generalisierung der zuvor erlernten Aufgabe

und bestand aus 280 Durchgängen mit Signalstärken, die ebenfalls denen des Lernens entsprachen. Um die Generalisierungsfähigkeit der Probanden nach der Pause zu prüfen, wurde der Stimulus nun zwar auf derselben Seite wie beim Lernen, jedoch im oberen visuellen Feld anstatt wie bisher im unteren Quadranten, präsentiert. Auch hierbei erfolgte eine Pause nach 160 Durchläufen. Im Gegensatz zum Lerntermin bekamen die Probanden beim Abfragetermin kein Feedback mehr. Dies sollte weiteres visuelles Lernen, welches beim Abfragetermin unerwünscht war, auf ein Minimum reduzieren.

Da die Probanden jeden Durchgang manuell starteten, konnten sie jederzeit kurze Pausen einlegen (zum Beispiel um ausgiebig zu blinzeln oder sich zu entspannen). Weitere explizite Pausen (siehe oben) stellten sicher, dass alle Probanden die Möglichkeit erhielten, ihre Konzentration durch das Experiment hindurch aufrechtzuerhalten. Da das Blinzeln während der Darstellung des Stimulus zudem vermieden werden sollte, da sonst ein Fixationsfehler detektiert wurde, wurde den Probanden dazu geraten, in den Pausen ihre Augen zu schließen. Auch das Halten des Kopfes auf der Kinnstütze konnte auf Dauer anstrengend für die Probanden werden.

Zur Eingewöhnung an das Experiment und der Fixierung auf die Bildmitte, war es den Probanden während der ersten 40 Durchgänge in der Aufwärmphase erlaubt, den Stimulus direkt zu fixieren. Anschließend wurden die Probanden streng darauf hingewiesen, dass eine sorgfältige Fixierung bei jedem Durchgang erforderlich sei. Die Mehrheit der Probanden erreichte jedoch eine Fehlfixation deutlich unter dieser Grenze. Während der Aufwärmphase (nach den 40 anfänglichen Einführungsdurchgängen), der Baseline und dem Refresher wurden die Durchgänge abgebrochen, wenn der Proband die Fixierung des Punktes in der Mitte nicht halten konnte. In den restlichen Phasen wurde das Nicht-Fixieren identifiziert und die Aufgabe wie gewöhnlich vollständig ausgeführt. Die Daten dieser Durchgänge wurden jedoch nicht analysiert. Insgesamt war die Rate der korrekten Fixierung in diesen Phasen ziemlich hoch (Mittelwert  $\pm$  SEM:  $91,42 \pm 6,18$  %).

## 2.5 Datenerhebung und Fragebögen

Zu Beginn der Studie füllten die Probanden eine Einverständniserklärung sowie einen pseudonymisierten Fragebogen zu ihrer Person aus. Zur Erfassung der subjektiven Schläfrigkeit der Probanden wurde vor jedem der vier Termine ein Fragebogen in Form des *Stanford Sleepiness Score* (7-Punkte Skala von 1, „Ich fühle mich aktiv, vital, aufmerksam und hellwach“, zu 7, „Ich kann nicht länger gegen den Schlaf ankämpfen, werde bald einschlafen; habe traumähnliche Gedanken“) ausgefüllt. Für jeden Probanden wurde ein Experimentenprotokoll angefertigt, indem Schlafzeit, okuläre Dominanz, Händigkeit sowie weitere Probandendaten vermerkt wurden. Die Teilnehmer erhielten sowohl bei der Schlaf- als auch bei der Wachbedingung ein Protokoll für die Actiwatch, auf dem auch Anweisungen zu deren Nutzung vermerkt waren. Beim vierten und letzten Treffen wurden die Probanden am Ende der Sitzung gebeten, einen Abschlussfragebogen auszufüllen. In diesem sollten sie unter anderem bewerten, wie sie die Schwierigkeit der Aufgaben empfunden hatten und ob sie Auffälligkeiten beobachten konnten. Die ersten beiden Fragen des Abschlussfragebogens waren anhand einer numerischen Skala von 1 bis 10 zu beantworten. Frage 1 beschäftigte sich mit der Schwierigkeit der Probanden, nicht direkt auf das abgebildete Muster zu schauen und konnte von 1 = überhaupt nicht schwierig bis 10 = extrem schwierig beantwortet werden. Ferner sollten die Probanden bei der zweiten Frage von 1 = überhaupt nicht anstrengend bis 10 = extrem anstrengend beantworten, wie anstrengend das Experiment im Allgemeinen empfunden wurde.

## 2.6 Statistische Auswertung

Die Phasen Warmup und Refresher dienten lediglich dazu, den Probanden an das Experiment heranzuführen. Sie wurden bei der Datenauswertung daher nicht berücksichtigt. Miteinbezogen wurden die restlichen vier Phasen Baseline, Lernen, Retrieval sowie die Generalisierung. Gleichzeitig wurden nur Antworten der Probanden analysiert, bei denen korrekt fixiert wurde. Bei Fixationsfehlern durften die jeweiligen Daten nicht verwertet werden.

Für die statistische Analyse wurde das Programm JASP 0.10.0 (<https://jasp-stats.org>) verwendet. Zur Auswertung der Probandenleistung während der einzelnen vier Phasen wurde eine Varianzanalyse mit Messwiederholungen (repeated measurements ANOVA) mit den Faktoren Wach/Schlaf durchgeführt. Die Auswirkung der Reihenfolge der Terminpaare auf die Probandenleistung anstatt der Auswirkung der Bedingung wurde mithilfe einer weiteren ANOVA analysiert. Sie beinhaltete ebenfalls die Phase (Baseline/Lernen/Retrieval/Generalisierung) sowie das Terminpaar (erstes/zweites). Des Weiteren wurde zur Analyse der Probandenleistung die Lernphase in drei Blöcke aus je 260 Durchgängen geteilt. Die ersten 20 Aufgaben dieser Trainingsblöcke blieben hierbei unberücksichtigt. Um eine bessere Vergleichbarkeit der einzelnen Phasen zu schaffen, erfolgte selbiges beim Retrieval und der Generalisierung. Post-hoc Tests wurden mithilfe der Holm-Methode korrigiert. Zur Analyse eines möglichen Schlafeffekts wurde ergänzend eine Bayesian repeated-measures ANOVA durchgeführt. Hierbei wurden JASP default priors verwendet ( $r$  scale = 0,5 fixed effects und 1,0 für random effects).

Zur Auswertung der Stanford Sleepiness Scale wurde eine Varianzanalyse mit Messwiederholungen (repeated measurements ANOVA) und zwei Faktoren (Session/Bedingung) durchgeführt. Für die Fragen 1 und 2 des Abschlussfragebogens sowie für die Schlafdauer wurde ein t-Test für unabhängige Stichproben zwischen den beiden Gruppen Wach zuerst/Schlaf zuerst angewendet.

Bei fehlender Sphärizität erfolgte eine Korrektur mittels Greenhouse-Geisser-Methode. Bei  $p \leq 0,05$  wurde eine statistische Signifikanz angenommen. Die Effektstärken signifikanter Tests sind als  $\eta^2$  (ANOVA) und Cohens  $d$  (Post-hoc-Tests) angegeben. Zeigte Levene's Test eine Verletzung der Varianzgleichheit, so wurden Mann-Whitney-U-Tests durchgeführt.

Nur Daten, bei denen unser Modell  $> 80\%$  der Varianz erklärte, wurden hierbei zur Erstellung der psychometrischen Funktion einbezogen. Dies entsprach insgesamt 134 von 136 Datensätzen, für die die mittlere Varianz  $96,16\%$  betrug. Auch die bereits beschriebenen *Ausrutscher* wurden berücksichtigt. Diese lagen

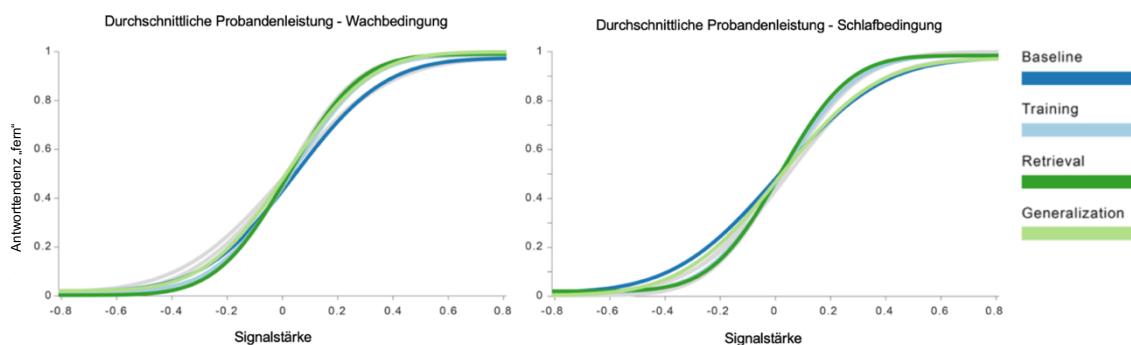
im Mittel über die Probanden und Phasen hinweg bei  $1,84 \pm 2,23$  %. Alle Parameter wurden einer Ausreißerererkennung unterworfen. Daraufhin folgte die Anwendung der *interquartile range outlier rejection*-Regel mit einem Multiplikator von 2,2.



### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Intensives Training verbessert die lokale Leistungsfähigkeit

Die Leistung der Probanden verbesserte sich über das Training hinweg, allerdings begrenzt auf die spezifische Region im visuellen Feld. Abbildung 5 veranschaulicht die psychometrischen Funktionen, welche die Probandenleistung innerhalb der einzelnen Phasen repräsentiert.



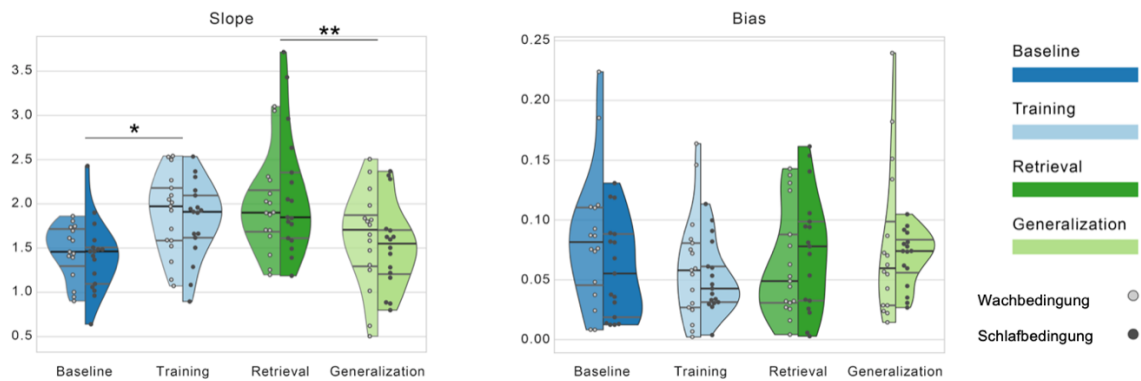
**Abbildung 5: Psychometrische Funktionen der Probandenleistung.** Die Abbildung zeigt die Probandenleistung in der Wach- (links) und in der Schlafbedingung (rechts). In grau ist die jeweils andere Bedingung (bei der Wachbedingung die Schlafbedingung und umgekehrt) markiert. Hier zeigen sich jedoch keine signifikanten Unterschiede in Bezug auf die Bedingung. Auffällig ist, dass die Kurven beim Training und Retrieval sowohl bei der Wach- als auch bei der Schlafbedingung deutlich steiler sind als die Kurven von Baseline und Generalisierung.

Bei der Auswertung der Studienergebnisse wiesen die Haupteffekte Phase für die Parameter Slope (Steigung;  $F_{(3,39)} = 11,921$ ,  $p < 0,001$ ,  $\eta^2 = 0,203$ ; siehe Abbildung 6, links) und Threshold (Schwelle;  $F_{(3,42)} = 10,676$ ,  $p < 0,001$ ,  $\eta^2 = 0,171$ ) zunächst auf Unterschiede in der Leistung zwischen den verschiedenen experimentellen Phasen hin. Post-hoc-Tests ergaben eine Verbesserung der Leistung von der Baseline-Messung zum Training (Slope:  $t = 4,236$ ,  $p = 0,004$ ,  $d = 1,132$  und Threshold,  $t = -4,227$ ,  $p = 0,004$ ,  $d = -1,091$ , Holm-korrigiert. Über die Retentionsperiode hinweg, also vom Training zum

Retrieval, verbesserte sich die Leistung hingegen nicht signifikant weiter (Slope:  $t = 1,981$ ,  $p = 0,138$ ; Threshold:  $t = -1,843$ ,  $p = 0,173$ ). In der letzten Phase der Generalisierung, bei der der Stimulus an anderer, bisher untrainierter Stelle im Blickfeld erschien, ließ die Leistung der Teilnehmer erheblich nach, was durch eine signifikante Verschlechterung vom Retrieval zur Generalisierung gezeigt werden konnte ( $t = -4,898$ ,  $p = 0,001$ ,  $d = -1,309$  und  $t = 3,639$ ,  $p = 0,011$ ,  $d = 0,940$ ).

Da die Schwierigkeit der Aufgabe nach der individuellen Leistung der Baseline-Messung berechnet wurde, erfolgte die Auswertung des Parameters *Prozent richtig* (Anteil der richtigen Antworten im Verhältnis zu allen Antworten) lediglich für die Phasen Training, Retrieval und Generalisierung. Auch hier ließ sich ein Haupteffekt für die Phase erkennen ( $F_{(2,32)} = 25,860$ ,  $p < 0,001$ ,  $\eta^2 = 0,154$ ). Post-hoc-Tests zeigten wie bei den Parametern Slope und Threshold keine signifikante Veränderung nach der Retentionsperiode ( $t = 1,357$ ,  $p = 0,194$ ). Zudem gab es ebenfalls eine Leistungsminderung während der Generalisierung ( $t = -5,304$ ,  $p < 0,001$ ,  $d = -1,286$ ).

Zusätzlich erfolgte eine Bestimmung der Haupteffekte für den Parameter Bias, welcher die Tendenz der Probanden, im Zweifel entweder die Nah- oder Fernbedingung zu wählen, widerspiegelt. Hierbei ergab sich jedoch kein signifikanter Effekt der Phase ( $F_{(2,020; 26,255)} = 1,195$ ,  $p = 0,319$ ; siehe Abbildung 6, rechts). Der Bias ist somit als phasenunabhängig zu betrachten.



**Abbildung 6: Die Probanden verbesserten ihre Leistung an der trainierten Position im visuellen Feld.** Die Geigenplots für Slope und Bias zeigen die Extremwerte, oberes und unteres Quartil sowie den Median. Auf der linken Seite jedes Plots sind die Werte der Wachbedingung, auf der rechten Seite jeweils die Werte der Schlafbedingung abgebildet. Für den Parameter Slope ergaben sich signifikante Unterschiede in Bezug auf die Phase: Die Probandenleistung stieg von Baseline zum Training, zeigte keinen signifikanten Unterschied vom Training zum Retrieval und verschlechterte sich von Retrieval zur Generalisierung. Für den Bias ergab sich kein signifikanter Effekt der Phase. Für keinen der bestimmten Parameter zeigten sich signifikante Ergebnisse in Bezug auf die Bedingung Wach/Schlaf. \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ .

Die folgenden Tabellen 2-4 veranschaulichen zusätzlich die aus der Studie gewonnenen Ergebnisse der Parameter Threshold, Bias und Slope, welche in Abbildung 6 zur Darstellung kommen, mit den jeweiligen Mittelwerten  $\pm$  SEM.

<b>Threshold</b>	Wach	Schlaf
Baseline	0,257 ± 0,020	0,297 ± 0,026
Training	0,216 ± 0,014	0,212 ± 0,012
Retrieval	0,203 ± 0,014	0,196 ± 0,013
Generalization	0,259 ± 0,030	0,276 ± 0,022

**Tabelle 2: Darstellung der Ergebnisse der jeweiligen Phasen für den Parameter Threshold.** Ergebnisse der Auswertung der einzelnen Werte für Threshold in den jeweiligen Phasen Baseline, Training und Generalization. Angegeben ist der Mittelwert ± SEM.

<b>Bias</b>	Wach	Schlaf
Baseline	0,085 ± 0,015	0,059 ± 0,010
Training	0,061 ± 0,011	0,052 ± 0,007
Retrieval	0,064 ± 0,011	0,074 ± 0,012
Generalization	0,080 ± 0,016	0,069 ± 0,006

**Tabelle 3: Darstellung der Ergebnisse der jeweiligen Phasen für den Parameter Bias.** Ergebnisse der Auswertung der einzelnen Werte für Bias in den jeweiligen Phasen Baseline, Training und Generalization. Angegeben ist der Mittelwert ± SEM.

<b>Slope</b>	Wach	Schlaf
Baseline	1,453 ± 0,081	1,404 ± 0,099
Training	1,885 ± 0,112	1,812 ± 0,108
Retrieval	1,967 ± 0,135	2,115 ± 0,172
Generalization	1,603 ± 0,141	1,525 ± 0,124

**Tabelle 4: Darstellung der Ergebnisse der jeweiligen Phasen für den Parameter Slope.** Ergebnisse der Auswertung der einzelnen Werte für Slope in den jeweiligen Phasen Baseline, Training und Generalization. Angegeben ist der Mittelwert ± SEM.

## 3.2 Kein Einfluss von Schlaf auf die Leistung oder ihre Generalisierung

Aus der Analyse geht hervor, dass entgegen der Ausgangshypothese keiner der ermittelten Parameter durch Schlaf in der Retentionsperiode beeinflusst wurde. Es wurden weder signifikante Haupt- noch Interaktionseffekte in Bezug auf Wach/Schlaf festgestellt (Slope, Haupteffekt Wach/Schlaf  $F_{(1,13)} = 0,100$ ,  $p = 0,757$  und Interaktion Wach/Schlaf  $\times$  Phase,  $F_{(3,39)} = 1,194$ ,  $p = 0,325$ ; Threshold,  $F_{(1,14)} = 0,523$ ,  $p = 0,481$  und  $F_{(3,42)} = 2,106$ ,  $p = 0,114$ ; Bias,  $F_{(1,13)} = 0,211$ ,  $p = 0,653$  und  $F_{(3,39)} = 0,716$ ,  $p = 0,548$ ; Prozent richtig,  $F_{(1,16)} = 0,459$ ,  $p = 0,508$  und  $F_{(2,32)} = 0,322$ ,  $p = 0,727$ ).

Eine ergänzende Bayesian repeated-measures ANOVA ergab ebenfalls keinen Anhalt auf einen Schlafeffekt. Sie zeigte für alle genannten Parameter (Haupt- und Interaktionseffekte) Evidenz gegen einen Effekt von Schlaf/Wach (Slope,  $BF_{01} > 22$ ; Threshold,  $BF_{01} > 10$ ; Bias,  $BF_{01} > 98$ ; Prozent richtig,  $BF_{01} > 22$ ). Die Auswertung der individuellen Effekte unterstützte diese Feststellung. Es zeigten sich starke Hinweise gegen eine Interaktion bei den Parametern Slope ( $BF_{\text{excl}} > 13$ ), Bias ( $BF_{\text{excl}} > 40$ ) und Prozent richtig ( $BF_{\text{excl}} > 13$ ) sowie moderate Hinweise gegen eine Interaktion beim Threshold ( $BF_{\text{excl}} > 6.9$ ).

## 3.3 Kein Hinweis auf konfundierende Effekte der Reihenfolge

Ein potentieller konfundierender Faktor für obige Ergebnisse sind Lerneffekte von der ersten zur zweiten Session. Probanden schnitten beim zweiten Terminpaar insgesamt besser ab als beim ersten. Es zeigten sich Trends für Haupteffekte der Session für Slope ( $F_{(1,14)} = 2,665$ ,  $p = 0,125$ ,  $\eta^2 = 0,024$ ) und Threshold ( $F_{(1,14)} = 3,899$ ,  $p = 0,068$ ,  $\eta^2 = 0,036$ ). Gleichzeitig ergab sich allerdings keine signifikante Session  $\times$  Phase Interaktion ( $F_{(3,42)} = 0,137$ ,  $p = 0,937$  und  $F_{(3,42)} = 1,070$ ,  $p = 0,372$ ). Die Entwicklung der Leistung über den Verlauf des Experiments war demnach nicht signifikant durch Reihenfolgeeffekte beeinflusst. Auch die Reihenfolge der Bedingungen (Schlaf zuerst oder Wach zuerst) könnte einen konfundierenden Einfluss haben. Die Zeitspanne zwischen beiden

Sessions betrug drei Wochen. Um auszuschließen, dass die Reihenfolge der Bedingungen trotz dieser großen zeitlichen Entfernung einen konfundierenden Einfluss auf die Leistung der Probanden hatte, wurde die kategoriale Kovariate *Schlaf zuerst* zur ANOVA mit Messwiederholungen hinzugefügt. Hierbei änderten sich die Ergebnisse jedoch nicht wesentlich (Slope, Haupteffekt Wach/Schlaf  $F_{(1,12)} = 1,128$ ,  $p = 0,309$ , Interaktion Wach/Schlaf  $\times$  Phase,  $F_{(3,36)} = 0,225$ ,  $p = 0,879$ , und between-subject Effekt von Schlaf zuerst,  $F_{(1,12)} = 0,188$ ,  $p = 0,672$ ; Threshold,  $F_{(1,13)} = 0,706$ ,  $p = 0,416$ ,  $F_{(3,39)} = 0,648$ ,  $p = 0,589$ , und  $F_{(1,13)} = 0,828$ ,  $p = 0,379$ ). Zusätzlich wurde die Generalisierung der Probanden mit der Bedingung *Schlaf zuerst* ( $n = 9$ ) und *Wach zuerst* ( $n = 8$ ) separat analysiert. Leistungsänderungen von Retrieval zu Generalisierung in den jeweiligen ersten Sessions unterschieden sich zwischen den Gruppen nicht signifikant (Slope,  $t = 1,428$ ,  $p = 0,175$ ; Threshold,  $t = -0,265$ ,  $p = 0,795$ ). Auch dies spricht gegen die Hypothese, dass Schlaf die Generalisierung der Diskriminationsleistung auf verschiedene visuelle Feldlokalisationen in dieser Aufgabe verbessert.

### **3.4 Keine Hinweise auf Generalisierung über den vertikalen Meridian**

Die Verarbeitung visueller Informationen unterscheidet sich bei Primaten in verschiedenen Aspekten zwischen dem oberen und unteren visuellen Feld, was eine Generalisierung gelernter Fähigkeiten über den horizontalen Meridian hinweg maskieren könnte. Daher haben wir Leistungsänderungen von der ersten zur zweiten Session näher analysiert. Der Vergleich der jeweiligen Baseline-Bedingungen zeigte, dass die Leistung bei Session 2 deskriptiv zwar leicht besser, dieser Unterschied jedoch nicht signifikant war ( $p = 0,298$ , Wilcoxon-Test). Die Baseline-Leistung der zweiten Session erreichte nicht die Leistung des Retrieval in Session 1, wobei auch hier der Unterschied nicht signifikant war ( $p = 0,084$ , Wilcoxon-Test). Zudem untersuchten wir, ob sich die Leistungsänderungen vom Retrieval der ersten Session zur Baseline der zweiten Session zwischen den Gruppen *Schlaf zuerst* und *Wach zuerst* unterschieden,

was auf eine verbesserte Generalisierung über den vertikalen Meridian hindeuten würde. Erneut ergaben die Auswertungen keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Gruppen (Slope, Mann-Whitney U = 32,000,  $p = 1,000$ ; Threshold,  $t = 0,453$ ,  $p = 0,657$ ).

### 3.5 Fragebögen

Bei der Auswertung der Stanford Sleepiness Scale ergab sich keine signifikante Interaktion zwischen Bedingung (Schlaf/Wach) und Session (Lernen/Abfrage) ( $F_{(3,14)} = 0,19$ ,  $p = 0,668$ ). Die subjektive Wachheit der Probanden war somit sowohl von der Session als auch von der Bedingung unabhängig und lag im Durchschnitt zwischen 2 und 3 Punktwerten. Tabelle 5 stellt die Höhe des Schläfrigkeitsgrades der Probanden zu den verschiedenen Zeitpunkten und Sessions dar.

Bedingung	Session	Mittelwert $\pm$ SEM
Schlaf	Lernen	2,471 $\pm$ 0,874
	Abfrage	2,588 $\pm$ 1,004
Wach	Lernen	2,235 $\pm$ 0,562
	Abfrage	2,588 $\pm$ 0,795

**Tabelle 5: Auswertung der Kontrollvariable Schläfrigkeit.** Ergebnisse der Kontrollvariablen Schläfrigkeit sind gezeigt in Punkten auf der Stanford Schläfrigkeits-Skala (SSS, Skala von 1 bis 7). Die Abfrage erfolgte zu Beginn der jeweiligen Session.

Im Abschlussfragebogen wurde das Experiment als eher schwer bewertet. Die Aufgabe, nicht direkt auf den Stimulus zu schauen, wurde generell als schwierig betrachtet (4,412  $\pm$  1,698). Dabei gab es keine signifikanten Unterschiede

zwischen den Bedingungen Wach zuerst/Schlaf zuerst ( $4,750 \pm 1,832$  und  $4,111 \pm 1,616$ ;  $p = 0,457$ ). Auch wurde das Experiment von den Probanden als eher anstrengend bewertet ( $5,882 \pm 1,867$ ). Dabei zeigten sich ebenfalls keine Unterschiede zwischen den Bedingungen Wach zuerst/Schlaf zuerst ( $5,750 \pm 1,832$  und  $6,000 \pm 2,000$ ;  $p = 0,793$ ).

### 3.6 Schlafdauer

Um Verzerrungen der Ergebnisse aufgrund unterschiedlich langer Schlafdauern nach dem Lernen auszuschließen, wurden den Probanden neben ausführlichen Einweisungen und Nachgesprächen Actiwatches angelegt und diese nach der jeweiligen Retentionsperiode ausgewertet. Die Aufzeichnung der Schlafdauer ergab, dass die Probanden im Durchschnitt  $7,41 \pm 0,80$  h (Mittelwert  $\pm$  SEM) schliefen. Dabei zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bedingungen Wach zuerst/Schlaf zuerst ( $7,628 \pm 0,737$  h und  $7,211 \pm 0,836$  h;  $p = 0,296$ ). Tabelle 6 veranschaulicht die ausgewerteten Schlafdaten der Actiwatches.

<b>Bedingung</b>	<b>Mittelwert <math>\pm</math> SEM</b>
Wach zuerst	$7,628 \pm 0,737$ h
Schlafzuerst	$7,211 \pm 0,836$ h
Schlafdauer gesamt	$7,407 \pm 0,796$ h

**Tabelle 6: Auswertung der Schlafdauer.** Die Auswertung erfolgte anhand der Daten der von den Probanden getragenen Actiwatches nach der jeweiligen Schlaf-Bedingung.



## **4 Diskussion**

Die Untersuchungen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführt wurden, behandelten drei Schwerpunkte: Zum einen wurde mittels eines perzeptuellen Trainingsparadigmas untersucht, inwieweit visuelles Training der Tiefendiskrimination zu Verbesserungen der Leistung (Performance) führt. Zum anderen wurde der Einfluss von Schlaf auf diese möglichen Lerneffekte mit Hilfe eines Within-subjects-Designs untersucht. Als dritter Aspekt erfolgte die Prüfung eines möglichen Generalisierungseffekts, also des Transfers des visuellen Lernens über den horizontalen Meridian. Die Auswertung der Ergebnisse zeigte, dass es durch perzeptuelles Lernen sowohl bei der Schlaf- als auch bei der Wachbedingung zu einer Leistungsverbesserung kommt. Die verbesserte Performance beschränkte sich jedoch auf die gelernte Lokalisation und war demnach retinotopisch spezifisch. Auch eine zwischen Lernen und Abfrage liegende Retentionsperiode mit Schlaf zeigte keine signifikanten Änderungen der resultierenden Abfrageleistungen.

### **4.1 Unterschiede zu vorherigen Studien**

#### **4.1.1 Signifikanter Lerneffekt bei fehlendem Einfluss von Schlaf**

Analog zu zahlreichen bis dato durchgeführten Studien (Karni und Sagi, 1991, Karni et al., 1994, Stickgold et al., 2000, Sagi, 2011) konnte nachgewiesen werden, dass Training zu einer verbesserten visuellen Leistung führt. Hierbei wurde konkret gezeigt, dass sich die Leistungssteigerung auch bei einem Aufgabendesign, welches die binokulare Tiefendiskrimination testet, nachweisen lässt. Cumming und Nienborg demonstrierten bereits Jahre zuvor eine Lernstrategie zweier Makaken für diese perzeptuelle binokulare Tiefendiskriminationsaufgabe (Nienborg und Cumming, 2007). Der im visuellen System für den TDT wiederholt nachgewiesene signifikante Schlafeffekt (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000, McDevitt et al., 2015) konnte im Rahmen der bei dieser Studie angewendeten Tiefendiskriminationsaufgabe jedoch nicht repliziert werden. Sowohl die Verbesserung der perzeptuellen visuellen Performance als auch der mögliche Effekt einer Generalisierung waren

unabhängig vom Schlaf, sodass im Vergleich zu einer gleich langen Wachheitsperiode keine signifikanten Differenzen festgestellt werden konnten.

#### **4.1.2 Retinotopische Spezifität statt Generalisierung**

Die Voraussetzungen, die zu einer Generalisierung beim perzeptuellen visuellen Lernen führen, sind bis heute ein viel diskutiertes Thema. Hierbei lag der Fokus vergangener Untersuchungen insbesondere auf einer möglichen Generalisierung perzeptueller Fähigkeiten von der trainierten Position zu nicht-trainierten Positionen im visuellen Feld. Die frühere Annahme, dass es beim perzeptuellen visuellen Lernen nicht zu einer Generalisierung der Lokalisation kommt (Karni und Sagi, 1991, Fahle, 1994, Ahissar und Hochstein, 1997), gilt nach neuerem Verständnis als veraltet (Xiao et al., 2008, Zhang et al., 2010). Schlaf nach perzeptuellem Lernen kann demnach zu einem Generalisierungseffekt mit Lokalisationstransfer auf einen zuvor nicht trainierten Quadranten führen, was als Hinweis auf eine Beteiligung höherer kortikaler Ebenen jenseits von V1 gewertet wird (Deliens et al., 2014). Die genauen neuronalen Mechanismen sind allerdings noch Gegenstand neuerer Forschungen.

Da in der vorliegenden Arbeit entgegen den Erwartungen weder ein Schlafeffekt noch eine Generalisierung der perzeptuell gelernten Information nachgewiesen werden konnte, stellt sich die Frage, wie beide Effekte in vorherigen Studien zum perzeptuellen visuellen Lernen zustande kommen konnten und wieso dies bei der vorliegenden Tiefendiskriminationsaufgabe nicht der Fall war. Mögliche Erklärungsansätze sowie dem zugrunde liegende Prozesse werden im Folgenden diskutiert.

#### **4.1.3 Vergleich des Aufgabendesigns mit bisherigen Studien**

Praktisch alle Studien zur Exploration des Einflusses von Schlaf auf visuelles Lernen bedienten sich des TDTs (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000, McDevitt et al., 2015). Im Unterschied zur hier verwendeten

Disparitäts-Diskriminationsaufgabe, welche bisher nur in einzelnen Wachstudien eingesetzt wurde (Nienborg und Cumming, 2007, Kawaguchi et al., 2018), zeigte sich in der Vergangenheit im TDT durchaus ein positiver Effekt des Schlafs in Bezug auf visuelles Lernen der Orientierungsdiskrimination (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000, McDevitt et al., 2015) oder der sogenannten *Gist-Abstraktion* (Lutz et al., 2017). Es kann angenommen werden, dass die in der vorliegenden Arbeit verwendete Lernaufgabe das Konstrukt des perzeptuellen Lernens besser abbildet als der TDT. Das rein perzeptuelle Aufgabendesign der verwendeten binokularen Disparitäts-Diskriminationsaufgabe ermöglicht es, anderweitige Lerneffekte weitgehend auszuschließen und somit neue Erkenntnisse über perzeptuelles Lernen zu gewinnen. Gleichzeitig konnte durch dieses Experiment eine Aufgabenstellung kreiert werden, die es erlaubt, frühe perzeptuelle Lernprozesse des visuellen Kortex zu betrachten.

Basis der Beobachtung dieser frühen Verarbeitungsstufen ist die Tatsache, dass Neuronen, welche für die Disparität selektiv sind, bereits in V1 beschrieben werden (Barlow et al., 1967, Deangelis, 2000). Anhand der bereits erwähnten Studie von Nienborg und Cumming, welche sich derselben Aufgabe bediente, konnte gezeigt werden, dass Aktivität in V2 mit der Durchführung dieser Disparitäts-Diskriminationsaufgabe korreliert ist (Nienborg und Cumming, 2007). Auch das Lernen beim vielfach verwendeten klassischen TDT umfasst langanhaltende neuronale Veränderungen des primären visuellen Kortex (Schwartz et al., 2002). Eine mögliche Erklärung für die nachgewiesenen Unterschiede könnten Konsolidierungsprozesse sein, die beim TDT auf anderen neuronalen Mechanismen als bei der hier verwendeten Aufgabe beruhen. Beim TDT wird die Ausrichtung von Strichmustern im peripheren Gesichtsfeld geändert und der visuelle Reiz wird nur für wenige Sekunden angezeigt (Bear et al., 2018). Der Lernerfolg wird hierbei durch den Vergleich der Geschwindigkeit gemessen, die zum Erreichen eines bestimmten Schwellenwertes richtiger Antworten benötigt wird (Karni et al., 1994). Somit scheint die Textur-Diskriminationsaufgabe insbesondere zeitliches anstelle von perzeptuellem Lernen auf niedrigen Hierarchieebenen (*low level*) zu involvieren (Wang et al.,

2013). In der vorliegenden Arbeit wurde der Anteil der richtigen Antworten bei unterschiedlichen Signalstärken betrachtet. Der Zeitfaktor blieb dabei primär unberücksichtigt, wobei jedoch ein gewisses Zeitfenster zur Beantwortung der einzelnen Aufgaben vorgegeben war.

Die exakten neuronalen Mechanismen, die beim TDT zur Gedächtniskonsolidierung im Schlaf führen, sind bis heute nicht vollständig verstanden. Um zu klären, welche Prozesse der Enkodierung tatsächlich zur anschließenden nächtlichen Konsolidierung und vermutlich auch zur Generalisierung der aufgenommenen Informationen führen, scheint es notwendig zu sein, alternative Aufgabendesigns, die perzeptuelles Lernen ermöglichen, in Studien anzuwenden. Diese Problematik wurde bereits von Matarazzo und Kollegen aufgegriffen (Matarazzo et al., 2008). Hierbei wurde anstelle des klassischen TDTs eine grobe Orientierungs-Diskriminationsaufgabe zur Erfassung des perzeptuellen Lernens angewendet. Die Wissenschaftler konnten ebenfalls eine verbesserte Leistung der Versuchsteilnehmer durch Lernen der visuellen Aufgabe zeigen. Im Gegensatz zur vorliegenden Studie wurde erwartungsgemäß ein signifikanter Einfluss von nächtlichem Schlaf auf die Gedächtnisleistung nachgewiesen. Interessanterweise konnte der Lerneffekt jedoch auch nicht auf eine andere Lokalisation oder Orientierung transferiert werden.

Im Unterschied zu Matarazzos Studiendesign und zum TDT basiert die vorliegende Aufgabenstellung auf sich dynamisch ändernden Reizen. Es handelt sich bei vorausgegangenen Studien, die den Einfluss von Schlaf auf visuelles Lernen untersuchten, um flüchtige, aber an sich statische Stimuli. In der vorliegenden Arbeit erfolgte eine Änderung der binokularen Disparität mit einer Frequenz von 1/60 Sekunden. Möglicherweise kommt es bei nächtlichen Reaktivierungen nicht zur Repetition derart abrupter Stimulationsbedingungen, sodass kein signifikanter Schlafeffekt zustande kommen kann. Bei Verwendung von statischen Disparitätensignalen in künftigen Folgestudien bestünde eine bessere Vergleichbarkeit zu bisherigen Studien mit statischem Aufgabendesign.

## **4.2 Die Rolle des Aufgabendesigns auf potentielle Schlafeffekte**

Bereits minimale Unterschiede im Lernverfahren, wie die Änderung der Schwierigkeit/Genauigkeit der Stimuli, ob ein Vortest erfolgte, ob verschiedene Reize trainiert wurden oder der Anteil, zu dem die dargebotenen Reize eine Adaptation zulassen, machen deutliche Unterschiede in den zu beobachteten Lerneffekten und beeinflussen, ob und zu welchem Anteil vorheriges perzeptuelles Lernen spezifisch zu der trainierten retinotopischen Lokalisation ist (Xiao et al., 2008, Hung und Seitz, 2014). Von besonderer Bedeutung ist hierbei die Schwierigkeit der Aufgabe bzw. der einzelnen Durchgänge, der Ablauf und die Dauer des Trainings sowie das Feedback. Diese weiteren Einflussfaktoren werden nachfolgend näher erläutert.

### **4.2.1 Schwierigkeit**

Die Schwierigkeit der Aufgabe wurde durch den Anteil der Videobilder, welche die Zieldisparität abbildeten, variiert. Zur reliablen Messung der Lernerfolge wurde das Aufgabenniveau vor der jeweiligen Trainingseinheit anhand einer Baseline-Messung individualisiert. Insgesamt konnte somit bei guter Leistung während der Baseline-Phase, bei der die Probanden vermutlich noch hochkonzentriert waren, eine relativ anspruchsvolle Aufgabenstellung mit niedrigen Signalstärken erstellt werden. Auch die Auswertung des Abschlussfragebogens zeigte, dass die Personengruppen beider Bedingungen *Schlaf zuerst/Wach zuerst* das Experiment als durchschnittlich relativ schwer empfanden.

Interessanterweise konnten vorherige Studien beim perzeptuellen Lernen auf hohem Aufgabenniveau häufig keinen signifikanten nächtlichen Generalisierungseffekt nachweisen, wohingegen einfachere Durchgänge eher zu einem Transfer führten (Ahissar und Hochstein, 2004, Hung und Seitz, 2014). Das *Reverse Hierarchy-Modell* nach Ahissar und Hochstein postuliert, dass perzeptuelles Lernen schwerer visueller Aufgaben mit einem geringen Signal-Rausch-Verhältnis hauptsächlich auf niedrigeren hierarchischen Ebenen stattfindet. Folglich sollen bei komplexeren Aufgaben zunächst Neuronen

niedrigerer Ebenen vermehrt aktiv sein, bis nach und nach mehr Plastizität auf höheren Ebenen stattfinden kann (Ahissar und Hochstein, 2004). Die in dieser Arbeit gewählte Aufgabe ist wohl auch durch Involvement zahlreicher unterschiedlicher Hirnareale (Doshier und Lu, 2017) eher anspruchsvoll, was als Indikator für eine erhöhte Spezifität auf besondere Attribute wie Lokalisation oder Orientierung gilt. Beim Lernen einfacherer Aufgaben werden nach dem Modell dagegen bereits zu Beginn der visuellen Verarbeitung vor allem höhere kortikale Areale aktiviert. Hierbei finden insbesondere Top-Down-Prozesse statt, wobei auch Bottom-Up-Prozesse nicht explizit auszuschließen sind. Da sich Plastizität bei einfacheren Aufgaben zu Beginn des Lernens vor allem in höheren Verarbeitungszentren detektieren lässt, tritt im Vergleich zu komplexeren Aufgaben bevorzugt eine Generalisierung der Orientierung oder der Lokalisation auf (Ahissar und Hochstein, 2004).

Betrachtet man die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit im Kontext des Reverse Hierarchy-Modells, lässt die wohl eher schwere Aufgabenstellung Lernvorgänge auf niedrigeren Verarbeitungsebenen vermuten. Diese scheinen demnach kaum Top-Down-Prozessen zu unterliegen und somit weniger nächtliche Konsolidierungsprozesse anzustoßen (Ahissar und Hochstein, 2004, Klinzing et al., 2019). Es liegt nahe, dass dieser Sachverhalt auch auf weitere perzeptuelle Aufgaben, die streng in frühesten kortikalen Verarbeitungsstufen verarbeitet werden, verallgemeinerbar ist. Der Einfluss von Top-down-Prozessen, welche höhere Hierarchieebenen involvieren (Klinzing et al., 2019), scheint bei dieser Art der perzeptuellen Aufgabe daher zu gering zu sein, um einen signifikanten Generalisierungseffekt hervorzurufen.

Ein ergänzendes Modell, welches die unterschiedlichen Ergebnisse in Bezug auf einen Generalisierungseffekt erklären könnte, wurde von Talluri und Kollegen entwickelt. Demnach würden synaptische Veränderungen bei schwierigen Aufgaben in den Projektionen der frühen visuellen Areale zu den Entscheidungseinheiten (*decision units*) entstehen, was zu einer Spezifität führe. Bei einfacheren Aufgaben sollen die plastischen Veränderungen mit den Entscheidungseinheiten auf späteren Ebenen auftreten, was einen Transfer erlaube. Da laut Talluri die Schwierigkeit der perzeptuellen Aufgaben subjektiv

und demnach Probanden-abhängig sei, könnte es zu unterschiedlichen Ergebnissen kommen. Gewichtet man die individuelle Performance, wie es in der vorliegenden Studie anhand der Baseline-Messung geschehen ist, lassen sich auch in künftigen Studien besser vergleichbarere Aussagen über einen Transfereffekt beim perzeptuellen Lernen treffen (Talluri et al., 2015).

#### **4.2.2 Ablauf und Dauer des Trainings**

Teilweise wird auch ein regelbasiertes Lernen für das Zustandekommen eines Lerntransfers diskutiert, wonach zunächst die Aufgabenlösung an sich gelernt werden muss. Unter bestimmten Voraussetzungen (siehe 1.4.1) kann es anschließend zu einem Generalisierungseffekt kommen (Zhang et al., 2010). Ein weiterer Ansatz zum Verständnis des Generalisierungseffekts ist, dass es mit zunehmender Konfrontation des Transfer-Reizmerkmals (z. B. der Lokalisation oder der Orientierung) durch Lösung von Aufgaben, die Neuronen stimulieren, welche das untrainierte Reizmerkmal repräsentieren, zur Generalisierung kommt. Spezifität ist demnach Folge von fehlenden funktionellen neuronalen Verbindungen und noch nicht etablierten Bottom-Up- oder Top-Down-Einflüssen beim untrainierten Reizmerkmal (Xiong et al., 2016). Auch bei Modifikation des gewählten Studiendesigns, wie beispielsweise der Anwendung von *Double-Training*, könnte möglicherweise eine Generalisierung stattfinden. Hierbei müsste zunächst das Lernen einer anderen Eigenschaft als der Tiefendiskrimination auf dem Quadranten, auf den die gewählte Aufgabe übertragen werden soll, erfolgen. Ferner könnte das Lernen einer übergeordneten Strategie zur Aufgabenlösung, welche dann auf verschiedene Retinalokalisationen übertragbar wäre, zur Generalisierung führen. Ein Beispiel hierfür wäre das Lernen des strategischen Lösens einer Orientierungsaufgabe. Anschließend könnte unter bestimmten Voraussetzungen, welche noch nicht vollständig verstanden sind, anhand der gelernten Strategie eine Generalisierung auf eine unterschiedliche Orientierung stattfinden (Zhang et al., 2010).

Andere Studien legen nahe, dass es bei längerem Training zur Generalisierung kommen kann (Xiong et al., 2016). Neben der Begünstigung einer

Generalisierung konnte für den TDT gezeigt werden, dass auch die Abhängigkeit von Schlaf auf einen möglichen Lerneffekt von der Anzahl der Durchgänge beeinflusst wird (Censor et al., 2006). Demnach kann eine relativ geringe Aufgabenanzahl dazu führen, dass kein gesteigerter Lerneffekt durch Schlaf auftritt. Bei einer größeren Anzahl von Durchgängen zeigte sich jedoch ein signifikanter Schlafeffekt, der die Gedächtniskonsolidierung begünstigte (Censor et al., 2006, Sagi, 2011). Hierbei handelte es sich um etwa 400 Durchgänge, wobei eine weitere Steigerung der Durchgänge unabhängig der Schlafbedingungen sogar zur Inhibition des Lernens im Sinne eines Sättigungseffekts geführt haben soll (Censor et al., 2006, Sagi, 2011). Die Trainingsphase der vorliegenden Arbeit umfasste mit 800 Durchgängen eine deutlich höhere Anzahl. Allgemein soll Schlaf unter bestimmten Voraussetzungen, die zu den vorgestellten beeindruckenden Ergebnissen in der Schlafforschung geführt haben und in Folgestudien genauer exploriert werden müssen, zu einem Schutz vor Interferenz und Überbeanspruchung führen und somit auch perzeptuelle Informationen festigen (Sagi, 2011). Die Mechanismen, die einen weiteren Schlafeffekt bei zunehmender Zahl der Durchgänge inhibieren sollen, sind bis dato nicht verstanden und es bleibt schlussendlich unklar, welche Anzahl der Durchgänge tatsächlich für den effektivsten Schlafeffekt nötig ist. Resümierend lässt sich vermuten, dass beim vorliegenden Experiment durchaus sowohl ein Generalisierungseffekt als auch ein Schlafeffekt zustande kommen könnte, die Anzahl der Durchgänge dies im vorliegenden Studiendesign jedoch nicht begünstigt hat.

#### **4.2.3 Feedback**

Die Rückmeldung darüber, ob die vorherige Antwort korrekt war (oder wie gut die Leistung über einen Block von Antworten war), wird als Feedback bezeichnet. Feedback ist ein wichtiger Parameter für die Effektivität von perzeptuellem Training und kann das Lernen signifikant verbessern (Doshier und Lu, 2017). Während der Lernphase dieser Studie mit 800 Durchgängen erfolgte daher jeweils eine anschließende Rückmeldung. Um weitere Lerneffekte zu



minimieren, erhielten die Probanden während der Abfrage keine Rückmeldung über die Richtigkeit ihrer Antwort. Allerdings bekamen die Probanden, um ihre Motivation aufrechtzuerhalten, sogenanntes *Block-Feedback* über die letzten 40 Durchgänge. Dieses wurde in *Prozent richtig* inklusive der Augenfixationsfehler angegeben. Studien zeigen, dass Block-Feedback zu größeren Lerneffekten als gar kein Feedback führt (Herzog und Fahle, 1997). Da jedoch auch ohne Feedback auf die gewählte Antwort ein Lerneffekt auftreten kann (Herzog und Fahle, 1997), wurde die Anzahl der Durchgänge bei der Abfrage auf 280 beschränkt. Diese Zahl der Durchgänge stellt einen Kompromiss zwischen dem Versuch der Minimierung des Lernens während der Abfrage und der Repräsentativität der Abfrageleistung dar, lässt unerwünschte Verzerrungen vermutlich jedoch nicht vollständig eliminieren.

### **4.3 Limitierungen**

Erwähnenswert sind zudem die im Folgenden genannten Limitierungen, die neben dem gewählten Aufgabendesign sowohl Einfluss auf den ermittelten Transfer- als auch auf den Schlafeffekt nehmen.

#### **4.3.1 Probandenzahl**

Lern- und Konsolidierungsprozesse sind von den individuellen Leistungsmöglichkeiten der Probanden (*Subjects*) abhängig (Sagi, 2011, Talluri et al., 2015), was zu teils substanziellen interindividuellen Unterschieden in der Entwicklung der Diskriminationsfähigkeit führt. Die Probandenzahl der vorliegenden Studie von  $n = 17$  könnte daher generell zu gering gewählt und ein tatsächlich existierender Effekt durch zu geringe statistische Power unentdeckt geblieben sein. Bei größerem Stichprobenumfang ließe sich die Teststärke der Studie steigern und individuelle Unterschiede besser ausgleichen. Auf der anderen Seite wurden für den TDT sehr wohl Lerneffekte und signifikante Schlafeffekte bei vergleichsweise geringen Teilnehmerzahlen beobachtet. So wurden bereits in frühen Studien signifikante Effekte anhand eines Within-subjects-Designs mit 6 Probanden (Karni et al., 1994) und einem gemischten Design mit 15 Probanden (Gais et al., 2000) gezeigt. Mit 17 Probanden liegt die

Anzahl der zu testenden Subjects deutlich höher als die Teilnehmerzahl in diesen Studien. Durch das in der vorliegenden Studie verwendete Within-subjects-Design werden interindividuelle Unterschiede ausgeglichen und personenbezogene Störvariablen minimiert, da lediglich Unterschiede zwischen den Subjects getestet werden. Es liefert eine bessere statistische Power als ein Between-subjects-Design mit jeweils verschiedenen Personen in den zu testenden Gruppen.

#### **4.3.2 Schläfrigkeit und Aufmerksamkeit**

Obwohl bei Auswertung des SSS keine signifikanten Unterschiede der Schläfrigkeit zwischen den Terminen und im Laufe des Experiments nachgewiesen werden konnten, empfanden die Probanden das Experiment generell als eher anstrengend und ermüdend. In Anbetracht der Tatsache, dass der SSS ein sehr subjektives Messverfahren zur Einschätzung der Schläfrigkeit darstellt und wohl auch eine Verzerrung durch Antworttendenzen (*response bias*) nicht auszuschließen ist, könnte es durchaus zur Abnahme der Schläfrigkeit im Laufe einer Sitzung gekommen sein. Es ist anzunehmen, dass die Konzentrations- und Aufnahmefähigkeit mit zunehmender Schläfrigkeit sinkt und sich die Aufmerksamkeit der jeweiligen Probanden verringert. Bei einer Verzerrung durch Antworttendenzen, beispielsweise aufgrund sozialer Erwünschtheit, könnten die Probanden durch Anwesenheit des Untersuchers tendenziell eine geringere als die tatsächliche Schläfrigkeit angegeben haben. Da Studien zeigen konnten, dass gezielte Aufmerksamkeit zu Prozessen führt, die perzeptuelles Lernen erleichtern (Ahissar und Hochstein, 2004, Yotsumoto und Watanabe, 2008, Klinzing et al., 2019), könnte es durchaus dazu gekommen sein, dass die Probanden gegen Abend müder und somit unkonzentrierter als am morgendlichen Termin waren und daher durch geringeres Lernen am Abend keine messbare nächtliche Konsolidierung stattfand.

Denkbar wäre auch eine unterschiedliche Abhängigkeit des Einflusses der Aufmerksamkeit je nach Aufgabendesign. Neben perzeptuellem Lernen scheinen zeitliche Aspekte einen maßgeblichen Einfluss auf die Leistung bei

Durchführung des TDTs zu haben (Wang et al., 2013). Bei dieser Art der Aufgabenlösung könnte es bei den Probanden vermehrt zu zielgerichteter Aufmerksamkeit kommen. Möglich wäre hierdurch eine zusätzliche Aktivierung von Top-Down-Prozessen während des Schlafs, die verstärkt zur Gedächtniskonsolidierung führen (Klinzing et al., 2019) und Ergebnisse hervorrufen, die in der vorliegenden Studie nicht repliziert werden konnten. Weiterhin ändert sich der Einfluss der Aufmerksamkeit während des Lernens und mit zunehmender Übung werden verstärkt Informationen supprimiert, die für die Lösung der Aufgabe nicht relevant sind (Vidnyánszky und Sohn, 2005). Da die genauen Mechanismen, wie Aufmerksamkeit perzeptuelles Lernen beeinflusst, noch nicht genau verstanden sind, bleiben diese Überlegungen in Bezug auf die durchgeführte Studie lediglich Spekulationen. Wichtig zu erwähnen ist jedoch, dass perzeptuelles Lernen auch bereits bei passiver Reizdarbietung nachgewiesen werden konnte (Ahissar und Hochstein, 2004, Seitz und Dinse, 2007), weshalb sich ein fehlender Schlafeffekt nicht ausschließlich auf verminderte Aufmerksamkeit erklären lässt.

#### **4.3.3 Lokalisation im visuellen Feld**

Die vorliegende Studie beschäftigt sich mit einem Lokalisationstransfer mit Spiegelung auf der horizontalen Achse und konnte hierbei keine Generalisierung feststellen. Eine Untersuchung bei Spiegelung an der vertikalen Achse und somit die Generalisierung von rechts nach links (sowie umgekehrt) wurde in diesem Zusammenhang nach der Retentionsperiode jedoch nicht geprüft. Erst drei Wochen später erfolgte die Reizdarstellung auf der kontralateralen Seite, wobei dort keine bessere Leistung als zuvor an der ursprünglichen Position verzeichnet werden konnte. Künftige Studien sollten untersuchen, ob eine Generalisierung im vertikalen Meridian auftritt, wenn die Leistung zeitnah getestet wird.

Die fehlende Generalisierung vom unteren ins obere Gesichtsfeld könnte durch unterschiedliche Lernmechanismen während der Baseline-Phase in beiden Gesichtsfeldhälften zustande gekommen sein. Tatsächlich ist aus früheren Untersuchungen bekannt, dass beim perzeptuellen Lernen Asymmetrien im visuellen Feld bestehen und sich die Verarbeitung visueller Information im oberen

und unteren Gesichtsfeld deutlich unterscheidet (Previc, 1990, Pourtois et al., 2008, Herde et al., 2020). So sind neben anatomischen Unterschieden beider Gesichtsfeldhälften bereits lange Zeit auch grundlegende funktionelle Differenzen bekannt (Previc, 1990, Karim und Kojima, 2010). Previc stellte die heute noch akzeptierte Theorie auf, dass es aufgrund der Wahrnehmung von lokalen und globalen visuellen Reizen in unterschiedlichen Bereichen des Sehfelds evolutionär zur Spezialisierung beider Gesichtsfeldhälften gekommen ist (Previc, 1990). Vom Beobachter weiter entfernte Objekte sollen vor allem im oberen Gesichtsfeld erkannt werden. Daher ist die Wahrnehmung im oberen Gesichtsfeld insbesondere mit Reizen, die ferner vom Beobachter liegen, assoziiert. Hierzu zählt eine Spezialisierung auf die Verarbeitung feiner Details der Form sowie die visuelle Suche, sodass insbesondere eine lokale visuelle Verarbeitung im oberen Gesichtsfeld erfolgt (Previc, 1990). Da Objekte, die dem Körper näher liegen, eher im unteren Gesichtsfeld wahrgenommen werden, ist nach der von Previc entwickelten Hypothese das untere Gesichtsfeld besonders auf die Verarbeitung naher visueller Informationen spezialisiert. Die Verarbeitung benachbarter Reize umfasst unter anderem die visuomotorische Koordination, wie beispielsweise das Greifen. Deshalb hat sich das untere Gesichtsfeld vor allem auf die globale Verarbeitung, die die optimale Wahrnehmung der sich bewegenden nahe liegenden Objekte ermöglicht, spezialisiert. Weitere Studien konnten ähnliche Asymmetrien der beiden Gesichtsfeldhälften bei der Verarbeitung bestimmter Reizeigenschaften nachweisen. Tendenziell zeigt das untere im Gegensatz zum oberen Gesichtsfeld eine Überlegenheit bei der Wahrnehmung der Empfindlichkeit für Zeit und Kontrast, Sehschärfe, räumlicher Auflösung, Orientierung sowie der Farben- und Bewegungsdiskrimination (Karim und Kojima, 2010). Man könnte sich demnach vorstellen, dass es aus evolutionärer Sicht durchaus hilfreich war, visuelle Tiefenwahrnehmung vor allem im unteren visuellen Feld detailliert wahrzunehmen. Demzufolge könnte eine schlechtere Baseline-Leistung im oberen Gesichtsfeld die Generalisation der vorliegenden Studie verschleiern haben.

Neuere Studien zeigen zudem, dass sich bereits auf frühesten Verarbeitungsstufen der visuellen Wahrnehmung, d. h. im primären

visuellen Kortex, signifikante Differenzen der oberen und unteren Gesichtsfeldhälfte nachweisen lassen (Herde et al., 2020). Hierbei wirken vermutlich auch unterschiedliche Top-Down-Effekte auf die frühe visuelle Hirnaktivität. Diese komplexen Interaktionen zwischen dem primären visuellen Kortex mit seinen anatomischen und funktionellen Asymmetrien sowie übergeordneten Hirnarealen sind bis heute jedoch noch nicht ausreichend verstanden. Neuere Beobachtungen zeigen, dass vermutlich sowohl Art und Ausmaß der Unterschiede im oberen und unteren visuellen Feld reizspezifisch sind (Herde et al., 2020).

Folgestudien sollten die Frage nach einer Generalisierung in andere Quadranten daher erneut aufgreifen und genauer zwischen den einzelnen Lokalisationen im Gesichtsfeld differenzieren. Auch eine Generalisierung vom oberen ins untere (anstatt wie in der vorliegenden Studie vom unteren ins obere) Gesichtsfeld sollte untersucht werden.

#### **4.4 Zeitliche Aspekte der Konsolidierung perzeptuellen Lernens**

Weiter sind zeitliche Aspekte des Studiendesigns zu berücksichtigen. Bereits nach einer Nacht kommt es bei visuellem Lernen des TDT zu einer verbesserten Abrufleistung (Karni et al., 1994, Stickgold et al., 2000). Aufgrund dieser bestehenden empirischen Datenlage untersuchte die vorliegende Arbeit die Performance nach einer 12-stündigen nächtlichen Retentionsperiode mit durchschnittlich etwa 7 Stunden und 25 Minuten Schlaf und verglich sie mit der Leistung nach 12 Stunden Wachheit. Interessanterweise zeigte eine von Stickgold und Kollegen durchgeführte Studie, dass es bei einem Zeitintervall nach dem Lernen, welches länger als eine Nacht andauerte, zu einer nochmals deutlich gesteigerten Leistungsverbesserung nach vier Tagen kommen kann (Stickgold et al., 2000). Somit wäre denkbar, dass die Konsolidierungsprozesse bei der hier angewendeten Tiefendiskriminationsaufgabe für einen messbaren Schlafeffekt eine längere Zeitdauer benötigen. Infolgedessen würden sich bei dem vorliegenden Aufgabendesign noch keine signifikanten Unterschiede im

Vergleich zum Lernen, das 12 Stunden zuvor stattfand, zeigen. Allerdings führten auch drei Wochen nicht zu einer Generalisierung zur anderen Seite (siehe 4.3.3). Als Vermutung für einen ausbleibenden Schlafeffekt besteht weiterhin die Möglichkeit, dass der tatsächliche Schlaf der Probanden unzureichend war. Basis hierfür sind Untersuchungen, die zeigen, dass zur suffizienten Gedächtniskonsolidierung sowohl ausreichend REM-Schlaf als auch Non-REM-Schlaf notwendig ist (Gais et al., 2000, Stickgold et al., 2000). Um sicherzustellen, dass die Probanden ausreichend schliefen, erfolgte eine Überwachung mittels Actiwatches sowie ein Ausschluss bei nicht erfolgtem nächtlichen Mindestschlaf von sechs Stunden. Da es jedoch auch Untersuchungen gibt, die nahelegen, dass bereits wenige Stunden oder gar Minuten Schlaf einen signifikanten Schlafeffekt bewirken (Lahl et al., 2008), scheint zumindest bei vorherigen Aufgabendesigns, die sich jedoch in einigen bisher beschriebenen Aspekten von der vorliegenden perzeptuellen Lernaufgabe unterscheiden, selbst ein kurzer Schlaf ausreichend zur Steigerung der Gedächtnisleistung im Vergleich zu einer gleich langen Wachheitsperiode zu sein.

#### **4.5 Neuronale Mechanismen bei der Konsolidierung**

Perzeptuelles Lernen von Random-Dot-Stereogrammen kann Veränderungen im Gehirn hervorrufen, die noch ein halbes Jahr nach dem Lernen nachweisbar sind (Gantz et al., 2007). Eine mögliche Beeinträchtigung durch Lerneffekte, die zwischen den beiden Trainingssessions, welche drei Wochen auseinanderlagen, erfolgt ist, könnte Schlafeffekte verschleiern. Hierbei lassen sich zwei Szenarien ausmalen, die zu Übertragungseffekten (*Carry-over Effekten*) führen könnten: Zum einen könnten Probanden, die zunächst in der Schlafbedingung gelernt haben, durch das gewählte Within-subjects-Design und somit bestehende Vorkenntnisse nach drei Wochen eine deutlich bessere Leistung erzielen. Das Lernen bei der darauffolgenden Wachbedingung wäre somit möglicherweise effizienter. Eine weitere plausible Erklärung ist eine Verzerrung bei Probanden, die zuerst in der Wachbedingung gelernt haben. Anfänglich erscheint die Aufgabe relativ ungewohnt und daher am schwersten. Die Leistungssteigerung

ist daher zu Beginn am größten und der Lerneffekt maximal. Diese Kurve flacht mit zunehmendem Training wieder ab. Drei Wochen später könnte der Leistungszuwachs in der Schlafbedingung daher deutlich geringer ausfallen, sodass ebenfalls kein signifikanter Unterschied zwischen *Wach zuerst/Schlaf zuerst* zu detektieren ist. Bei der statistischen Auswertung zeigte sich unter Berücksichtigung der zuerst stattgefundenen Bedingung (*Wach zuerst/Schlaf zuerst*) jedoch keine relevante Beeinträchtigung der Effekte, wonach diese Verzerrung unwahrscheinlich erscheint.

Perzeptuelles Lernen verbessert das Signal-zu-Rausch-Verhältnis, indem es entweder zur Verbesserung des Signals, zur Reduzierung des Rauschens oder zu beidem gleichzeitig führt (Doshier und Lu, 2017). Entscheidend für die Art und den Ablauf der Lern- und Konsolidierungsprozesse ist wohl die individuelle perzeptuelle Strategie, welche sich die Probanden aneignen. Diese ruft vermutlich unterschiedliche neuronale Prozesse hervor. Wünschenswert wären weitere Untersuchungen, die sich zum Ziel setzen, herauszufinden, welche neuronalen Veränderungen zur nächtlichen Konsolidierung perzeptueller visueller Informationen führen und weshalb sich die Ergebnisse des vorliegenden Studiendesigns im Vergleich zum TDT nicht replizieren lassen. Dies könnte durch Anwendung ähnlicher perzeptueller Lernaufgaben, welche zum Beispiel einfachere Durchgänge oder eine höhere Anzahl von Durchgängen umfassen, erzielt werden. Unterschiede in der Leistung und somit auch im perzeptuellen Lernen einzelner Probanden (Talluri et al., 2015) sollten in den Modellen verstärkt berücksichtigt werden. Neben weiteren Aufgabendesigns empfiehlt sich auch die Anwendung bildgebender Verfahren in der weiteren Schlafforschung.

#### **4.6 Fazit und mögliche Folgestudien**

Insgesamt kam es durch das Lernen sowohl nach der Schlaf- als auch nach der Wachphase zu einer Leistungsverbesserung. Diese war jedoch retinotopisch spezifisch und unabhängig vom Schlaf.

Die gewonnenen Daten liefern eine neue Sichtweise zur Betrachtung des Einflusses von Schlaf auf die Gedächtnisbildung und implizieren, dass womöglich

nicht alle Arten der Gedächtniskonsolidierung, insbesondere perzeptuelles Lernen auf frühesten Ebenen, vom Schlaf profitieren. Inwiefern Schlaf Einfluss auf die verschiedenen hierarchischen Verarbeitungsebenen nimmt oder ob andere zusätzliche Aspekte des Lernens durch Schlaf moduliert werden und dieser somit perzeptuelle visuelle Gedächtniskonsolidierung begünstigt, bedarf weiterer empirischer Untersuchung. Hierzu scheint ein perzeptuelles Aufgabendesign, welches sich wie die in dieser Studie verwendete Textur-Diskriminationsaufgabe ebenfalls nicht auf den TDT stützt und somit neue Erkenntnisse über die sich abspielenden Konsolidierungsprozesse im visuellen System liefern kann, geeignet zu sein. Auch sollte eine Differenzierung der Generalisierung in andere Quadranten des Gesichtsfeldes, insbesondere der Unterschied der vertikalen und horizontalen Generalisierung, erfolgen. Perzeptuelles Lernen sowie speziell die Generalisierungsfähigkeit sind maßgeblich von der Aufgabenstellung abhängig und bereits kleinste Unterschiede im Aufgabendesign haben einen entscheidenden Einfluss auf die Studienergebnisse. Das Spektrum der möglichen Aufgabendesigns sollte anhand der Tatsache, dass in der Vergangenheit zumeist der TDT zur Analyse perzeptueller Lernprozesse angewendet wurde, noch deutlich erweitert werden. Die Klärung der Frage, wann es genau zur Spezifität bzw. zur Generalisierung nach dem Training kommt, ist von bedeutender klinischer Relevanz. Durch ein besseres Verständnis des perzeptuellen Lernens kann neben weiteren Erkenntnissen perzeptueller Plastizität auch eine Aufrechterhaltung und Verbesserung perzeptueller Funktionen, deren Erfassung insbesondere bei Beeinträchtigung durch Krankheit oder Alter eine essenzielle Rolle spielt, erzielt werden (Deveau et al., 2014, Kawato et al., 2014). Hierfür scheinen komplexere, realitätsnähere Aufgabestellungen eine sinnvolle Ergänzung zur aktuellen Forschung zu sein (Doshier und Lu, 2017). Neben der detaillierteren Erfassung perzeptuellen Lernens anhand visueller Aufgaben wie der Tiefendiskrimination oder der Orientierung, bietet sich in künftigen Studien auch die Untersuchung einer Reihe weiterer perzeptueller Fähigkeiten, wie dem Kontrast- oder Bewegungssehen, an.



Insgesamt trägt die vorliegende Studie zu einem besseren Verständnis perzeptuellen Lernens bei. Sie legt dar, dass bei reinem visuellen Lernen, wie bei der verwendeten Tiefendiskriminationsaufgabe, womöglich andere neuronale Mechanismen als beim vielfach angewendeten TDT angestoßen werden und dementsprechend andere Ergebnisse auf der Verhaltensebene zustande kommen.

## 5 Zusammenfassung

Konsolidierung im Schlaf führt zur Stärkung neu erworbener Gedächtnisspuren und deren Integration in bereits bestehende Netzwerke, was eine Vielzahl qualitativer Änderungen zur Folge hat (Rasch und Born, 2013). Während inzwischen zahlreiche Studienergebnisse einen substanziellen Einfluss von Schlaf auf die deklarative und prozedurale Gedächtnisbildung zeigen konnten, ist bisher nicht ausreichend geklärt, inwiefern sich Schlaf auf perzeptuelles visuelles Lernen auswirkt. Unter perzeptuellem Lernen versteht man das Phänomen, dass Übung zu einer Verbesserung der Diskriminationsleistung vieler grundlegender Sinnesqualitäten führt. Beim Sehen zählen hierzu die Erkennung von Kontrast oder der Orientierung und Position von Objekten. Das perzeptuelle Lernen vieler dieser Eigenschaften ist dabei in den meisten Studien spezifisch für die gelernte retinale Position.

Verschiedene Studien konnten zwar durchaus einen positiven Effekt von Schlaf auf die visuelle Gedächtnisbildung demonstrieren (Karni et al., 1994, Gais et al., 2000, Schwartz et al., 2002), sowohl auf die Diskriminationsleistung als auch auf ihre Generalisierung auf andere retinale Positionen. Allerdings verwendeten praktisch alle diese Studien zur Untersuchung des visuellen perzeptuellen Lernens die sogenannte Textur-Diskriminationsaufgabe (*texture discrimination task*, *TDT*). Bei dieser Aufgabe bestehen Zweifel darüber, ob sich Leistungsverbesserungen ausschließlich aus ihren perzeptuellen Aspekten ergeben.

In der vorliegenden Studie wurde anhand eines anderen, rein perzeptuellen Aufgabendesigns untersucht, ob es auch hier zu einer verbesserten Leistung durch Lernen kommt. Des Weiteren wurde eruiert, ob Schlaf einen positiven Einfluss auf diese Leistungsverbesserung hat und ob es dabei auch zu einer Generalisierung auf andere retinale Positionen kommt. Hierzu wurden 17 Probanden zu zwei unterschiedlichen Zeitpunkten zum Lernen der visuellen Aufgabe einbestellt. Nach entweder einer Schlaf- oder einer Wachphase wurde die Leistung der Probanden erneut gemessen und mit den Werten der anderen Phase verglichen. Zudem wurde im letzten Teil der Aufgabe die

Generalisierungsfähigkeit der Probanden über den horizontalen Meridian geprüft. Basierend auf Beobachtungen, die anhand des TDT gemacht worden waren, wurde vermutet, dass sich durch Schlaf eine signifikant gesteigerte Leistung im Vergleich zur erneuten Testung nach einer gleich langen Wachheitsperiode sowie eine verbesserte Generalisierungsleistung nachweisen lassen würden. Wie erwartet kam es durch das Lernen zu einer signifikanten Leistungssteigerung. Über die Schlaf- oder Wachphase blieb die Leistung der Probanden hingegen gleich. Es zeigte sich keinerlei Generalisierung über die horizontale visuelle Achse und die gewonnen Ergebnisse waren somit allesamt unabhängig vom Schlaf.

Die vorliegende Studie zeigt, dass vermutlich nicht alle Gedächtnisarten von schlafabhängiger Konsolidierung profitieren. Da das gewählte Aufgabendesign perzeptuelles Lernen bereits auf niedrigen Ebenen der binokularen visuellen Verarbeitung hervorruft (Nienborg und Cumming, 2007), scheint insbesondere perzeptuelles Lernen auf frühesten Ebenen weitgehend unabhängig von Schlaf zu sein. Der fehlende Generalisierungseffekt lässt auf ein eher anspruchsvolles Aufgabendesign schließen, was als Indikator für eine erhöhte Spezifität auf besondere Attribute wie die Lokalisation oder die Orientierung gilt (Hung und Seitz, 2014). So liefern bereits frühere Studien Hinweise darauf, dass perzeptuelles Lernen schwieriger visueller Aufgaben mit einem geringen Signal-Rausch-Verhältnis zunächst hauptsächlich auf niedrigeren hierarchischen Ebenen erfolgt und daher keine Generalisierung bewirkt (Ahissar und Hochstein, 2004). Im Rahmen der erfolgten Datenauswertung wurde deutlich, dass wohl essenzielle Unterschiede im Konsolidierungsprozess verglichen zum vielfach angewendeten TDT bestehen. Da bereits kleinste Unterschiede im Aufgabendesign einen wesentlichen Einfluss auf perzeptuelles Lernen haben, scheint die Analyse des Einflusses von Schlaf auf visuelles perzeptuelles Lernen sowie die Möglichkeit der Generalisierung anhand verschiedener Studiendesigns notwendig zu sein. Folglich liefern die gewonnen Erkenntnisse durch deutliche Differenzen zu Studien, die sich dem TDT bedienen, neue Anreize für die weitere Forschung mit einem breiteren Spektrum an Aufgabendesigns.

## 6 Literaturverzeichnis

- Ahissar, M. und S. Hochstein (1997). "Task difficulty and the specificity of perceptual learning." *Nature* 387(6631): 401-406.
- Ahissar, M. und S. Hochstein (2004). "The reverse hierarchy theory of visual perceptual learning." *Trends Cogn Sci* 8(10): 457-464.
- Alger, S. E., A. M. Chambers, T. Cunningham und J. D. Payne (2015). "The role of sleep in human declarative memory consolidation." *Curr Top Behav Neurosci* 25: 269-306.
- Aton, S. J., A. Suresh, C. Broussard und M. G. Frank (2014). "Sleep promotes cortical response potentiation following visual experience." *Sleep* 37(7): 1163-1170.
- Aumüller, G. A., Gabriela; Doll, Andreas (2010). *Duale Reihe Anatomie*, Thieme.
- Baden, T., P. Berens, K. Franke, M. Román Rosón, M. Bethge und T. Euler (2016). "The functional diversity of retinal ganglion cells in the mouse." *Nature* 529(7586): 345-350.
- Baden, T., T. Euler und P. Berens (2020). "Understanding the retinal basis of vision across species." *Nature Reviews Neuroscience* 21(1): 5-20.
- Barlow, H. B., C. Blakemore und J. D. Pettigrew (1967). "The neural mechanism of binocular depth discrimination." *The Journal of physiology* 193(2): 327-342.
- Bear, M. F., A. K. Engel, A. Held, B. W. Connors, M. Niehaus-Osterloh und M. A. Paradiso (2018). *Neurowissenschaften: Ein grundlegendes Lehrbuch für Biologie, Medizin und Psychologie*, Springer Berlin Heidelberg.
- Behrends, J., J. Bischofberger, R. Deutzmann, H. Ehmke und S. Frings (2016). *Duale Reihe Physiologie*, Thieme.
- Bergmann, T. O., M. Mölle, J. Diedrichs, J. Born und H. R. Siebner (2012). "Sleep spindle-related reactivation of category-specific cortical regions after learning face-scene associations." *Neuroimage* 59(3): 2733-2742.
- Birbaumer, N., R. F. Schmidt und B. I. T. GmbH (2010). *Biologische Psychologie*, Springer Berlin Heidelberg.
- Born, J., B. Rasch und S. Gais (2006). "Sleep to remember." *Neuroscientist* 12(5): 410-424.
- Censor, N., A. Karni und D. Sagi (2006). "A link between perceptual learning, adaptation and sleep." *Vision Research* 46(23): 4071-4074.
- Clemens, Z., D. Fabó und P. Halász (2005). "Overnight verbal memory retention correlates with the number of sleep spindles." *Neuroscience* 132(2): 529-535.

- Clery, S., B. G. Cumming und H. Nienborg (2017). "Decision-Related Activity in Macaque V2 for Fine Disparity Discrimination Is Not Compatible with Optimal Linear Readout." *J Neurosci* 37(3): 715-725.
- Conduit, R., D. Bruck und G. Coleman (1997). "Induction of Visual Imagery During NREM Sleep." *Sleep* 20(11): 948-956.
- Deangelis, G. (2000). "Seeing in three dimensions: The neurophysiology of stereopsis." *Trends in Cognitive Sciences* 4: 80-90.
- Deliens, G., R. Schmitz und P. Peigneux (2014). "Interocular transfer of perceptual skills after sleep." *Journal of Vision* 14(1): 23-23.
- Dement, W. und N. Kleitman (1957). "Cyclic variations in EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility, and dreaming." *Electroencephalography and clinical neurophysiology* 9(4): 673-690.
- Deveau, J., G. Lovcik und A. R. Seitz (2014). "Broad-based visual benefits from training with an integrated perceptual-learning video game." *Vision Res* 99: 134-140.
- Diekelmann, S. und J. Born (2010). "The memory function of sleep." *Nat Rev Neurosci* 11(2): 114-126.
- Dosher, B. und Z.-L. Lu (2017). "Visual Perceptual Learning and Models." *Annual review of vision science* 3: 343-363.
- Dwyer, D. (2017). *Human Perceptual Learning and Categorization. The Wiley Handbook on the Cognitive Neuroscience of Learning*: 223-248.
- Eschenko, O., W. Ramadan, M. Molle, J. Born und S. J. Sara (2008). "Sustained increase in hippocampal sharp-wave ripple activity during slow-wave sleep after learning." *Learn Mem* 15(4): 222-228.
- Fahle, M. (1994). "Human Pattern Recognition: Parallel Processing and Perceptual Learning." *Perception* 23(4): 411-427.
- Fendick, M. und G. Westheimer (1983). "Effects of practice and the separation of test targets on foveal and peripheral stereoacuity." *Vision Research* 23(2): 145-150.
- Frick-Salzman, A. (2017). *Gedächtnis: Erinnern und Vergessen: Ein Blick ins Gehirn für Bildungs-, Gesundheits- und Sozialexperten*, Springer Fachmedien Wiesbaden.
- Friedrich, M., I. Wilhelm, J. Born und A. D. Friederici (2015). "Generalization of word meanings during infant sleep." *Nat Commun* 6: 6004.
- Gais, S. und J. Born (2004). "Declarative memory consolidation: mechanisms acting during human sleep." *Learning & memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)* 11(6): 679-685.
- Gais, S., M. Mölle, K. Helms und J. Born (2002). "Learning-dependent increases in sleep spindle density." *J Neurosci* 22(15): 6830-6834.

- Gais, S., W. Plihal, U. Wagner und J. Born (2000). "Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills." *Nature Neuroscience* 3(12): 1335-1339.
- Gantz, L., S. S. Patel, S. T. Chung und R. S. Harwerth (2007). "Mechanisms of perceptual learning of depth discrimination in random dot stereograms." *Vision Res* 47(16): 2170-2178.
- Girardeau, G., K. Benchenane, S. I. Wiener, G. Buzsáki und M. B. Zugaro (2009). "Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory." *Nat Neurosci* 12(10): 1222-1223.
- Grill-Spector, K. und R. Malach (2004). "The human visual cortex." *Annual review of neuroscience* 27: 649-677.
- Gulyás, B. und P. E. Roland (1994). "Binocular disparity discrimination in human cerebral cortex: functional anatomy by positron emission tomography." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91(4): 1239-1243.
- Herde, L., J. Uhl und K. Rauss (2020). "Anatomic and functional asymmetries interactively shape human early visual cortex responses." *Journal of Vision* 20(6): 3-3.
- Herzog, M. H. und M. Fahle (1997). "The role of feedback in learning a vernier discrimination task." *Vision Research* 37(15): 2133-2141.
- Hobson, J. A. (2005). "Sleep is of the brain, by the brain and for the brain." *Nature* 437(7063): 1254-1256.
- Hoffmann, J. und J. Engelkamp (2017). *Lern- und Gedächtnispsychologie. Springer-Lehrbuch.* J. Engelkamp. Berlin ; Heidelberg, Springer.
- Huber, R., M. Felice Ghilardi, M. Massimini und G. Tononi (2004). "Local sleep and learning." *Nature* 430(6995): 78-81.
- Hung, S. C. und A. R. Seitz (2014). "Prolonged training at threshold promotes robust retinotopic specificity in perceptual learning." *J Neurosci* 34(25): 8423-8431.
- Jäncke, L. (2013). *Lehrbuch Kognitive Neurowissenschaften*, Huber.
- Jäncke, L. (2021). *Lehrbuch Kognitive Neurowissenschaften*, Hogrefe.
- Ji, D. und M. A. Wilson (2007). "Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep." *Nature Neuroscience* 10(1): 100-107.
- Kandel, E. R., J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum und A. J. Hudspeth (2012). *Principles of Neural Science, Fifth Edition*, McGraw-Hill Education.
- Karim, A. K. M. und H. Kojima (2010). "The what and why of perceptual asymmetries in the visual domain." *Advances in cognitive psychology / University of Finance and Management in Warsaw* 6: 103-115.
- Karnath, H. O. und P. Thier (2012). *Kognitive Neurowissenschaften*, Springer.

- Karni, A. und D. Sagi (1991). "Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88(11): 4966-4970.
- Karni, A., D. Tanne, B. Rubenstein, J. Askenasy und D. Sagi (1994). "Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill." *Science* 265(5172): 679-682.
- Kawaguchi, K., S. Clery, P. Pourriahi, L. Seillier, R. M. Haefner und H. Nienborg (2018). "Differentiating between Models of Perceptual Decision Making Using Pupil Size Inferred Confidence." *J Neurosci* 38(41): 8874-8888.
- Kawato, M., Z.-L. Lu, D. Sagi, Y. Sasaki, C. Yu und T. Watanabe (2014). "Perceptual learning – The past, present and future." *Vision research* 99: 1-4.
- Klinzing, J. G., N. Niethard und J. Born (2019). "Mechanisms of systems memory consolidation during sleep." *Nat Neurosci* 22(10): 1598-1610.
- Lahl, O., C. Wispel, B. Willigens und R. Pietrowsky (2008). "An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance." *J Sleep Res* 17(1): 3-10.
- Lampert, T., J. Hoebel und L. E. Kroll (2019). "Soziale Unterschiede in der Mortalität und Lebenserwartung in Deutschland. Aktuelle Situation und Trends." *Journal of Health Monitoring* 4(1): 3--15.
- Lipinska, G., B. Stuart, K. G. F. Thomas, D. S. Baldwin und E. Bolinger (2019). "Preferential Consolidation of Emotional Memory During Sleep: A Meta-Analysis." *Frontiers in Psychology* 10(1014).
- Lutz, N. D., S. Diekelmann, P. Hinse-Stern, J. Born und K. Rauss (2017). "Sleep Supports the Slow Abstraction of Gist from Visual Perceptual Memories." *Sci Rep* 7: 42950.
- M.C. Nicolau, M. A., A. Gamundí, J. González, R.V. Rial (2000). "Why we sleep: the evolutionary pathway to the mammalian sleep." *Prog. Neurobiol.* 62, 379- 406.
- Manns, J. R. und H. Eichenbaum (2006). "Evolution of declarative memory." *Hippocampus* 16(9): 795-808.
- Maquet, P. (1995). "Sleep function(s) and cerebral metabolism." *Behav Brain Res* 69:75– 83.
- Maquet, P. (2001). "The role of sleep in learning and memory." *Science* 294(5544): 1048-1052.
- Matarazzo, L., E. Franko, P. Maquet und R. Vogels (2008). "Offline processing of memories induced by perceptual visual learning during subsequent wakefulness and sleep: A behavioral study." *J Vis* 8(4): 7 1-9.
- McDevitt, E. A., K. A. Duggan und S. C. Mednick (2015). "REM sleep rescues learning from interference." *Neurobiol Learn Mem* 122: 51-62.
- Mednick, S., K. Nakayama und R. Stickgold (2003). "Sleep-dependent learning: a nap is as good as a night." *Nat Neurosci* 6(7): 697-698.

- Müsseler, J. (2017). Visuelle Informationsverarbeitung. Allgemeine Psychologie. J. Müsseler und M. Rieger. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg: 13-49.
- Nienborg, H. und B. G. Cumming (2007). "Psychophysically measured task strategy for disparity discrimination is reflected in V2 neurons." *Nat Neurosci* 10(12): 1608-1614.
- Nishida, M. und M. P. Walker (2007). "Daytime naps, motor memory consolidation and regionally specific sleep spindles." *PLoS one* 2(4): e341-e341.
- Pace-Schott, E. F. und J. A. Hobson (2002). "The neurobiology of sleep: genetics, cellular physiology and subcortical networks." *Nat Rev Neurosci* 3(8): 591-605.
- Pape, H.-C., A. Kurtz und S. Silbernagl (2019). Physiologie. Physiologie, Georg Thieme Verlag.
- Payne, J. D. und L. Nadel (2004). "Sleep, dreams, and memory consolidation: the role of the stress hormone cortisol." *Learn Mem* 11(6): 671-678.
- Plihal, W. und J. Born (1997). "Effects of Early and Late Nocturnal Sleep on Declarative and Procedural Memory." *Journal of Cognitive Neuroscience* 9(4): 534-547.
- Pourtois, G., K. S. Rauss, P. Vuilleumier und S. Schwartz (2008). "Effects of perceptual learning on primary visual cortex activity in humans." *Vision Res* 48(1): 55-62.
- Previc, F. (1990). "Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: Its ecological origins and neurophysiological implications." *Behavioral and Brain Sciences* 13: 519-575.
- Puentes-Mestral, C. und S. J. Aton (2017). "Linking Network Activity to Synaptic Plasticity during Sleep: Hypotheses and Recent Data." *Front Neural Circuits* 11: 61.
- Rasch, B. und J. Born (2013). "About sleep's role in memory." *Physiol Rev* 93(2): 681-766.
- Rauss, K. und G. Pourtois (2013). "What is Bottom-Up and What is Top-Down in Predictive Coding?" *Front Psychol* 4: 276.
- Robertson, E. M., A. Pascual-Leone und D. Z. Press (2004). "Awareness modifies the skill-learning benefits of sleep." *Curr Biol* 14(3): 208-212.
- Sagi, D. (2011). "Perceptual learning in Vision Research." *Vision Res* 51(13): 1552-1566.
- Sawangjit, A., C. N. Oyanedel, N. Niethard, C. Salazar, J. Born und M. Inostroza (2018). "The hippocampus is crucial for forming non-hippocampal long-term memory during sleep." *Nature* 564(7734): 109-113.



- Schwartz, S., P. Maquet und C. Frith (2002). "Neural correlates of perceptual learning: a functional MRI study of visual texture discrimination." *Proc Natl Acad Sci U S A* 99(26): 17137-17142.
- Seitz, A. R. und H. R. Dinse (2007). "A common framework for perceptual learning." *Curr Opin Neurobiol* 17(2): 148-153.
- Shein-Idelson, M., J. M. Ondracek, H. P. Liaw, S. Reiter und G. Laurent (2016). "Slow waves, sharp waves, ripples, and REM in sleeping dragons." *Science* 352(6285): 590-595.
- Shoham, D., M. Hübener, S. Schulze, A. Grinvald und T. Bonhoeffer (1997). "Spatio-temporal frequency domains and their relation to cytochrome oxidase staining in cat visual cortex." *Nature* 385(6616): 529-533.
- Siegel, J. M. (2005). "Clues to the functions of mammalian sleep." *Nature* 437(7063): 1264-1271.
- Smith, C. und L. Lapp (1986). "Prolonged increases in both PS and number of REMs following a shuttle avoidance task." *Physiology & Behavior* 36(6): 1053-1057.
- Sowden, P., I. Davies, D. Rose und M. Kaye (1996). "Perceptual Learning of Stereoacuity." *Perception* 25(9): 1043-1052.
- Squire, L. und S. Zola-Morgan (1991). "The medial temporal lobe memory system." *Science* 253(5026): 1380-1386.
- Stickgold, R., L. James und J. A. Hobson (2000). "Visual discrimination learning requires sleep after training." *Nature Neuroscience* 3(12): 1237-1238.
- Stickgold, R., D. Whidbee, B. Schirmer, V. Patel und J. A. Hobson (2000). "Visual Discrimination Task Improvement: A Multi-Step Process Occurring During Sleep." *Journal of Cognitive Neuroscience* 12(2): 246-254.
- Talluri, B. C., S. C. Hung, A. R. Seitz und P. Series (2015). "Confidence-based integrated reweighting model of task-difficulty explains location-based specificity in perceptual learning." *J Vis* 15(10): 17.
- Thomas, O. M., B. G. Cumming und A. J. Parker (2002). "A specialization for relative disparity in V2." *Nature Neuroscience* 5(5): 472-478.
- Tononi, G. und C. Cirelli (2006). "Sleep function and synaptic homeostasis." *Sleep Medicine Reviews* 10(1): 49-62.
- Vidnyánszky, Z. und W. Sohn (2005). "Learning to suppress task-irrelevant visual stimuli with attention." *Vision Research* 45(6): 677-685.
- Wagner, U., S. Gais, H. Haider, R. Verleger und J. Born (2004). "Sleep inspires insight." *Nature* 427(6972): 352-355.
- Wang, R., L. J. Cong und C. Yu (2013). "The classical TDT perceptual learning is mostly temporal learning." *J Vis* 13(5).

- Xiao, L. Q., J. Y. Zhang, R. Wang, S. A. Klein, D. M. Levi und C. Yu (2008). "Complete transfer of perceptual learning across retinal locations enabled by double training." *Curr Biol* 18(24): 1922-1926.
- Xiong, Y. Z., J. Y. Zhang und C. Yu (2016). "Bottom-up and top-down influences at untrained conditions determine perceptual learning specificity and transfer." *Elife* 5.
- Yotsumoto, Y. und T. Watanabe (2008). "Defining a link between perceptual learning and attention." *PLoS Biol* 6(8): e221.
- Zhang, J. Y., G. L. Zhang, L. Q. Xiao, S. A. Klein, D. M. Levi und C. Yu (2010). "Rule-based learning explains visual perceptual learning and its specificity and transfer." *J Neurosci* 30(37): 12323-12328.

## 7 Erklärungen zum Eigenanteil

Die vorliegende Arbeit wurde im Institut für Medizinische Psychologie und Verhaltensneurologie der Universität Tübingen unter Betreuung von Herrn Prof. Dr. Manfred Hallschmid durchgeführt. Die Konzeption der Studie erfolgte durch Herrn Dr. Jens Klinzing, Herrn Dr. Karsten Rauss und Frau Dr. Hendrikje Nienborg.

Die Datenerhebung (Probandensuche, Durchführung des Experiments etc.) und Datenauswertung wurden, nach Einarbeitung durch Herrn Dr. Jens Klinzing, eigenständig von mir durchgeführt.

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

Tübingen, den \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_  
Lena Nicole Herbrink

## 8 Publikation

Teile der vorliegenden Dissertationsschrift wurden bereits in folgender Publikation veröffentlicht:

Klinzing, Jens; Herbrik, Lena; Nienborg, Hendrikje; Rauss, Karsten. (2020). Binocular disparity-based learning is retinotopically specific and independent of sleep. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. 375. 10.1098/rstb.2019.0463.

## 9 Danksagung

Ich möchte mich bei Herrn Prof. Dr. Manfred Hallschmid für das Überlassen des Dissertationsthemas und die Bereitstellung der für die Durchführung der Arbeit notwendigen Räumlichkeiten, Materialien und finanziellen Mittel bedanken.

Ein besonderes Dankeschön geht an Dr. Jens Klinzing für die sehr gute wissenschaftliche Betreuung meiner Arbeit. Vielen Dank für die ausführliche Einarbeitung sowie die stetige Erreichbarkeit an den Versuchsterminen, für die Unterstützung zur Auswertung der Daten und insbesondere für die Hilfestellung zur Verfassung der Dissertationsschrift.

Mein herzlichster Dank gilt auch Herrn Dr. Karsten Rauss für die zusätzliche Unterstützung und die zahlreichen fachlichen Diskussionen. Auch danke ich für die Möglichkeit, dass ich jederzeit meine Fragen stellen konnte und stets sehr gut betreut war.

Ein herzlicher Dank für die Konzeption der Studie geht neben Herrn Dr. Jens Klinzing und Herrn Dr. Karsten Rauss auch an Frau Dr. Hendrikje Nienborg.

Bei den Mitgliedern des Institutes bedanke ich mich für die angenehme und kollegiale Arbeitsatmosphäre.

Außerdem danke ich meiner Familie und meinen Freunden, insbesondere meinen Eltern, für die stetige Unterstützung während meiner Promotion.

Zuletzt geht mein Dank an alle Probanden, die während ihrer Freizeit zum Gelingen meiner Studie beigetragen haben.

## 10 Anhang



## Einverständniserklärung

**Studienbezeichnung:** Der Einfluss von Schlaf auf visuelle Tiefenwahrnehmung

Versuchsleiter: Lena Herbrik, Jens Klinzing

Aufwandsentschädigung: \_\_\_\_\_ Versuchsdatum (letzter Termin): \_\_\_\_\_

### Probandendaten (bitte in Druckbuchstaben ausfüllen):

Name, Vorname \_\_\_\_\_ Geburtsdatum: \_\_\_\_\_  
Straße \_\_\_\_\_  
PLZ, Ort \_\_\_\_\_  
Tel.: \_\_\_\_\_

Hiermit versichere ich, dass ich freiwillig an dieser Studie teilnehme, wobei ich mir vorbehalte, meine Mitwirkung jederzeit ohne Angabe von Gründen zu beenden. In diesem Fall werde ich für meine Teilnahme anteilmäßig bezahlt. Aufwandsentschädigungen werde ich ggf. selbstständig versteuern. Ich wurde über den Inhalt, die Vorgehensweise und die Risiken der Studie in verständlicher Form aufgeklärt. Darüber hinaus habe ich eine Kopie der Studieninformation erhalten. Meine Fragen wurden ausreichend und verständlich beantwortet. Ich hatte genügend Zeit, mich gegen eine Teilnahme an der Studie zu entscheiden und willige hiermit in diese ein.

Ich leide nicht an Krankheiten. Ich habe auch keine psychiatrischen Störungen (insbesondere Psychose, Schizophrenie oder andere psychische Erkrankungen), neurologischen Erkrankungen oder Allergien. Ich nehme keine Medikamente ein. Sollte sich dies während meiner Teilnahme am Experiment ändern, werde ich den Versuchsleiter sofort davon unterrichten. Ich habe in den letzten zwei Monaten an keinem anderen Experiment teilgenommen, bei dem mir Medikamente verabreicht wurden oder ähnliche Gedächtnistests durchgeführt wurden. Ich werde bis zum Abschluss dieser Studie nicht an solchen Experimenten teilnehmen.

**Ich erkläre, dass ich mit der im Rahmen der Studie erfolgenden Erhebung und Verarbeitung von Daten und ihrer verschlüsselten (pseudonymisierten) Weitergabe einverstanden bin. Ich stimme zu, dass bevollmächtigte Personen zum Zwecke der Überprüfung der Daten Einblick in meine persönliche Krankenakte nehmen dürfen und entbinde den behandelnden Arzt insoweit von seiner ärztlichen Schweigepflicht. Mir ist bewusst, dass die Ergebnisse dieser Studie in medizinischen Fachzeitschriften veröffentlicht werden, allerdings in anonymisierter Form, so dass ein direkter Bezug zu meiner Person nicht hergestellt werden kann. Ich wurde darüber informiert, dass ich jederzeit Auskunft über meine gespeicherten Daten und die Berichtigung von fehlerhaften Daten verlangen kann. Ich weiß, dass ich jederzeit, beispielsweise beim Widerruf der Studienteilnahme, verlangen kann, dass meine bis dahin erhobenen Daten gelöscht oder unverzüglich anonymisiert werden. Ich erkläre, dass ich über die Erhebung und Verarbeitung meiner in dieser Studie erhobenen Daten und meine Rechte angemessen informiert wurde. Ich stimme der Verwendung der im Rahmen dieser Studie erhobenen Daten in der oben und in der Probandeninformation beschriebenen Form zu.**

Tübingen, den \_\_\_\_\_ Unterschrift Proband/in: \_\_\_\_\_

Tübingen, den \_\_\_\_\_ Unterschrift Versuchsleiter/in: \_\_\_\_\_

## Stanford Schläfrigkeitsskala

Probandencode:

Datum:

Uhrzeit:

Dies ist ein kurzer Fragebogen, um zu erfassen, wie munter Sie sich fühlen. Bitte schätzen Sie ein, wie Sie sich jetzt im Moment fühlen, indem Sie die jeweilige Zahl einkreisen (es ist nur eine Auswahl möglich)!

<b>Grad der Schläfrigkeit</b>	<b>Einschätzung</b>
Ich fühle mich aktiv, vital, aufmerksam und hellwach	1
Ich funktioniere sehr gut, aber nicht mit Spitzenleistung; ich kann mich konzentrieren	2
Ich bin wach, aber entspannt; ich kann reagieren, bin aber nicht voll aufmerksam	3
Ich bin etwas müde, fühle mich schlapp	4
Ich fühle mich müde und verlangsamt; habe keine Lust mehr wach zu bleiben	5
Ich fühle mich schläfrig, benebelt; kämpfe mit dem Schlaf; würde mich lieber hinlegen	6
Ich kann nicht länger gegen den Schlaf ankämpfen, werde bald einschlafen; habe traumähnliche Gedanken	7
Schlafen	X



Fragebogen zu Probandendaten (bitte ab horizontaler Linie ausfüllen)

- Probandencode:
  - Datum:
  - Bedingung:                      Morgens O                      Abends O
- 

- Alter:
- Geschlecht:                      w                      m
- Brillenträger:                      ja                      nein
- Raucher:                      ja                      nein
- Größe:
- Gewicht:
- Beruf/Studienfach:
  
- Gesundheit heute?
- Medikamente/Drogen heute?
- Nacharbeit in letzten 6 Wochen?
- Wann zum letzten Mal Kaffee oder Cola getrunken?
- Heute besonderen Stress gehabt?
  
- Zu welcher Uhrzeit normalerweise abends zum Schlafen ins Bett?
- Wieviel Stunden Schlaf normalerweise pro Nacht?
- Üblicherweise auch Schlaf tagsüber? Wenn ja, wann, wie viel?
  
- Zu welcher Uhrzeit letzte Nacht zum Schlafen ins Bett?
- Wann heute aufgestanden?
- Wieviel Stunden Schlaf letzte Nacht?
- Heute Schlaf tagsüber? Wenn ja, wann, wie viel?
- Vorherige Schlafexperimente mitgemacht? Wenn ja, wann, welche, bei wem?
  
- Andere Besonderheiten?

**Studie: Der Einfluss von Schlaf auf visuelle Tiefenwahrnehmung**

**Probandencode:**

**Experimentator/in:**

Sehschärfe (Acc C):  OK  nicht OK: \_\_\_\_\_

Ocular Dominance:  rechts  links  unklar

**Sessionpaar 1**

Datum Termin Lernen:  Nachttermin (Lernen abends)?

Beginn Termin Lernen (Warmup):

Beginn Termin Abfrage (Refresh):

Probanden-Protokoll/Actiwatch:  OK  nicht OK: \_\_\_\_\_

*Falls Nacht-Bedingung:*

*Eingeschlafen:*

*Aufgewacht:*

*Schlafdauer:*

**Sessionpaar 2**

Datum Termin Lernen:  Nachttermin (Lernen abends)?

Beginn Termin Lernen (Warmup):

Beginn Termin Abfrage (Refresh):

Probanden-Protokoll/Actiwatch:  OK  nicht OK: \_\_\_\_\_

*Falls Nacht-Bedingung:*

*Eingeschlafen:*

*Aufgewacht:*

*Schlafdauer:*

# Protokoll Actiwatch

Datum: \_\_\_\_\_

VP-Nr: \_\_\_\_\_

_____ Uhr	_____
_____ Uhr	_____
_____ Uhr	_____
_____ Uhr	_____
_____ Uhr	_____
_____ Uhr	_____

## Für Nacht-Pause:

_____ Uhr	Licht ausgemacht
_____ Uhr	Aufgestanden

Der/die Proband/in hat die Actiwatch erhalten.

\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_

Datum

Unterschrift Probandin/in

Unterschrift Studienleiter

Der/die Proband/in hat die Actiwatch zurückgegeben.

\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_

Datum

Unterschrift Probandin/in

Unterschrift Studienleiter

## Probandenbriefing 12 h-Pause

Wir machen jetzt eine 12-stündige Pause, nach der wir uns wieder im Institut sehen. Während dieser Zeit beachte bitte Folgendes:

Bitte keine Drogen, unangemeldete Medikamente oder Alkohol.

### Bei Tag-Pause:

Bitte **auf keinen Fall einschlafen**. Auch keine Nickerchen oder nur kurz wegdümmern!

### Nacht-Pause:

Gehe bitte unbedingt **vor 00:00** Uhr schlafen und versuche **etwa 8 h, aber min. 6 h** zu schlafen.

### Actiwatch

Im Rahmen des Experiments erhältst du von uns eine Actiwatch. Diese misst deine **Aktivität** und die **Helligkeit** in deiner Umgebung. Du trägst diese von jetzt bis zum Ende der 12 h-Pause. Die Actiwatch ist sehr teuer, deshalb bitten wir dich, sehr achtsam damit umzugehen. Getragen wird die Actiwatch bei **Rechtshändern** am **linken Handgelenk**, bei **Linkshändern** am **rechten Handgelenk**.

**Die Actiwatch ist nicht wasserfest, deshalb vor dem Duschen oder Schwimmen unbedingt immer ablegen!**

Bei bestimmten Ereignissen bitten wir dich, eine Markierung zu setzen. Dafür den Knopf an der Actiwatch **2 Sekunden lang** gedrückt halten.

- Ablegen, z. B. wegen Duschen
- wieder Anlegen
- sonstige Unregelmäßigkeiten/Besonderheiten
- Wenn die Pause über Nacht geht: **Schlafen legen** und **Aufstehen**

Jede Markierung und den Grund hierfür bitte in das Protokoll eintragen.

## Abschlussfragebogen

Probandencode:

Uhrzeit:

### Frage 1

War es schwierig für dich, nicht direkt auf die Muster zu schauen?

Bewerte auf einer Skala von 1 bis 10

(1 = überhaupt nicht schwierig, 10 = extrem schwierig):

**1 – 2 – 3 – 4 – 5 – 6 – 7 – 8 – 9 – 10**

### Frage 2

Wie anstrengend war das Experiment generell für dich?

Bewerte auf einer Skala von 1 bis 10

(1 = überhaupt nicht anstrengend, 10 = extrem anstrengend):

**1 – 2 – 3 – 4 – 5 – 6 – 7 – 8 – 9 – 10**

### Frage 3

Ist Dir während des Experiments irgendetwas aufgefallen?

### Frage 4

Sind Dir Regelmäßigkeiten in der Abfolge der Fern/Nah-Durchgänge aufgefallen?

ja  nein

Welche?

---

### Frage 5

Falls ja, wann ist Dir die Regelmäßigkeit aufgefallen?