

**Aus der Klinik für Neurologie  
der Medizinischen Fakultät Charité – Universitätsmedizin Berlin**

**DISSERTATION**

**Effektives prozedurales Lernen: der prädiktive Wert der Sättigung  
früher Lerneffekte (Priming) für die prozedurale  
Gedächtniskonsolidierung**

**zur Erlangung des akademischen Grades  
Doctor medicinae (Dr. med.)**

**vorgelegt der Medizinischen Fakultät  
Charité – Universitätsmedizin Berlin**

**von**

**Eva Breuer  
aus Berlin**

**Gutachter:**

1. Prof. Dr. med. S.A. Brandt
2. Prof. Dr. F. Binkofski
3. Priv.-Doz. Dr. med. G. Arnold

**Datum der Promotion:** 20.11.2009

# Inhaltsverzeichnis

<b>1 EINLEITUNG</b>	<b>6</b>
<b>1.1 Zielsetzung</b>	<b>6</b>
<b>1.2 Gedächtnis</b>	<b>6</b>
1.2.1 Das deklarative und nicht-deklarative Gedächtnis	6
1.2.2 Dissoziationen zwischen deklarativen und nicht-deklarativen Gedächtnis	8
<b>1.3 Priming</b>	<b>10</b>
1.3.1 Der Einfluss der Wiederholung auf Primingeffekte	12
1.3.2 Die Bedeutung der Spezifität im Priming	13
<b>1.4 Das Erlernen von Fertigkeiten („Skill learning“)</b>	<b>14</b>
1.4.1 Neuronale Orte des Erlernens von Fertigkeiten	15
1.4.2 Schnelles („fast learning“) und langsames Lernen („slow learning“)	
Lernphasen im Erwerb einer Fertigkeit	17
1.4.2.1 Schnelles Lernen („fast learning“)	17
1.4.2.2 Verzögerte Lernprozesse („Off-line learning“)	
und langsames Lernen („slow learning“)	19
<b>1.5 Priming und das Erlernen einer Fertigkeit</b>	<b>20</b>
<b>1.6 Prozedurale Gedächtniskonsolidierung</b>	<b>21</b>
<b>1.7 Die Rolle des Schlafs für verzögerte Leistungszugewinne</b>	<b>24</b>
<b>2. HERLEITUNG DER FRAGESTELLUNG</b>	<b>26</b>
<b>3. METHODIK</b>	<b>29</b>
<b>3.1 Probanden</b>	<b>29</b>
<b>3.2 Studienaufbau</b>	<b>29</b>
<b>3.3 Studienaufgabe und Stimuli</b>	<b>29</b>
<b>3.4 Studienablauf</b>	<b>30</b>
<b>3.5 Experiment 1</b>	<b>31</b>
3.5.1 Priming und der Algorithmus der Sättigung der Primingeffekte	31

<b>3.6 Experiment 2</b>	<b>32</b>
<b>3.7. Statistische Analyse</b>	<b>33</b>
<b>4. ERGEBNISSE</b>	<b>34</b>
<b>4.1 Experiment 1</b>	<b>34</b>
<b>4.2 Experiment 2</b>	<b>36</b>
<b>4.3 Vergleich der Gruppen B und C</b>	<b>37</b>
<b>4.4 Zusammenfassung</b>	<b>38</b>
<b>5. DISKUSSION</b>	<b>40</b>
<b>5.1 Der vorhersagende Wert der Sättigung der Primingeffekte für den verzögerten Leistungszugewinn</b>	<b>40</b>
<b>5.2 Die Zeit und der Schlaf – mögliche weitere Einflussfaktoren auf das Entstehen verzögerter Leistungszugewinne</b>	<b>41</b>
<b>5.3 Unterschiede zu vorangegangenen Studien in der Bewertung von Primingeffekten</b>	<b>42</b>
<b>5.4 Die Sättigung der Primingeffekte – ein Maßstab für die Neuartigkeit einer Erfahrung</b>	<b>42</b>
<b>5.5 Die Bedeutung der Sättigung der Primingeffekte für die neuronalen Mechanismen, die dem prozeduralem Lernen zugrunde liegen</b>	<b>44</b>
5.5.1 Neuronale Veränderungen während der frühen Lernphase	45
5.5.2 Neuronale Veränderungen nach ausgedehnterem Training	46
5.5.3 Die Sättigung der Primingeffekte – ein möglicher Wechsel in den neuronalen Mechanismen, die dem prozeduralen Lernen zugrunde liegen	47
<b>6. FAZIT</b>	<b>50</b>
<b>7. AUSBLICK</b>	<b>50</b>

**8. ZUSAMMENFASSUNG** **51**

---

**9. LITERATURVERZEICHNIS** **54**

---

# 1. EINLEITUNG

## 1.1 Zielsetzung

Beim Erlernen einer Fertigkeit erfolgt anfangs eine rasche Leistungssteigerung. Diese Leistungssteigerung erschöpft bzw. „sättigt“ sich jedoch häufig noch innerhalb der ersten Trainingssitzung. Neben diesen Leistungsverbesserungen die unmittelbar während des Trainings anfallen, können zudem in der Zeit nach dem Training verzögert Leistungsverbesserungen entstehen („off - line learning“). Das Auftreten dieser verzögerten Leistungszugewinne im nachfolgenden Training gilt als ein Konsolidierungsphänomen im prozeduralen Lernen.

Es wird angenommen, dass die initiale Trainingserfahrung die Entwicklung dieser verzögerten Leistungsverbesserungen anstößt. Welche Trainingsmerkmale hierbei jedoch die Entwicklung dieser Leistungszugewinne im Detail auslösen ist nicht bekannt. Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit ist eine Studie (Hauptmann und Karni, 2002), die darauf hinweist, dass es die Sättigung der Primingeffekte innerhalb einer Trainingssitzung sein könnte, die diese Entwicklung auslöst. Ziel der vorliegenden Arbeit war die Klärung der Frage, ob die initiale Sättigung der Primingeffekte im frühen prozeduralen Lernen den auslösenden Faktor für das Auftreten dieser verzögerten Leistungsverbesserungen darstellt.

## 1.2. Gedächtnis

Gedächtnis bezeichnet die Fähigkeit Erfahrungen und Informationen abrufbar zu speichern. Lernen und die Fähigkeit zur Gedächtnisbildung gehören zu den essentiellen Leistungen des Menschen. Sie sind untrennbar miteinander verbunden. Squire (1987) definiert Lernen und Gedächtnis wie folgt: “ Learning is the process of acquiring new information, while memory refers to the persistence of learning in a state that can be revealed at a later time.” Das Gedächtnis stellt ein aktives System dar, das Informationen und Erfahrungen aufnimmt, kodiert, modifiziert, speichert und wieder abrufen. Die Gedächtnisbildung kann in einzelne Stufen der Informationsverarbeitung unterteilt werden, wobei zwischen der Aufnahme neuer Informationen, deren Konsolidierung und Abrufen differenziert wird.

Neben der traditionellen Einteilung des Gedächtnisses nach zeitlichen Aspekten u.a. in ein Kurzzeit- und Langzeitgedächtnis (Atkinson & Shiffrin, 1968), kann das Gedächtnis auch unter inhaltlichen Gesichtspunkten differenziert werden (Cohen und Squire, 1980; Cohen und Eichenbaum, 1993; Schacter,1987). So lässt sich das Gedächtnis nach der Art der

Informationsspeicherung und der des Informationsabrufes in ein deklaratives und nicht-deklaratives Gedächtnis unterteilen (Squire, 1987; Squire und Zola, 1996).

### 1.2.1 Das deklarative Gedächtnis und nicht-deklarative Gedächtnis<sup>1</sup>

Allgemein verstehen wir unter Gedächtnis das gezielte Einspeichern von Informationen und deren willentlichen Abruf. In der Wissenschaft wird diese Form des Gedächtnisses als deklaratives Gedächtnis bezeichnet.

Im **deklarativen Gedächtnis** werden bewusst abrufbare Informationen über das eigene Leben und Sachwissen (Cohen und Squire, 1980; Cohen und Eichenbaum, 1993) gespeichert. Es wird in ein episodisches (Speicher für Ereignisse und persönliche Erfahrungen) und in ein semantisches Gedächtnis (Inhalte von Begriffen, Zeichen und Symbolen) unterteilt (Tulving, 1987). Die Inhalte des deklarativen Gedächtnisses sind prinzipiell erklärbar und können durch den willentlichen Akt des „sich an etwas Erinnerns“ in das Bewusstsein zurückgerufen werden. Sie sind schnell und flexibel einsetzbar, jedoch nicht immer verfügbar, da sie an einen wachen Bewusstseinszustand gebunden sind. Strukturen des Temporallappens, wie des Hippokampus, einschließlich des entorhinalen, perirhinalen und parahippokampalen Kortex, bilden einen essentiellen Teil dieses „medialen temporalen Gedächtnissystems“, das erforderlich ist, um ein unbefristetes und langfristig nutzbares deklaratives Gedächtnis zu bilden (Squire und Zola-Morgan, 1996). Eine Schädigung dieser Strukturen führt zu einem Verlust des deklarativen Gedächtnisses (z.B. Scoville und Milner, 1957; Zola-Morgan & Squire, 1986; Squire, 1987).

Da das deklarative Gedächtnis mit intentionaler Erinnerung an frühere Erfahrungen verbunden ist, wird es durch die bewusste Erinnerung an Lerninhalte in Bezug auf eine vorangegangene Lernphase gemessen (Schacter et al., 1993). In einem typischem Versuchsaufbau zum deklarativen Gedächtnis wird Teilnehmern eine Serie von Bildern, Wörtern oder andere Gruppen von „zu merkenden Materialien“ gezeigt. In einem späteren Gedächtnistest, müssen sie an die vorherige Studienepisode zurückdenken, um die richtige Antwort zu finden (Schacter et al., 1993).

---

<sup>1</sup> Die Dichotomie deklaratives vs. nicht-deklaratives Gedächtnissystem bezieht sich auf Squire (1987) sowie Squire und Zola (1996). Weitere Klassifikationen unterscheiden zwischen expliziten vs. implizitem Gedächtnis (Schacter 1987) bzw. deklarativem vs. prozeduralem (Cohen und Squire (1987) und Cohen und Eichenbaum (1993)) Gedächtnissystem. Sie zählen innerhalb der Theorien zum menschlichen Gedächtnis zu den Systemansätzen, die das Gedächtnis als die Gesamtheit multipler und empirisch trennbarer Komponenten oder Systeme betrachten. Diesem stehen Konzepte gegenüber, die im Rahmen einer funktionalen Betrachtung einen Ansatz unterschiedlicher beteiligter Prozesse verfolgen (z.B. Blaxton, 1989, Roediger & McDermott, 1993). Es existieren verschiedene Konzepte, die eine Integration von prozess- und systemtheoretischen Ansätzen anstreben (z.B. Schacter, 1992).

Viele Erfahrungen wirken sich jedoch auf unser Erleben und Verhalten aus, ohne dass sie uns dabei bewusst würden. Dieser uns unbewusste Einfluss vergangener Erfahrungen auf unser Verhalten macht das **nicht-deklarative Gedächtnis** aus (Schacter und Buckner, 1998).

In ihm ist der Bestand an erlernten Fertigkeiten und Verhaltensweisen gespeichert (Cohen und Eichenbaum, 1993). Das nicht-deklarative Gedächtnis wird gebildet durch Priming<sup>2</sup>, durch das Erlernen von perzeptuellen und / oder motorischen Fertigkeiten sowie durch assoziatives (klassisches und operantes Konditionieren) und nicht assoziatives (Habituation und Sensitivierung) Lernen (Cohen und Eichenbaum, 1993). Im Gegensatz zum deklarativen Gedächtnis können im nicht-deklarativen Gedächtnis Einspeicherungs- und Abrufprozesse ohne die Mitwirkung des Bewusstseins erfolgen (Cohen und Eichenbaum, 1993, Cohen und Squire, 1980). Die Inhalte werden direkt durch die Ausführung abgerufen, ohne bewusstes Bemühen und ohne dass man sich den Rückruf auf das Gedächtnis vergegenwärtigt. Das nicht-deklarative Gedächtnis drückt sich allein im Verhalten aus, zum Beispiel in einer durch vorherige Übung erlangten Leistungssteigerung. Für das Auftreten der Leistungssteigerung ist es nicht erforderlich, dass sich die Person an die erfolgte Übung erinnert. Selbst bei Amnesie resultiert kein Verlust dieser Form des Gedächtnisses (Cohen und Eichenbaum, 1993; Schacter et al., 1993). Die nicht-deklarative Gedächtnisbildung ist im Gegensatz zur deklarativen Gedächtnisbildung langsam. Des Weiteren sind die erworbenen Gedächtnisinhalte unflexibel, d.h. nur im Vollzug der entsprechenden Tätigkeit abrufbar.

Hirnareale, die für das nicht-deklarative Gedächtnis von Bedeutung sind, umfassen Areale des Neokortex, der Amygdala, des Striatums und des Cerebellums (Squire & Zola-Morgan, 1996).

### **1.2.2 Dissoziationen zwischen deklarativen und nicht - deklarativem Gedächtnis**

Theorien zur Unterteilung des Gedächtnisses in deklarativ und nicht-deklarativ beruhen auf Studien über das Gedächtnis eines amnestischen Patienten H.M. (Milner et al., 1968). Diesem wurden 1953 aufgrund einer schweren Epilepsie beidseitig die medialen Temporallappen einschließlich des Hippokampus operativ entfernt. Seit der Operation litt H.M. an einer schweren anterograden Amnesie, das heißt er konnte keine Ereignisse behalten, die sich nach der Operation ereigneten, noch konnte er neues Faktenwissen in seinem Gedächtnis bewahren. Milner et al. (1968) beobachteten jedoch, dass H.M. trotz seines offensichtlichen

---

<sup>2</sup> Priming bezeichnet die genauere bzw. schnellere Verarbeitung eines Objektes oder einer Erfahrung als Folge einer vorangegangenen unbewußten Verarbeitung des Objektes oder Ereignisses.

Gedächtnisverlustes motorische Fertigkeiten erlernen und behalten konnte. H.M. verbesserte von Training zu Training seine Fähigkeit einen Stern nachzuzeichnen, den er nur im Spiegel sah, obwohl er danach keine Erinnerung an die Aufgabe und die eigentlichen Trainingssitzungen hatte. Weiterführende Studien an amnestischen Patienten ergaben, dass die Lernfähigkeit amnestischer Patienten vergleichbar mit der von Gesunden ist, wenn die Aufgabenstellung keinen Erinnerungsbezug an vorherige Trainingssitzungen erforderte (Schacter et al., 1993). So konnten z.B. in Ergänzungsaufgaben von Wortstämmen oder Bildfragmenten äquivalente Leistungen bei amnestischen Patienten und gesunden Probanden erzielt werden (Warrington und Weißkrantz, 1974). Für die Bewältigung dieser Aufgaben sind keine expliziten Erinnerungen an vorangegangene Lernphasen nötig<sup>3</sup>. Sobald die amnestischen Patienten jedoch dazu aufgefordert wurden, sich an vorherige Lernsituationen zu erinnern, um eine gegebene Aufgabe zu erfüllen, traten die zu erwartenden Unterschiede zwischen den beiden Gruppen auf (z.B. Warrington und Weißkrantz 1974; Schacter, 1985). Studien ergaben, dass neben der erhaltenen Lernfähigkeit für motorische und perzeptuelle Fertigkeiten auch Priming bei amnestischen Patienten intakt geblieben war (Milner, Corkin & Teuber, 1968; Cohen und Squire, 1980; Cohen et al., 1984).

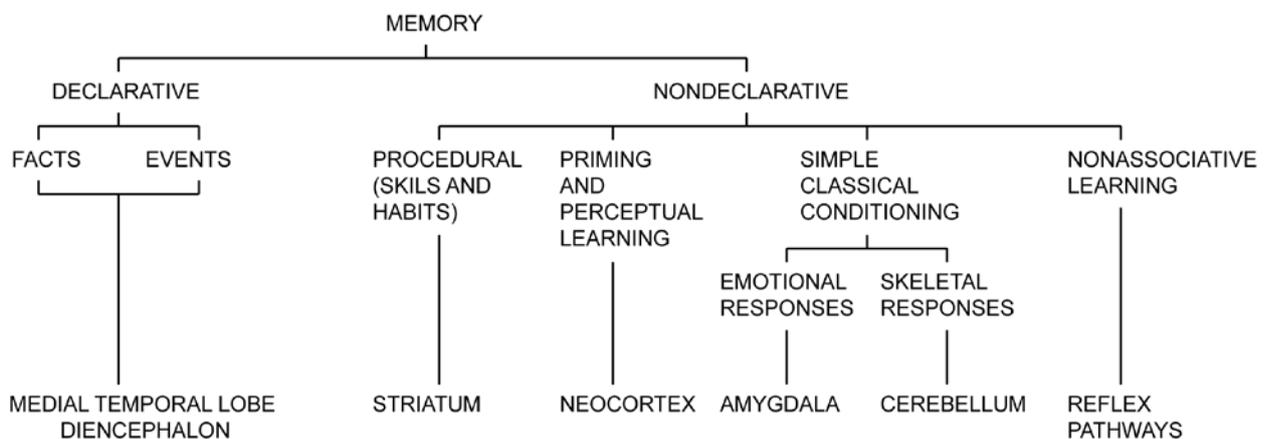
Diese Beobachtungen demonstrierten, dass es sich bei dem Gedächtnis nicht um eine einzelne über verschiedene Hirnareale verteilte Gedächtnispräsentation handeln konnte und dass Gedächtnisinhalte auf verschiedene Weise gespeichert, verarbeitet und abgerufen werden können. Weiterführende Studien brachten Dissoziationen zwischen dem deklarativen und nicht-deklarativem Gedächtnis auch bei gesunden Probanden zum Vorschein. Experimentelle Variablen beeinflussen die zwei Gedächtnisformen unterschiedlich und zum Teil sogar in entgegengesetzte Richtungen (Graf et al., 1982; Jacoby und Dallas, 1981; Tulving et al., 1982). Weitere Evidenz für eine Unterscheidung von deklarativem und nicht-deklarativem Gedächtnis ergibt sich aus der statistischen Unabhängigkeit der erbrachten Leistung in Testaufgaben der verschiedenen Gedächtnisformen. Die Leistungen in beiden Testtypen korreliert nicht (Jacoby und Witherspoon, 1982; Tulving et al. 1982).

Durch Squire (1987) wurden die Begriffe des deklarativen und nicht-deklarativen Gedächtnisses eingeführt. Das deklarative Gedächtnis wurde zunächst als „Wissen, dass“, das nicht-deklarative Gedächtnis, als „Wissen, wie“ definiert. Graf und Schacter schlossen 1985 aus dem Nachweis

---

<sup>3</sup> In einer ersten Übungssitzung werden den Probanden z.B. eine Liste von Wörtern präsentiert. In einer zweiten Sitzung wird dann nur ein Teil des Wortes dargeboten und die Probanden aufgefordert den Wortstamm mit dem dem ersten Wort zu ergänzen, dass ihnen in den Sinn kommt. Die Lerneffekte zeigen sich darin bevorzugt mit Wörtern zu ergänzen, die zuvor präsentiert wurden (z.B. Graf et al, 1984).

von Dissoziationen zwischen den Leistungen amnestischer Patienten in Tests mit/ohne Erinnerungsbezug auf das Vorhandensein einer expliziten und impliziten Gedächtnisform. Squire und Zola erweiterten 1996 die anfängliche Unterscheidung zwischen „Wissen, dass“ und „Wissen, wie“ auf die unter dem Begriff des nicht-deklarativen Gedächtnis zusammengefassten Lernphänomene und prägten den Begriff des prozeduralen Gedächtnisses für das Erlernen von Fertigkeiten. In der vorliegenden Arbeit wird weiterhin auf die von Squire (1987) eingeführte Terminologie des deklarativen und nicht-deklarativen Gedächtnisses zurückgegriffen.



**Abb. 1.:** Taxonomie der verschiedenen Langzeitgedächtnissysteme: Das deklarative und nicht-deklarative Gedächtnissystem nach Squire und Zola (1996).

### 1.3. Priming

Priming (to prime, vorbereiten, in Betrieb setzten) ist die verbesserte Fähigkeit zur Verarbeitung, Wahrnehmung oder Identifikation eines Reizes, die darauf beruht, dass dieser Reiz zuvor schon einmal wahrgenommen wurde (Schacter und Tulving, 1990; Schacter und Buckner, 1998). Eine einzelne, wiederholte Verarbeitung eines gegebenen Stimulus resultiert in einer schnelleren und / oder genaueren Verarbeitung (Schacter und Tulving, 1990). Wenn jemand z.B. gebeten wird ein ihm präsentiertes Bild in aller Kürze zu benennen, wird er schneller reagieren können, wenn er das Bild zuvor schon einmal gesehen hat. Diese Zunahme in der Reaktionsgeschwindigkeit drückt Priming aus. Der durch Priming erzielte Leistungszugewinn wird als Primingeffekt bezeichnet (Schacter und Tulving, 1990).

Man unterscheidet perzeptuelles Priming von konzeptuellem Priming (Schacter und Buckner, 1998). Konzeptuelles Priming erfordert eine semantische Verarbeitung, z.B. das Assoziieren eines Begriffes zu einem vorgegebenen Begriff (Shimamura & Squire, 1984) oder das

Generieren von Exemplaren zu vorgegebenen Kategorien (Srinivas & Roediger, 1990). Perzeptuelles Priming erfordert lediglich die Wahrnehmung der vorgegebenen Stimuli. Es wird auch als Repetition Priming oder direktes Priming bezeichnet (Ochsner et al., 1994). In der vorliegenden Untersuchung wird Repetition Priming als Methode verwendet und Priming ausschließlich auf perzeptuelles Priming bezogen.

Das klassische Primingexperiment besteht aus zwei Sitzungen. In einer ersten Übungssitzung werden den Probanden Stimuli dargeboten, auf die sie reagieren müssen. In einer zweiten Testsitzung werden einige der zuvor dargebotenen Stimuli wiederholt präsentiert und neue Stimuli in die Aufgabe miteinbezogen (Tulving und Schacter, 1990). Priming drückt sich dadurch aus, dass auf wiederholt dargebotene Stimuli schneller und / oder genauer reagiert wird, als auf erstmalig dargebotene Stimuli. Der Unterschied in der Leistung zwischen erstmalig und wiederholt präsentierten Stimuli macht den Primingeffekt aus und stellt einen Maßstab für die Größe des Primingeffektes dar (Tulving und Schacter, 1990). Es wurden zahlreiche Studien mit unterschiedlichen Stimuli durchgeführt, um Priming zu untersuchen. Stimuli waren z.B. Pseudowörter (Keane et al., 1994; Bowers, 1996), bekannte und unbekannte Objekte (Biedermann und Cooper, 1991), visuelle Muster (Musen und Squire, 1992) und Umweltgeräusche (Chiu und Schacter, 1995). Einige Studien zeigten, dass der Primingeffekt über einen langen Zeitraum von Monaten bis zu einem Jahr fortbestand (Cave, 1997; Cave und Squire, 1992).

Üblicherweise wird Priming anhand von Experimenten gemessen, in denen untersucht wird, wie die einzelne Verarbeitung eines Stimulus die folgende Verarbeitung dieses Stimulus beeinflusst. Es werden jedoch auch Studien konzipiert, die untersuchen, wie sich Priming über weitere Wiederholungen hinaus verhält. In der neurowissenschaftlichen Literatur existiert jedoch keine einheitliche Vorstellung darüber, was unter dieser Bedingung die Größe des Primingeffektes ausmacht und anhand welcher Parameter er zu messen ist. In einigen Studien wird der Primingeffekt weiterhin auf den Unterschied in der Leistung zwischen wiederholten und neuen Stimuli bezogen (Kirsner und Speelmann, 1996; Schwartz und Hashtroudi, 1991). In anderen Studien macht der Unterschied in der Leistung zwischen wiederholter und vorheriger Darbietung des Stimulus den Primingeffekt aus und stellt einen Maßstab für seine Größe dar, gleiches gilt für die vorliegende Studie (Logan 1990; Hauptmann und Karni, 2002).

### 1.3.1 Der Einfluss der Wiederholung auf Primingeffekte <sup>4</sup>

Studien haben gezeigt, dass sowohl die Größe der Primingeffekte als auch ihre Dauerhaftigkeit von der zunehmenden Anzahl an Wiederholungen profitieren (Salasoo et al., 1985; Brown et al., 1996; Grant und Logan, 1993; Wiggs et al., 1997).

In einer Studie konnten die Primingeffekte in der Testsitzung durch wiederholte Präsentationen in der Übungssitzung gesteigert werden (Brown et al., 1996). Ähnliche Verstärkung durch Wiederholung fanden Forbach et al. (1974) in einer Wort vs. Pseudowort Identifikationsaufgabe. Andererseits wurde beobachtet, dass Primingeffekte nach einer gewissen Anzahl von Wiederholungen geringer werden. Logan (1990) präsentierte seinen Probanden z.B. lexikalisch zu unterscheidende Stimuli in einem Primingexperiment. Nachdem im Training zunächst beträchtliche Primingeffekte aufgetreten waren, wurden nach einer gewissen Anzahl an Wiederholungen keine weiteren Leistungszugewinne mehr erzielt und die Leistung blieb trotz zusätzlicher Wiederholungen unverändert. Eine Studie hatte zum Ergebnis, dass die Primingeffekte nach einer begrenzten Anzahl an aufeinander folgenden Wiederholungen "gesättigt" waren (Hauptmann und Karni, 2002). Wenn die Sättigung der Primingeffekte innerhalb einer Übungssitzung erreicht wurde, blieb sie auch in der folgenden Übungssitzung erhalten. Es traten keine weiteren Primingeffekte in der Leistung der Probanden auf (Hauptmann und Karni, 2002). Die vorliegende Dissertation baut auf dieser Hypothese auf.

Ergänzend zeigten Hauptmann und Karni (2002), dass die Sättigung der Primingeffekte durch ein interferierendes Training mit neuartigen Stimuli direkt nach dem initialen Training wieder aufgehoben werden konnte. Unter dieser Bedingung traten bei den Probanden erneut Primingeffekte in der folgenden Übungssitzung auf. Auch in einer weiteren Studie (Korman et al., 2003) wurde deutlich, dass ein Training mit neuartigen Stimuli entscheidend für das Wiederauftreten von Primingeffekten ist. Ausgehend von ihren Resultaten legten Hauptmann und Karni (2002) nahe, dass der Terminus „Primingeffekte“ den Leistungszugewinnen vorbehalten werden sollte, die innerhalb eines kurzen Zeitfensters wie einer Übungssitzung erlangt werden können.

---

<sup>4</sup> Die Studien, die im Folgenden genannt werden bezogen den Primingeffekt, wie in den gegenwärtigen Untersuchungen, auf den Unterschied in der Leistung zwischen wiederholter und vorheriger Darbietung des Stimulus. In diesen Studien ist der Wiederholungseffekt deutlicher zu sehen. Jedoch sind die Wiederholungseffekte, die beschrieben werden, auch in Studien (Kirsner et al., 1996; Poldrack et al., 1999), die den Primingeffekt auf den Unterschied in der Leistung zwischen wiederholten und neu (einmalig wiederholten) dargebotenen Stimuli beziehen, zu sehen.

### 1.3.2 Die Bedeutung der Spezifität im Priming

Der Begriff Spezifität beschreibt den Zusammenhang von Oberflächenmerkmalen der Stimuli mit der Größe der Primingeffekte. Wenn in einer Übungssitzung Wörter in einer bestimmten Schriftart und Größe präsentiert werden und in einer anschließenden Testsitzung diese Wörter nicht mehr in der ursprünglichen Schriftart dargeboten werden, weil ihre Typographie verändert wurde, liegt eine Veränderung der Oberflächenmerkmale der Stimuli zwischen Übungs- und Testsitzung vor. Weitere Beispiele für Oberflächenmerkmale von Objekten sind z.B. die Bildorientierung, die Spiegelung und die Darstellungsgröße. Auch die visuelle oder akustische Darbietungsmodalität macht ein Oberflächenmerkmal aus.

Studien belegen, dass Priming abhängig von Variationen der Oberflächenmerkmale der dargebotenen Stimuli reagiert (Wiggs und Martin, 1998; Tulving und Schacter, 1990). Die Ergebnisse zeigen mehrheitlich, dass Primingeffekte größer sind, wenn die Darstellungsform der Stimuli in Übungs- und Testsitzung beibehalten wird (Tulving und Schacter, 1990; Wiggs und Martin, 1998). Solche merkmalspezifischen Effekte des Primings konnten in einer Vielfalt von Studien nachgewiesen werden. Es konnten zum Beispiel keine Primingeffekte mehr in einer Wortidentifikationsaufgabe beobachtet werden, wenn die Darbietungsmodalität zwischen der Studier- und Testphase von visuell zu akustisch verändert wurde (Jacoby und Dallas, 1981). Des Weiteren waren Primingeffekte größer, wenn dasselbe Objekt präsentiert wurde, als wenn zwei unterschiedliche Exemplare des Objektes dargeboten wurden (Biedermann und Cooper, 1991; Cave et al., 1996). Ähnliche Resultate konnten auch durch Veränderungen in der Typographie der dargebotenen Wörter erzielt werden (Jacoby und Hayman, 1987; Wiggs und Martin, 1994). Church und Schacter konnten 1994 in einer auditiven Wortvollendungsaufgabe nachweisen, dass sogar die Stimmfrequenz einen Einfluss auf die Primingeffekte ausüben konnte.

Doch nicht in allen Studien, die eine Variation von Oberflächenmerkmalen nutzten, um Priming zu untersuchen, konnte die beschriebene Spezifität des Primings demonstriert werden (z.B. Carr et al., 1989; Rajaram & Roediger, 1993). Im Kontext der uneinheitlichen Ergebnisse vermuteten Wiggs und Martin (1998), dass Priming vor allem sensitiv auf die Veränderungen von Oberflächenmerkmalen reagiert, die für die neuronale Repräsentation der Objektform essentiell sind.

Diese *Spezifität* des Primings stützt die Hypothese, dass Priming von neuronalen Veränderungen in kortikalen Einheiten abhängt, die in das Verarbeiten der Stimulusmerkmale und -informationen involviert sind (Tulving und Schacter, 1990). Die Intaktheit von Priming bei

amnestischen Patienten impliziert, das es von neuronalen Systemen vermittelt wird, die außerhalb der medialen und temporalen Gehirnlappen und der diencephalen Regionen liegen.

#### **1.4 Das Erlernen von Fertigkeiten („Skill learning“)**

Das Erlernen von Fertigkeiten erfolgt über das prozedurale Gedächtnis (Squire und Zola 1996). Es umfasst das Erlernen motorischer wie auch perzeptueller Fertigkeiten. Perzeptuelles und / oder motorisches Lernen ist eine - durch sensorische oder motorische Erfahrung - ausgelöste Leistungssteigerung, die von Training abhängig ist (Karni und Bertini, 1997). Die Leistungssteigerung erfolgt schrittweise von Training zu Training bis eine optimale Leistung erreicht wird (Mishkin et al., 1984; Karni und Sagi, 1993; Karni, 1996; Karni und Bertini, 1997). Lange Zeit wurde angenommen, dass die Lerneffekte auf neue Trainingselemente übertragbar sind und nicht wie Primingeffekte von spezifischen Elementen abhängen (Mishkin et al., 1984; Brown et al., 1996). Mittlerweile ergaben Studien jedoch, dass neue Trainingselemente mit den bereits trainierten Elementen in grundlegenden, für die Ausführung der Aufgabe entscheidenden Merkmalen, übereinstimmen müssen, um die Lerneffekte verzeichnen zu können (Anderson, 1982; Logan, 1990; Karni, 1996; Poldrack et al., 2001). So waren z.B. die Lerneffekte in perzeptuellen Aufgaben auf den exakten Punkt im Blickfeld (wo die Stimuli wiederholt präsentiert wurden) beschränkt (Karni, 1996; Schoups et al., 1995) und erneutes Lernen war notwendig, wenn dieser Parameter auch nur wenig verändert wurde (Karni, 1996; Schoups et al., 1995). Auch in motorischen Aufgaben waren Lerneffekte von bestimmten Faktoren, wie z.B. der genauen Position des Effektororgans während des Trainings oder der bestimmten trainierten Sequenz abhängig, und übertrugen sich bei Veränderung dieser Parameter nicht (Brashers-Krug et al., 1996; Martin et al. 1996, Karni et al. 1995).

In der Mehrzahl der Studien über das Erlernen von Fertigkeiten, wird mittlerweile übereinstimmend davon ausgegangen, dass die entstehenden übungsabhängigen Leistungszugewinne in hohem Grad auf grundlegende Parameter beschränkt sind, die während des Trainings genutzt wurden (Anderson, 1982,; Karni und Bertini, 1997; Karni, 1996). Studien belegen die Annahme, dass keine oder nur eine minimale Generalisierung von Leistungszugewinnen erfolgt, sobald Veränderungen der Stimuli und / oder der Konzeption einer Aufgabe vorgenommen wurden<sup>5</sup> (Karni und Bertini, 1997; Karni, 1996). Ob das Erlernen einer

---

<sup>5</sup> Darüber hinaus wurde in Studien gezeigt, dass mit zunehmender Übung die Lerneffekte auch zunehmend spezifischer wurden und weniger auf untrainierte Konditionen übertragbar waren, so dass deutlich wird, dass vermehrte Übung eine

Fertigkeit ein allgemeiner, Stimulus-unabhängiger Mechanismus oder sehr *spezifisch* für die einzelnen Trainingselemente ist, wird in der neurowissenschaftlichen Literatur kontrovers bewertet<sup>6</sup>.

#### **1.4.1 Neuronale Orte des Erlernens von Fertigkeiten**

Lange Zeit bestand in der neurowissenschaftlichen Forschung die Auffassung, dass die neuronalen Verbindungen zwischen den verschiedenen Zentren des Gehirns unveränderlich sind. Es wurde davon ausgegangen, dass nur während der entscheidenden Phasen der Entwicklung und Reifung die funktionellen Eigenschaften der Neuronen formbar sind und Gegenstand von erfahrungsabhängigen Veränderungen sein können. Der adulte Kortex wurde als „fest-verdrahtet“ angesehen, der präzise und unveränderlich die physikalischen Umwelt repräsentiert. Mittlerweile haben Studien ergeben, dass während des ganzen Lebens die funktionellen Eigenschaften der Neuronen des Zentralnervensystems formbar bleiben und in einem, für das Verhalten signifikanten Grad, Plastizität bewahren (Gilbert, 1994; Merzenich und Sameshima, 1993; Singer, 1995). Neuronale Plastizität bezeichnet die Fähigkeit der Neuronen funktionsabhängig oder aufgrund einer strukturellen Läsion modifizierte Organisationsstrukturen zu entwickeln. Sie umfasst die Modifizierbarkeit von Nervenzellen, neuronalen Schaltkreisen und kortikalen Repräsentationsfeldern. Die funktionsabhängige oder durch eine strukturelle Veränderung ausgelöste Umorganisation und Modifikation kortikaler Repräsentationsfelder wird als kortikale Reorganisation bezeichnet. Dass eine funktionelle Veränderung kortikaler Repräsentationsfelder möglich ist, wurde erstmals in einer Studie von Jenkins W.M. et al. 1990 nachgewiesen. Einzelne Fingerbewegungen von Eulenaffen waren über einen Zeitraum von Monaten gezielt trainiert worden. Nach diesem Zeitraum hatten sich die Repräsentationsfelder der am häufigsten gebrauchten Finger ungefähr um das 2- bis 3 fache ausgedehnt. Es wurde demonstriert, dass Lernprozesse die Funktion und Struktur des Gehirns verändern können. Funktionell bildgebende Studien bei Menschen zeigen, dass auch das menschliche Gehirn durch das Erlernen einer Fertigkeit, in seiner funktionellen Struktur verändert wird (Karni et al., 1998; Peigneux et al., 2003; Penhune und Doyon, 2002). Die Fähigkeit zur Änderung der funktionellen neuronalen Struktur gilt mittlerweile unter anderem als eine Voraussetzung für Lernfähigkeit und

---

Generalisierung der Lerneffekte immer unmöglicher macht (Korman et al., 2003; Hikosaka et al., 1999; Karni und Sagi, 1993; Rand et al., 1998).

<sup>6</sup> Cohen et al. (1997) haben vermutet, dass diese unterschiedlichen Betrachtungsweisen auf verschiedenen Annahmen beruhen, was genau den gelernten (trainierten) Stimulus ausmacht, weil keine einheitliche Vorstellung darüber existiert, welche Aspekte eines Stimulus dazu beitragen, um ihn als trainierten (bereits vertrauten) oder neuen Stimulus betrachten zu können (Cohen et al., 1997, Poldrack et al., 1999).

Gedächtnisbildung. In das Modell des adulten Erlernens von Fertigkeiten wurde die Annahme eingeführt, dass das Gedächtnis perzeptueller und motorischer Fertigkeiten von erfahrungsabhängigen Veränderungen in den sensorischen oder motorischen neuronalen Repräsentationen vermittelt wird, die entscheidend für die Ausführung der Aufgabe sind (Karni, 1996). Die beschriebenen *Spezifitätseffekte* der Leistungszugewinne im Erlernen einer Fertigkeit wurden als Hinweise für den möglichen Ort der lernbedingten neuronalen Veränderungen im Gehirn interpretiert (u.a. Karni et al. 1995; Karni und Sagi, 1991).

Sensorische Systeme können einerseits als Kette hintereinander geschalteter Neuronen verstanden werden. Andererseits wird die Sinnesinformation durch Konvergenz und Divergenz über viele parallele Kanäle vermittelt. In diesen parallelen Netzwerken besteht u.a. eine funktionelle Spezialisierung der Neuronen. So existieren im visuellen System z.B. separate Neuronenverbände für die Verarbeitung von Form, Orientierung, Farbe, Bewegung usw. und die einzelnen Neuronenverbände reagieren durch den Grad ihrer Aktivierung jeweils nur auf Teilaspekte der Objekte. In anterograder Richtung (z.B. vom primären visuellen Kortex zu nachgeschalteten extrastriären Arealen hin) besteht jedoch in den sensorischen Systemen, trotz aller parallelen und reziproken Verbindungen, eine hierarchische Organisation mit zunehmender funktioneller Komplexität der Neuronen. So reagieren hierarchisch höher stehende Neurone nicht mehr separat auf die unterschiedlichen Teilaspekte der Sinnesinformation.

Vorangehend wurde beschrieben, dass die durch Übung erworbenen Lerneffekte, häufig auf die trainierten Parameter (z.B. auf die Orientierung eines Stimulus) beschränkt sind (Karni, 1996; Schoups et al., 1995). Diese Beobachtung führte zu der Annahme, dass Neuronen im Verarbeitungssystem, welche die einzelnen Objektmerkmale noch separat verarbeiten, u.a. Gegenstand der übungsabhängigen neuronalen Veränderungen sein könnten. Man würde erwarten, dass die erlangten Leistungszugewinne auf weitere Parameter übertragbar wären, wenn die lernbedingten Veränderungen in Neuronenverbänden erfolgen würden, die unbeeinflusst von den einzelnen Objektinformationen auf die Trainingsparameter reagieren (Karni und Bertini, 1997). So legte die Abhängigkeit der Leistungszugewinne von spezifischen Objektmerkmalen der verwendeten Trainingselemente nahe, dass separate Neuronenverbände in hierarchisch niedrig gelegenen Arealen des Verarbeitungssystems unter anderem in das Erlernen einer Fertigkeit involviert sind (Karni und Bertini, 1997; Karni, 1996)<sup>7</sup>.

---

<sup>7</sup> Funktionelle bildgebende Studien konnten mittlerweile vielfach zeigen, dass z.B. der primär motorische Kortex durch das Erlernen einer motorischen Fertigkeit in seiner funktionellen Struktur verändert werden kann. Die Befunde der Studien deuten darauf hin, dass erfahrungsabhängige Plastizität im primär motorischen Kortex u.a. dem motorischem Lernen zugrunde liegen könnte (für einen Überblick siehe: Sanes und Donoghue, 2000).

Auf der anderen Seite wurden Beobachtungen über die zeitliche Entwicklung der Leistungszugewinne im Erwerb einer Fertigkeit genutzt, um Voraussagen über die möglichen neuronalen Mechanismen der erfahrungsabhängigen Plastizität zu generieren, die dem Fertigkeitserwerb zugrunde liegen könnten (Sagi und Tanne, 1994; Brashers-Krug et al., 1996; Poggio et al., 1992; Dudai, 1996). Die zeitliche Dynamik könnte die Eigenschaften der elementaren zellulären und molekularen Mechanismen der erfahrungsabhängigen neuronalen Plastizität im adulten Kortex widerspiegeln (Karni, 1996; Karni und Bertini, 1997; Karni et al., 1998).

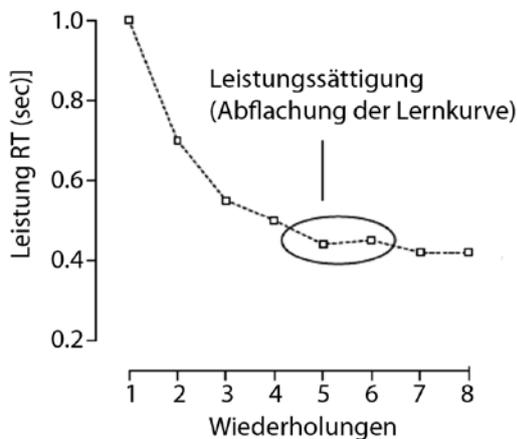
#### **1.4.2 „Schnelles („fast learning“) und langsames Lernen („slow learning“) – Lernphasen im Erwerb einer Fertigkeit**

Das Erlernen einer Fertigkeit ist ein Prozess, indem durch Übung allmählich Leistungszugewinne entstehen. Doch wann genau treten in dem Trainingsprozess die Leistungszugewinne auf, die es uns schließlich ermöglichen die Fertigkeit mühelos auszuführen? Eine Vielzahl von Studien wurden entworfen, um diesen zeitlichen Ablauf des Lernens zu untersuchen (Karni und Sagi, 1993; Schoups et al., 1995; Sathian und Zangaladze, 1997; Ahissar und Hochstein, 1996; Siretenanu und Rettenbach, 1995; Vaina et al., 1995). Ein Konzept postuliert, dass zwischen einer schnellen initialen Lernphase und einer folgenden langsameren Lernphase unterschieden werden kann (Karni und Bertini, 1997).

##### **1.4.2.1 Schnelles Lernen („fast learning“)**

In der anfänglichen Trainingsphase einer Fertigkeit werden schnell Leistungssteigerungen erzielt, so werden bereits nach wenigen Wiederholungen deutliche Leistungsverbesserungen sichtbar (Korman et al., 2003; Hauptmann und Karni, 2002; Karni und Sagi, 1993; Logan, 1990). Diese anfängliche Phase rascher Leistungszugewinne erreicht jedoch auch relativ schnell eine Grenze (Korman et al., 2003; Hauptmann und Karni, 2002; Karni und Sagi, 1993). So mündet die Leistung noch häufig in der ersten Übungssitzung in ein gleichbleibend verlaufendes Leistungsniveau (Hauptmann und Karni, 2002; Karni und Sagi, 1993; Korman et al., 2003) und trotz weiterer Wiederholungen werden keine zusätzlichen Leistungsverbesserungen mehr erzielt (Karni, 1996; Ofen-Noy et al., 2003). Stellt man die Leistungsverbesserung graphisch als Funktion fortschreitender Wiederholung dar, wird der Leistungszuwachs nach rapider Verbesserung zu Beginn der Trainingssitzung im Verlauf deutlich geringer, die frühen schnellen

Leistungszugewinne sättigen sich, die Lernkurve flacht ab und hat schließlich einen asymptotischen Charakter (siehe Abbildung 2).



**Abbildung 2:**

Modelhafter Verlauf einer Lernkurve innerhalb einer Übungssitzung: Initial rapide Leistungszugewinne (Abnahme der Reaktionszeit) von Wiederholung zu Wiederholung. Jedoch im Verlauf geringere Leistungszugewinne mit jeder Wiederholung bis zur Erschöpfung bzw. Sättigung. Es kommt zur Abflachung der Lernkurve und trotz weiterer Wiederholungen bleibt die Leistung konstant.

Zudem fiel in Studien auf, dass keine schnellen Leistungszugewinne mehr in Übungssitzungen auftraten, wenn sich diese innerhalb einer vorherigen Trainingssitzung bereits gesättigt hatten (Hauptmann und Karni, 2002; Karni und Sagi, 1993; Korman et al., 2003). Dieses nachfolgende Ausbleiben der schnellen Leistungszugewinne nach der initialen Sättigung wurde im Training perzeptueller (Karni und Sagi, 1993) sowie motorischer Fertigkeiten (Korman et al., 2003; Karni et al. 1998) beobachtet. Korman et al. (2003) zeigten, dass ein Wiederauftreten der frühen, schnellen Leistungszugewinne erst dann im Training ausgelöst wurde, wenn neue unbekannte Elemente in das Training eingeführt worden waren. Unter dieser Bedingung traten erneut schnelle Leistungszugewinne im Training auf, und zwar unabhängig von dem allgemein erworbenen Leistungsniveau der Probanden. Wurde ein ausgedehntes Training mit den unbekanntem Elementen gewährt, sättigten sich die schnellen Leistungszugewinne wieder, entsprechend der beschriebenen Dynamik (Korman et al., 2003). Diese Resultate führten zu der Hypothese, dass die schnellen Leistungszugewinne ein Zeichen für die Neuartigkeit einer Trainingserfahrung sein könnten („novelty effect“, Korman et al, 2003). Die Sättigung der schnellen Leistungszugewinne könnte unter diesen Gesichtspunkten einen Maßstab für die Neuartigkeit einer Trainingserfahrung und ihrer Konditionen darstellen (Korman et al., 2003).

In Bezug auf die neuronale Ebene des Lernens könnte der „Novelty Effect“ die Fähigkeit des Verarbeitungssystems widerspiegeln, zwischen bekannten und unbekanntem Erfahrungen zu differenzieren. Es wird postuliert, dass das *schnelle* Lernen, die Verhaltensmanifestation eines Gehirnprozesses darstellen könnte, durch den für die Ausführung der Aufgabe rekrutierte, bereits

existierende neuronale Verarbeitungswege an die neuen, unbekanntenen Aufgabenbedingungen optimal angepasst werden (Hauptmann und Karni, 2002; Korti und Bertini, 1997; Karni und Sagi, 1991). Des Weiteren wurde spekuliert, dass Prozesse, die mit der Aktivierung stiller oder vorher gehemmter synaptischer Verbindungen in Zusammenhang stehen (Unmasking), diese effektivere Verschaltung bewirken könnten, da diese Prozesse bereits innerhalb von Minuten neuronale Veränderungen in rezeptiven Feldern auslösen können (Karni et al. 1998)<sup>8</sup>.

#### **1.4.2.2. Verzögerte Lernprozesse („Off - line learning“) und langsames Lernen („slow learning“)**

Neben den frühen *schnellen* Leistungsverbesserungen die unmittelbar während des Trainings anfallen, können zudem in der Zeit nach dem Training verzögert Leistungsverbesserungen entstehen (Hauptmann und Karni, 2002; Karni und Sagi, 1993; Korman et al., 2003; Stickgold et al., 2000). So werden beträchtliche Lerneffekte eines Trainings erst in einer zweiten, zeitlich versetzten Trainingssitzung verzögert sichtbar. Diese latente Lernphase, in der Leistungszugewinne - zwischen zwei Trainingssitzungen - ohne paralleles Training entstehen, wird als „off - line learning“ bezeichnet (Robertson et al. 2004). Man geht davon aus, dass die verzögert auftretenden Lerneffekte durch das initiale Training ausgelöst werden, jedoch ein minimales Zeitfenster bis zur folgenden Trainingssitzung für ihre Entwicklung notwendig ist. Diese Annahme stützt sich auf Studien, in denen beobachtet wurde, dass die Leistung der Probanden in einem zweiten, 6-8 Stunden späteren Training, zusätzliche Zugewinne aufwies, ohne dass in der Zwischenzeit erneut trainiert worden war (Hauptmann und Karni, 2002; Karni und Sagi, 1993; Korman et al., 2003; Karni et al. 1994). So waren Leistungsverbesserungen in Abwesenheit von Übung entstanden und das, nachdem sich die schnellen Leistungszugewinne im ersten Training gesättigt hatten und die Leistung trotz weiterer Wiederholung konstant geblieben war. Die Beobachtung, dass zusätzliches Training innerhalb der latenten Phase zwischen den einzelnen Trainingssitzungen keine weitere Leistungssteigerung mehr bewirken konnte, legte die Schlussfolgerung nahe, dass die verzögert auftretenden Leistungszugewinne durch die initiale Trainingserfahrung ausgelöst werden (Karni und Sagi, 1993). Zudem traten keine verzögerten Leistungszugewinne auf, wenn die zweite Trainingssitzung vor dem Minimum von 6-8 Stunden stattgefunden hatte, was die Bedeutung des Zeitfensters, welches für die

---

<sup>8</sup> Studien, welche die neuronalen Mechanismen des Erlernens von motorischen Fertigkeiten untersuchten, deuten darauf hin, dass eine effektivere Verschaltung horizontaler intrakortikaler synaptischer Verbindungen im primären motorischen Kortex u.a. das schnelle Lernen vermitteln könnte ( Rioult-Pedotti et al., 1998; Sanes und Donoghue, 2000; Maquet et al., 2003).

Entwicklung dieser Zugewinne notwendig scheint, unterstrich (Karni und Sagi, 1993). Das prozedurale Lernen stellt somit einen Prozess dar, der sich über das Ende des eigentlichen Trainings hinaus fortentwickelt (Fischer et al., 2002; Hauptmann und Karni, 2002; Karni et al., 1998; Korman et al., 2003; Maquet et al., 2003; Stickgold et al., 2000; Walker et al., 2002).

Neben den verzögert auftretenden Leistungszugewinnen werden im Fertigkeitserwerb weitere Lerneffekte über einen längeren Trainingszeitraum allmählich erworben („slow learning“). Es wird vermutet, dass die verzögert auftretenden Leistungszugewinne einen erheblichen Teil dieser *langsamen* Lerneffekte ausmachen könnten, die aus dauerhaftem Training über mehrere Trainingssitzungen in motorischen und perzeptuellen Fertigkeiten resultieren (Karni und Sagi, 1993; Korman et al., 2003). Werden diese Lerneffekte einmal durch anhaltendes Training über mehrere Übungssitzungen hinaus erworben, bleiben sie für Monate und Jahre erhalten (Karni und Sagi, 1993). Diese Dauerhaftigkeit legt nahe, dass auch anhaltende neuronale Veränderungen diese Leistungszugewinne bedingen. Folglich ist es denkbar, dass das „off - line learning“ und das *langsame* Lernen einen Prozess widerspiegeln könnten, in dem fortdauernde, strukturelle Modifikationen in den Neuronenverbänden ausgelöst werden, die in die Aufgabenverarbeitung involviert sind (Karni und Bertini, 1997, Karni et al. 1998; Karni, 1996). Befunde aus zellulären und molekularen Studien des Lernens unterstützen diese Annahme. Sie deuten u.a. darauf hin, dass eine Proteinsynthese sowie Gen-Transkription für das Entstehen der verzögerten Leistungszugewinne notwendig sein könnte (Graves et al., 2001; Abel und Lattal, 2001)<sup>9</sup>. Das Entstehen der verzögert auftretenden Leistungszugewinne könnte unter diesen und weiteren Gesichtspunkten eine Phase der Konsolidierung widerspiegeln.

### **1.5 Priming und das Erlernen einer Fertigkeit**

Bisher wurde zwischen Primingeffekten und Leistungszugewinnen im Prozess des Erlernens einer Fertigkeit unterschieden. Es stellt sich die Frage nach der Abgrenzung beider Begriffe und ihrer Funktion in diesem Lernprozess.

Seit Studien ( z.B. Karni, 1996; Schoups et al., 1995) belegen, dass auch Leistungszugewinne im Erlernen einer Fertigkeit auf die spezifischen trainierten Trainingselemente beschränkt sind, kann die bisherige Unterscheidung zwischen Leistungszugewinnen, die sich auf unbekannte Trainingselemente übertragen und Leistungszugewinnen, die sehr spezifisch für den wiederholten Stimulus sind nicht mehr getroffen werden, um Leistungszugewinne im Fertigkeitserwerb von Primingeffekten abzugrenzen (Hauptmann und Karni, 2002). Hauptmann

und Karni (2002) schlugen in diesem Kontext vor, dass die schnell anfallenden Leistungszugewinne, die durch Wiederholung einer Aufgabe oder eines Stimulus erzielt werden, als Primingeffekte betrachtet werden können. Hingegen machen die schrittweise wachsenden Leistungszugewinne, die Zeit für ihre Entwicklung benötigen und häufig zwischen zwei Sitzungen entstehen, das Erlernen einer Fertigkeit aus (Hauptmann und Karni, 2002). In Studien wird übereinstimmend davon ausgegangen, dass Zeit neben der wiederholten Erfahrung ein wichtiges Kriterium für das Erlernen einer Fertigkeit ist (Karni und Sagi, 1993; Karni et al. 1994; Stickgold et al., 2000). Entsprechend der zwei dargestellten Lernphasen im Erlernen einer Fertigkeit wird unter diesen Gesichtspunkten angenommen, dass Primingeffekte die frühen, schnellen Leistungszugewinne ausmachen, die innerhalb einer Übungssitzung entstehen, während das Erlernen einer Fertigkeit auf die Leistungszugewinne bezogen werden sollte, die sich aus einem zeitabhängigen Prozess („langsames Lernen“) ergeben (Karni et al., 1995; Brashers-Krug et al., 1996; Karni und Bertini, 1997; Karni et al., 1998; Shadmehr und Holcomb, 1997). Studien demonstrieren, dass das Auftreten der frühen, schnellen Leistungszugewinne (bzw. der Primingeffekte) nicht mit Leistungszugewinnen korreliert, die zwischen zwei Trainingssitzungen im Fertigkeitserwerb entstehen. Ihr Auftreten scheint vielmehr - wie oben beschrieben - durch unbekannte Trainingssituationen bedingt zu sein (Hauptmann und Karni, 2002, Korman et al., 2003). Demgegenüber könnte ein Kriterium für Leistungssteigerungen im Fertigkeitserwerb das Vorhandensein der latenten Entwicklungsphase verzögerter Leistungszugewinne („off - line learning“) sein (Hauptmann und Karni, 2002).

## **1.6 Prozedurale Gedächtniskonsolidierung**

Die dauerhafte Verankerung von Gedächtnisinhalten nach dem Lernen wird als Konsolidierung bezeichnet. Kürzlich erworbene Gedächtnisinhalte weisen noch einen labilen Zustand auf und können durch Ereignisse wie z.B. das Erlernen einer anderen inhaltlich ähnlichen Aufgabe kurz nach der initialen Übung wieder ausgelöscht werden (McGaught, 2000). Ein zeitabhängiger Prozess ist notwendig, um die Gedächtnisinhalte zu stabilisieren, so dass sie dauerhaft und robuster gespeichert werden können. Der Begriff Konsolidierung bezeichnet diesen Prozess. Müller und Pilzecker hatten schon 1900 vermutet, dass Gedächtnisinhalte anfänglich in einem fragilen Zustand verweilen und sich erst mit der Zeit festigen. Sie hatten zum ersten Mal die Beobachtung wissenschaftlich festgehalten, dass neu erlernte Informationen durch ein unmittelbar nachfolgendes Erlernen anderer Informationen wieder verloren gehen. Es folgten

viele Studien, die weitere Faktoren, die die Konsolidierung einer Lernerfahrung unterbrechen, untersuchten. Die Zeit, die notwendig ist, damit die neu erworbenen Gedächtnisinhalte eine Widerstandsfähigkeit gegenüber diesen „störenden“ Faktoren erreichen, gibt Aufschluss über die Prozesse, die in die Konsolidierung involviert sein könnten (Dudai, 2002; McGaught, 2000). So ist ein klassisches Paradigma in molekularen und zellulären Studien der Gedächtniskonsolidierung die Interferenz, d.h., eine die Konsolidierung beeinträchtigende Manipulation (pharmakologisch, elektrophysiologisch oder des Verhaltens) nach dem Training wird genutzt, um das Zeitfenster verschiedener Subprozesse der Konsolidierung zu definieren (Dudai, 2002; McGaught, 2000). Mittlerweile weiß man, dass auf zellulärer Ebene eine Phase der Proteinsynthese für die Konsolidierung notwendig ist (Dudai, 2002; McGaught, 2000; Nader, 2003; Weingartner und Parker, 1984). Es wurde vielfach nachgewiesen, dass Hemmstoffe der Proteinsynthese die Konsolidierung neu erlernter Gedächtnisinhalte unterbrechen (McGaught, 2000). Des Weiteren wird in zellulären und molekularen Studien der Gedächtniskonsolidierung davon ausgegangen, dass ein fortdauernder Prozess, der langfristige Veränderung an Synapsen auslöst, notwendig ist, damit das Gelernte dauerhaft gespeichert werden kann (Abel und Lattal, 2001; Dudai, 2002).

Gedächtniskonsolidierung wurde in der Mehrzahl der Studien unter Aspekten, die das deklarative Gedächtnis betreffen, exploriert und auf dieses bezogen. Prozedurale Verhaltensstudien ergaben die Annahme, dass im prozeduralen Gedächtnis zwei behaviorale Maße den Konsolidierungsprozess wiedergeben könnten: Zum einen die Zeitspanne, die notwendig ist, damit die Trainingseffekte eine Widerstandsfähigkeit erreichen und durch folgende Erfahrungen nicht mehr beeinträchtigt werden können (Brashers-Krug et al., 1996; Muellbacher et al., 2002). Zum anderen könnte die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne („off - line learning“) einer Phase der Konsolidierung entsprechen.

Studien, die diese Annahme unterstützen, zeigen, dass auch der Erhalt einer kürzlich erworbenen Fertigkeit durch ein unmittelbar nachfolgendes Training einer anderen Aufgabe gestört werden konnte (retrograde Interferenz). Wenn aber der Zeitraum zwischen den beiden Aufgaben verlängert wurde, verminderte sich stetig der interferierende Einfluss, der das Training der zweiten Aufgabe auf den Erhalt der initial erworbenen Leistung ausüben konnte. Ab einem bestimmten Zeitraum war keine retrograde Interferenz mehr erkennbar, d.h., die initial erworbenen Leistungszugewinne hatten sich in diesem Zeitraum konsolidieren können. Brashers-Krug et al. (1996) zeigten, dass zwei im Gegensatz zueinander stehende motorische Aufgaben nur gelernt und behalten werden konnten, wenn das Training der einzelnen Aufgaben

durch ein Zeitintervall von 4–5 Stunden getrennt war. Damit demonstrierten sie, dass unter dieser Bedingung eine Widerstandsfähigkeit gegenüber Interferenz im motorischen Lernen erreicht werden konnte. Sie folgerten, dass das (in diesem Fall) motorische Gedächtnis ohne weiteres Training in dem Zeitraum nach der Übung rasch von einem fragilen Zustand in einen stabilen Status übergegangen war. Studien, die funktionell bildgebende Verfahren nutzten, konnten des Weiteren zeigen, dass neuronale Veränderungen, die durch ein Training ausgelöst werden, nach dem eigentlichen Training fortdauern (Karni et al., 1998; Brashers-Krug et al., 1996, Shadmehr und Brashers-Krug, 1997). So konnte belegt werden, dass auch das prozedurale Erlernen einer Fertigkeit neuronale Prozesse auslöst, die sich nach der eigentlichen Trainingserfahrung weiterentwickeln. Folglich wird davon ausgegangen, dass diese neuronalen Prozesse die im Verhalten beobachtbare Konsolidierung der Erfahrung ausmachen könnten (Shadmehr und Holcomb, 1997; Karni et al., 1998; Fischer et al., 2002). Auch wenn die Zeitdauer, die für das Erreichen einer Widerstandsfähigkeit der Trainingseffekte notwendig ist, sich etwas von der notwendigen Zeitdauer unterscheidet, die für die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne essentiell ist, erbrachten Studien Hinweise, dass Interferenzen auch mit den verzögert auftretenden Leistungszugewinnen interagieren (Brashers-Krug et al., 1996; Hauptmann und Karni, 2002; Korman et al., 2003; Walker et al., 2003). Sie zeigten, dass ein interferierendes Training während des für ihre Entwicklung notwendigen Zeitfensters, den erwarteten verzögerten Leistungszugewinn am nächsten Tag verhindern konnte (Brashers-Krug et al., 1996; Hauptmann und Karni, 2002; Korman et al., 2003). Diese beobachtete Sensitivität ließ annehmen, dass auch die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne u.a. den Konsolidierungsprozess widerspiegelt und das Wirksam werden dieser Leistungszugewinne in der zeitlich versetzten Trainingssitzung ein Indikator für eine erfolgte Induktion der Konsolidierungsprozesse sein könnte (Hauptmann und Karni, 2002, Korman et al., 2003, Brashers-Krug et al., 1996; Karni, 1996; Karni und Bertini, 1997; Karni und Sagi, 1993, Maquet et al., 2003; Shadmehr und Brashers-Krug, 1997; Stickgold et al., 2002). Ferner stützt die lang andauernde Beibehaltung der verzögerten Leistungszugewinne die Annahme, dass die latente Phase im Erlernen von Fertigkeiten („off - line learning“) einen Prozess der erfahrungsabhängigen Konsolidierung im adulten Gehirn ausmachen könnte.

Unter diesen Gesichtspunkten wird angenommen, dass die Entstehung der verzögerten Leistungszugewinne so auch eine qualitativ andere Phase des Lernens im Gehirn darstellen könnte, nämlich eine Phase der Generation und Konsolidierung von neuen, aufgaben-

spezifischen, neuronalen Verarbeitungswegen (Karni, 1996, Karni et al., 1998; Korman et al., 2003).

### **1.7 Die Rolle des Schlafs in der Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne**

In der neurowissenschaftlichen Literatur wird intensiv diskutiert, welche Rolle Schlaf in der Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne spielt und inwieweit Schlaf ein notwendiger, voraussetzender Faktor für das Auftreten verzögerter Leistungsverbesserungen ist.

Studien führten zu der Annahme, dass Schlaf effektiver für die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne sein könnte, als Zeit im wachen Zustand (Fischer et al., 2002; Stickgold et al., 2000). So waren verzögerte Leistungssteigerungen beim Erlernen motorischer Fertigkeiten erheblich größer, wenn in dem Zeitintervall nach dem Training geschlafen wurde, als wenn dieses Zeitintervall zwischen den Trainingssitzungen wach verbracht worden war (Fischer et al., 2002; Walker et al., 2002). Auch für perzeptuelle Fertigkeiten (z.B. visuelle Diskriminierungsaufgaben) wurde eine Abhängigkeit verzögerter Leistungszugewinne vom Schlaf beobachtet (Karni et al. 1994; Stickgold et al., 2000a). So war das Auftreten verzögerter Leistungssteigerungen von ausreichendem Schlaf abhängig und die Unterdrückung von Schlaf bzw. einzelner Schlafstadien reduzierte deutlich die verzögert auftretenden Leistungsverbesserungen (Gais et al., 2000; Stickgold et al., 2000b). Jedoch sind die publizierten Resultate bezüglich der Rolle des Schlafs heterogen und nicht in allen Studien konnte die beschriebene Schlafabhängigkeit reproduziert werden. So können verzögerte Leistungszugewinne auch über ein Zeitintervall ohne Schlaf entstehen (Karni und Sagi, 1993, Fischer et al., 2002) und zum Teil wurden nach einer Schlaf-, oder Wachperiode vergleichbare Leistungsverbesserungen beobachtet (Ari-Even Roth, Kishon-Rabin, Hildesheimer und Karni, 2005). Eine Reihe von Faktoren, die die Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne beeinflussen können (wie z.B. interferierende Tätigkeiten nachdem initialen Training), könnten für diese Heterogenität verantwortlich sein (für eine genauere Diskussion siehe Hennevin et al., 2007). Darüber hinaus werden in der neurowissenschaftlichen Literatur zunehmend Faktoren detektiert, von denen die Schlafabhängigkeit verzögerter Leistungszugewinne abhängt. So scheint diese Schlafabhängigkeit von der Art der Verarbeitung der Aufgabe abhängig zu sein (Robertson et al., 2004). Das Erlernen einer motorischen Sequenz kann explizit (die Probanden nehmen die zu erlernende Sequenz bewusst wahr) sowie implizit, d.h. ohne bewusste Wahrnehmung der Sequenz, erfolgen. Die zitierte Studie ergab, dass verzögerte Leistungszugewinne nur

schlafabhängig waren, wenn die Sequenz explizit erlernt wurde. Wurde die motorischen Sequenz jedoch implizit erlernt war das Auftreten verzögerte Leistungszugewinne lediglich zeit-, und nicht schlafgebunden (Robertson et al., 2004).

Zusammenfassend beeinflusst Schlaf nach erfolgtem Training visueller oder motorischer Fertigkeiten die Entwicklung verzögerter Leistungsverbesserungen offenbar positiv. Darüber hinaus zeigen jedoch die publizierten Resultate die Vielfalt der Faktoren, welche Einfluss auf die Schlafabhängigkeit der verzögerten Leistungszugewinne nehmen. Die Aufschlüsselung der möglichen Interaktionen dieser Faktoren mit den neuronalen Prozessen, welche die Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne vorantreiben, bleibt Gegenstand weiterer Forschung.

## 2. Herleitung der Fragestellung

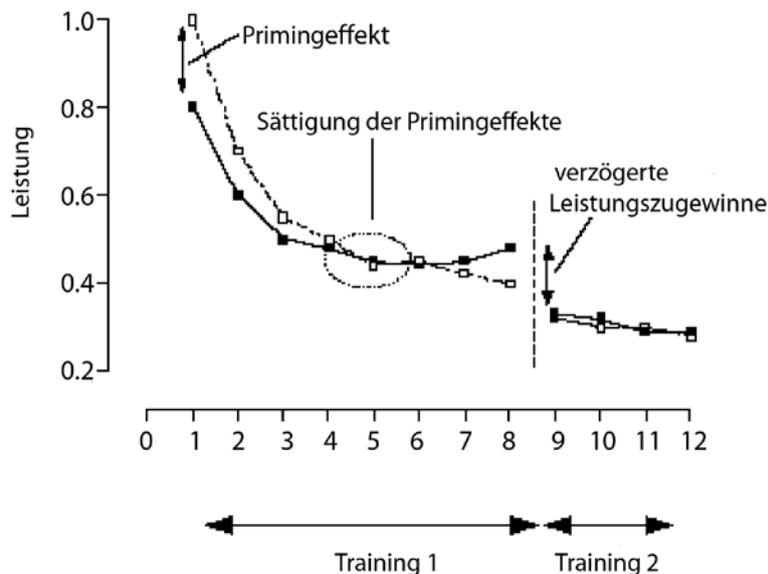
Neben dem eigentlichen Training ist für das effektive Erlernen einer Fertigkeit eine Phase der Konsolidierung notwendig (Karni und Bertini, 1993). Ein behaviorales Maß für das Ablaufen von Konsolidierungsprozessen stellen die verzögert auftretenden Leistungszugewinne dar (Hauptmann und Karni, 2002; Korman et al., 2003; Brashers-Krug et al., 1996; Karni, 1996; Karni und Bertini, 1997; Karni und Sagi, 1993, Maquet et al., 2003; Shadmehr und Brashers-Krug, 1997; Stickgold et al., 2002).

Eine offene Frage ist, wodurch das Auftreten dieser verzögerten Leistungszugewinne ausgelöst wird und welche Bedingungen eine Trainingssitzung erfüllen muss, um die vermutete Konsolidierung der erworbenen Gedächtnisinhalte zu triggern. Studien lassen vermuten, dass die Anzahl an geleisteten Wiederholungen während einer Trainingssitzung, ein entscheidender Faktor für die Induktion von prozeduraler Gedächtniskonsolidierung sein könnte (Hauptmann und Karni, 2002; Korman et al., 2003; N. Ofen et al., 2003). So konnte beobachtet werden, dass eine hohe Anzahl an Wiederholungen innerhalb einer Übungssitzung verzögert auftretende Leistungszugewinne in einer folgenden Übungssitzung auslöste, wohingegen eine geringere Anzahl an Wiederholungen keine solchen Effekte erzielte (Hauptmann und Karni, 2002; Korman et al., 2003; N. Ofen et al., 2003). Diese Beobachtungen verdeutlichten, dass die Trainingsmenge (bezogen auf die Anzahl an Wiederholungen) bedeutsam für das Auslösen verzögerter Leistungszugewinne sein könnte. Jedoch ist nicht bekannt, wie viele Wiederholungen hierfür notwendig sind und ab welcher Anzahl weitere Wiederholungen möglicherweise überflüssig werden würden.

Den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen bildet eine Studie (Hauptmann und Karni, 2002), die vermuten ließ, dass nicht die absolute Anzahl an Wiederholungen innerhalb einer Übungssitzung entscheidend für das Auslösen verzögerter Leistungszugewinne sein könnte, sondern das Erreichen der Sättigung der Primingeffekte. Wie in der Einleitung beschrieben, bezeichnet die Sättigung der Primingeffekte den Punkt, an welchem die Primingeffekte ausbleiben und keine zusätzlichen Leistungszugewinne mehr - trotz weiterer Wiederholungen - erzielt werden. Vorangehend wurde erläutert, dass die schnell auftretenden Leistungszugewinne, die durch Aufgabenwiederholung innerhalb einer Übungssitzung erworben werden, als Primingeffekte betrachtet werden können (Hauptmann und Karni, 2002).

In der zitierten Studie (Hauptmann und Karni, 2002) war beobachtet worden, dass die Probanden, die in der ersten Übungssitzung über die Sättigung der Primingeffekte hinaus trainiert hatten, in einer zweiten Trainingssitzung verzögerte, zwischen zwei Sitzungen entstandene Leistungszugewinne („delayed gains“) aufwiesen. Des Weiteren wurde beobachtet, dass bei diesen Probanden keine Primingeffekte mehr in der folgenden (24 Stunden späteren) zweiten Sitzung auftraten. Wenn jedoch ein verkürztes Training erfolgte wurde in der folgenden zweiten Sitzung ein Wiederauftreten von Primingeffekten sowie ein Fehlen verzögert auftretender Leistungszugewinne beobachtet.

Die Ergebnisse dieser Studie (Hauptmann und Karni, 2002) führten zu der Hypothese, dass die Sättigung der Primingeffekte bzw. das Abflachen der Lernkurve innerhalb einer Übungssitzung ein entscheidender Faktor für die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne sein könnte (Abbildung 3).



**Abbildung 3:** Modelhafter Verlauf einer Lernkurve im ersten und zweiten (24 Stunden späteren) Training. Innerhalb des ersten Trainings werden zu Beginn deutliche Leistungssteigerungen (Abnahme der Reaktionszeit) mit jeder Wiederholung erzielt. Der Leistungszugewinn bzw. Primingeffekt drückt sich in der Differenz (Abnahme) der Reaktionszeit zwischen erster „Prime-“ (Prime = leerer Kasten) und zweiter „Testpräsentation“ (Test = ausgefüllter Kasten) aus. Die Leistungssteigerung erschöpft sich jedoch nach wenigen Wiederholungen, die Lernkurve flacht ab und verläuft asymptotisch, die Primingeffekte haben sich gesättigt, die Reaktionszeit zwischen Prime- und Testpräsentation bleibt annähernd gleich. Ohne dass in der Zwischenzeit erneut trainiert wurde treten im zweiten Training verzögerte Leistungszugewinne (in Form einer weiteren Abnahme der Reaktionszeit) auf.

Die Autoren folgerten, dass Priming die initiale und noch reversible Antwort des Verarbeitungssystem auf wiederholte Erfahrung darstellt und dass sich diese initiale Antwort

durch Wiederholung „sättigen“ muss, um widerstandsfähige, dauerhafte Trainingseffekte im Erlernen einer Fertigkeit auszulösen. Die im Verhalten beobachtete Sättigung der Primingeffekte könnte das Ende eines Optimierungsprozesses im Gehirn widerspiegeln, durch den die neuronalen Einheiten, die in die Ausführung der jeweiligen Aufgabe einbezogen sind, an die wiederholt auftretende Erfahrung adaptiert wurden (Hauptmann und Karni, 2002).

Jedoch stützte sich die Hypothese der Sättigung der Primingeffekte auf Durchschnittswerte einer Gruppe. Unter Vorbehalt von großen individuellen Unterschieden in der erbrachten Leistung blieb ungeklärt, ob auf einer individuellen Grundlage das Sich-Angleichen der Leistung (das Abflachen der Lernkurve) innerhalb einer Übungssitzung tatsächlich eine entscheidende Bedingung war, um die verzögerten Leistungszugewinne auszulösen. Zur Klärung der Frage, ob die Sättigung der Primingeffekte als der bedingende Faktor für das Auftreten der verzögerten Leistungszugewinne betrachtet werden kann, war es notwendig die Hypothese auf einer individuellen Basis zu prüfen. Aus diesem Grund wurden die folgenden Versuche entworfen, die ermöglichten den Einfluss der Sättigung der Primingeffekte auf die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne bei den einzelnen Probanden zu studieren. Mithilfe eines einfachen Algorithmuses konnte das Erreichen der Sättigung der Primingeffekte während des Trainings berechnet werden und dieses so der individuellen Leistung der einzelnen Teilnehmer angepasst werden.

**Hypothese:** Die Sättigung der frühen Leistungszugewinne (der Primingeffekte) besitzt einen prädiktiven Wert für die Induktion verzögerter Leistungszugewinne („delayed gains“).

### **3. Methodik**

#### **3.1. Probanden**

An den Experimenten nahmen 32 gesunde Probanden teil. Sie setzten sich aus 17 Frauen und 15 Männern im Alter zwischen 20 und 35 Jahren zusammen. Das Durchschnittsalter der Probanden betrug 25.16 Jahre (+/- 3.38 SD).

Alle Probanden hatten eine korrigierte oder unkorrigierte normale Sehleistung und bei keinem war in der Vergangenheit und zum Zeitpunkt der Durchführung der Studie eine neurologische oder psychiatrische Erkrankung bekannt. Keiner der Probanden stand zum Zeitpunkt der Versuche unter das Bewusstsein beeinflussende Medikamente, Alkohol oder Drogen. Alle Probanden nahmen zum ersten Mal an der durchzuführenden Aufgabe teil. Sie waren über die Versuche aufgeklärt worden und jeder Proband hatte der Teilnahme zugestimmt.

#### **3.2 Studienaufbau**

Die Durchführung der Experimente erfolgte in einem stillen, fensterlosen und nicht beleuchteten Raum der Klinik für Neurologie der Charité. Die Durchführung und Auswertung der Experimente erfolgte durch in Matlab konzipierte Computerprogramme. Die Stimuli wurden PC-gesteuert auf einem 20 Zoll Monitor präsentiert. Der jeweilige Proband befand sich alleine in dem Raum, um mögliche Ablenkungen zu vermeiden. Er saß auf einem Stuhl, der individuell so verstellt wurde, dass jeder Proband in Augenhöhe gegenüber dem Mittelpunkt des Bildschirms sitzen konnte. Der Abstand zwischen Teilnehmer und Monitor betrug 80 cm. Vor dem Computer Bildschirm befand sich eine Tastatur mit zwei alternativen Reaktionstasten (eine gelbe und eine rote Taste). Um das Experiment zu starten, konnte der Proband nach seinem eigenen Ermessen eine beliebige Taste drücken. Das Ende wurde durch einen Schriftzug auf dem Monitor bekannt gegeben. Die Probanden waren angeleitet worden, während der kompletten Durchführung der Aufgabe den Mittel- und Zeigefinger ihrer nicht-dominanten Hand auf den zwei Tasten zu halten, um dann „so schnell und genau wie möglich“ auf die Stimuli reagieren zu können.

#### **3.3. Studienaufgabe und Stimuli**

Die Probanden sollten „so schnell und genau wie möglich“ entscheiden, ob die Anzahl von 'q' in einer gegebenen Buchstabenreihe gerade oder ungerade war. Diese Stimuli wurden aus den

Buchstaben 'q', 'p', 'g', 'd' und 'o' zusammengestellt (z.B. 'pqqdopp' oder 'qpggdopq') und in schwarz auf einem weißen Hintergrund in der Mitte des Computerbildschirms präsentiert. Jeder Buchstabe besaß eine Ausdehnung von 3 mm (13 arc) mit einer Blickdistanz von 80 cm. Der Abstand zwischen den einzelnen Buchstaben innerhalb einer Reihe betrug 1 mm (4,3 arc). Die Länge der Buchstabenreihen variierte zwischen 6 und 9 Buchstaben. Das Stimulus-Set bestand aus 16 unterschiedlichen Buchstabenreihen.

Die Präsentation der einzelnen Stimuli wurde durch ein Interstimulus-Intervall von 500 ms voneinander getrennt, während dem ein Fixationskreuz in der Mitte des Bildschirms aufleuchtete. Jeder Stimulus blieb solange auf dem Bildschirm, bis auf ihn mit Tastendruck reagiert wurde. Die Probanden antworteten durch das Drücken einer von zwei dafür konzipierten Tasten auf die Stimuli („two alternative forced choice“).

Sie wurden instruiert, die Tasten mit dem Mittel- und Zeigefinger ihrer nicht-dominanten Hand zu drücken und angeleitet die gelbe Taste für eine gerade Anzahl von „q“, die rote Taste für eine ungerade Anzahl zu drücken. War die Wahl der Probanden richtig, ertönte ein Piepton, war sie falsch, ertönten zwei.

### **3.4 Studienablauf**

Die Aufgabe wurde von den Probanden in einer ersten Übungssitzung und einer zweiten Testsitzung ausgeführt. Die Testsitzung fand 24 Stunden nach der ersten Übungssitzung statt.

In beiden Sitzungen wurde die Leistung der Probanden gemessen. In beiden Sitzungen wurden die 16 Buchstabenreihen blockweise wiederholt präsentiert. Ein Block bestand aus einem „Primeblock“ in dem das Stimulus-Set (die 16 Buchstabenreihen) in einer festen sequentiellen Ordnung präsentiert wurden sowie einem „Testblock“. Dieser folgte dem Primeblock nach einer Dauer von 40 Sekunden und war aus den gleichen 16 Buchstabenreihen zusammengesetzt, die jedoch nun in einer randomisierten Reihenfolge auf dem Bildschirm erschienen. Ein 90 Sekunden langes Pausenintervall trennte die aufeinander folgenden Doppelblöcke.

Da die Stimuli der „Primeblöcke“ immer der festgelegten Sequenz folgten, wurden zusätzliche (einschließlich motorische) Lerneffekte der unterliegenden Sequenz erwartet (Nissen et al., 1987). Um sequenzspezifische motorische Lerneffekte auszuschließen wurden nur die Testblöcke, in denen die Reihenfolge der Stimuli mit jeder Wiederholung randomisiert worden war, genutzt, um Leistungszugewinne, welche zwischen zwei Sitzungen entstanden waren, zu berechnen.

Es waren zwei Versuchsformen entworfen und die Probanden in drei Gruppen (A,B und C) eingeteilt worden. Die Gruppe A nahm an Experiment 1 teil, Gruppe B und C an Experiment 2. Die Experimente unterschieden sich in der Anzahl an Wiederholungen, die in der ersten Übungssitzung gewährt wurde. Der Aufbau der Testsitzung war in allen Versuchsgruppen derselbe.

### **3.5 Experiment 1:**

10 Probanden bildeten Gruppe A.

Die Anzahl der gegebenen Prime-Testblockpaare in der ersten Übungssitzung war für jeden Probanden der Gruppe A individuell festgelegt und von der jeweiligen Leistung des einzelnen Probanden abhängig. Die Zahl der trainierten Blöcke war der Anzahl an Blöcken angepasst, die notwendig war, um die Sättigung der Primingeffekte innerhalb der ersten Übungssitzung zu erreichen, d.h., jeder Teilnehmer dieser Gruppe trainierte bis zu dem Punkt, an dem keine Primingeffekte mehr auftraten und seine Leistung unverändert blieb.

Um den Punkt bestimmen zu können, an welchem die Sättigung der Primingeffekte erreicht war, wurde ein Algorithmus entworfen (Siehe 3.5.1), mit dem es möglich war, die Sättigung zu berechnen. Für das Experiment 1 bedeutete das, dass die erste Übungssitzung erst abgebrochen wurde, wenn folgende 3 Bedingungen von dem jeweiligen Probanden erfüllt wurden:

1. Die Reaktionszeiten von Prime- und Testblock waren gleich.
2. Die Reaktionszeiten vom letzten und vorletzten Testblock waren nicht signifikant (t-test für gepaarte Stichproben) unterschiedlich.
3. Die Differenz der Mittelwerte zwischen dem letzten Primeblock und dem letzten Testblock war  $< 0,08$  Sekunden.

Die Testsitzung, welche 24 Stunden später erfolgte, wurde nach 3 Blockpaarwiederholungen abgebrochen.

#### **3.5.1 Priming und der Algorithmus der Sättigung der Primingeffekte**

Der Durchführung entsprechend wurde Priming definiert als die Differenz in der Reaktionszeit (RT) zwischen Prime- und Testblock für jedes einzelne Blockpaar in beiden Trainingssitzungen. Das Kriterium für die „Sättigung der Primingeffekte“ wurde durch einen Algorithmus festgelegt. Dieser basierte auf dem Mittelwert der Reaktionszeit (RT) in den Prime- und Testblöcken

aufeinanderfolgender Doppelblöcke, sowie auf der Genauigkeit (Trefferquote). Dieser Algorithmus garantierte, dass die Anzahl an Wiederholungen (der blockweise präsentierten Buchstabenreihen) ausreichend war, um eine Sättigung der Primingeffekte zu erreichen. Die Bedingungen der Endpunkte des Algorithmuses, die notwendig sind, um den Sättigungspunkt der Primingeffekte detektieren zu können, wurden aus den Daten einer vorherigen Studie abgeleitet (Hauptmann und Karni, 2002).

Der folgende Algorithmus wurde genutzt:

$$\begin{aligned} \Delta RT &\leq 0 \text{ if } \text{mean}(RT_{\text{prime}})_n \\ &= \text{mean}(RT_{\text{test}})_n \text{ and if } \text{mean}(RT_{\text{test}})_n \\ &= \text{mean}(RT_{\text{test}})_{n-2} \text{ and if } \text{mean}(RT_{\text{prime}})_n \\ &\quad - \text{mean}(RT_{\text{test}})_n \leq 0.08 \text{ s and if } \text{sum}(\text{correct responses}) > 14 \end{aligned}$$

wobei „mean (RT)“ für den Mittelwert der Reaktionszeit des jeweiligen Blocks steht und „n“ für die Blocknummer. Die Einführung einer Grenze von 0.08 Sekunden wurde aus den Daten der vorherigen Studie (Hauptmann und Karni, 2002) abgeleitet, sowie die Lage des Genauigkeitskriteriums „sum(correct responses)“ (die Anzahl der erlaubten Fehler in jedem Block zu 1). Reaktionszeiten, die zwei Standardabweichungen übertrafen, wurden aus der Datenanalyse entnommen. Ein gepaarter t-test (Signifikanz Level  $p=0.05$ ) wurde genutzt, um Differenzen zwischen dem Mittelwert der Reaktionszeit der jeweiligen Primeblöcke und Testblöcke („mean (RT<sub>prime</sub>)<sub>n</sub>“ und (RT<sub>test</sub>)<sub>n</sub>) zu überprüfen.

### 3.6 Experiment 2

An Experiment 2 nahmen 22 Probanden teil.

Die Anzahl der Blockpaare in der ersten Übungssitzung war auf 5 Blockpaare begrenzt. Nach dieser festgelegten Anzahl endete die Sitzung unabhängig davon, ob die Sättigung der Primingeffekte eingetreten war. Nach der Analyse der Daten aus Experiment 1 wurde die begrenzte Anzahl an 5 Blockwiederholungen festgelegt, da dies im Durchschnitt in Experiment 1 die ausreichende Anzahl an Blockwiederholungen darstellte, die für das Auslösen verzögerter Leistungszugewinne notwendig gewesen war. Wie im Experiment 1 wurde 24 Stunden später in

einer zweiten Testsitzung (die drei Blockpaare beinhaltet) die Leistung auf möglicherweise entstandene verzögerte Leistungszugewinne hin untersucht.

Um die unterschiedlichen Auswirkungen eines nur begrenzten Trainings in Experiment 2 auf die Entstehung der verzögerten Leistungszugewinne hin zu studieren, wurden die Probanden retrospektiv, entsprechend ihrer Leistung innerhalb der ersten Trainingssitzung, in zwei Gruppen eingeteilt.

**Gruppe B** (  $n = 10$  ) setzte sich aus Probanden zusammen, deren Leistung sich in der ersten Übungssitzung, entsprechend dem Algorithmus, gesättigt hatte. Folglich war eine Sättigung der Primingeffekte in der Leistung aller Teilnehmer der Gruppe B nach 5 Blockwiederholungen aufgetreten.

**Gruppe C** (  $n = 12$  ) bildeten die Probanden, bei denen keine Sättigung der Primingeffekte während der gewährten Blockwiederholungen in der ersten Trainingssitzung eingetreten war.

### 3.7 Statistische Analyse

Für die statistische Analyse wurde Graph Pad Prism Version 3.0 für Windows, GraphPad Software, San Diego, CA, USA genutzt.

Um Leistungszugewinne, die zwischen der ersten Übungs- und zweiten Trainingssitzung entstanden zu berechnen, wurde ein t-Test für gepaarte Stichproben für die Gruppen A, B und C genutzt (t-Test für gepaarte Stichproben, gerechnet für den letzten Testblock am ersten Übungstag gegen den jeweils ersten am folgenden Testtag; verzögerte Leistungszugewinne wurden aus der Differenz der Reaktionszeit im letzten Testblock der ersten Sitzung und dem ersten Testblock der zweiten Sitzung berechnet).

Der t-Test für ungepaarte Stichproben wurde für den Vergleich verzögerter Leistungszugewinne zwischen den Gruppen B und C, sowie für die Berechnung der Daten der entsprechenden Reaktionszeiten der Übungs- sowie Testsitzung verwendet.

Die Gruppenreaktionszeiten wurden mit dem allgemeinen linearen Modell für Messwiederholungen analysiert (MANOVA = mehrdimensionale Varianzanalyse). Zudem wurde der F-test verwendet.

Allgemein wurde das Signifikanzniveau auf  $p < 0,05$  festgelegt.

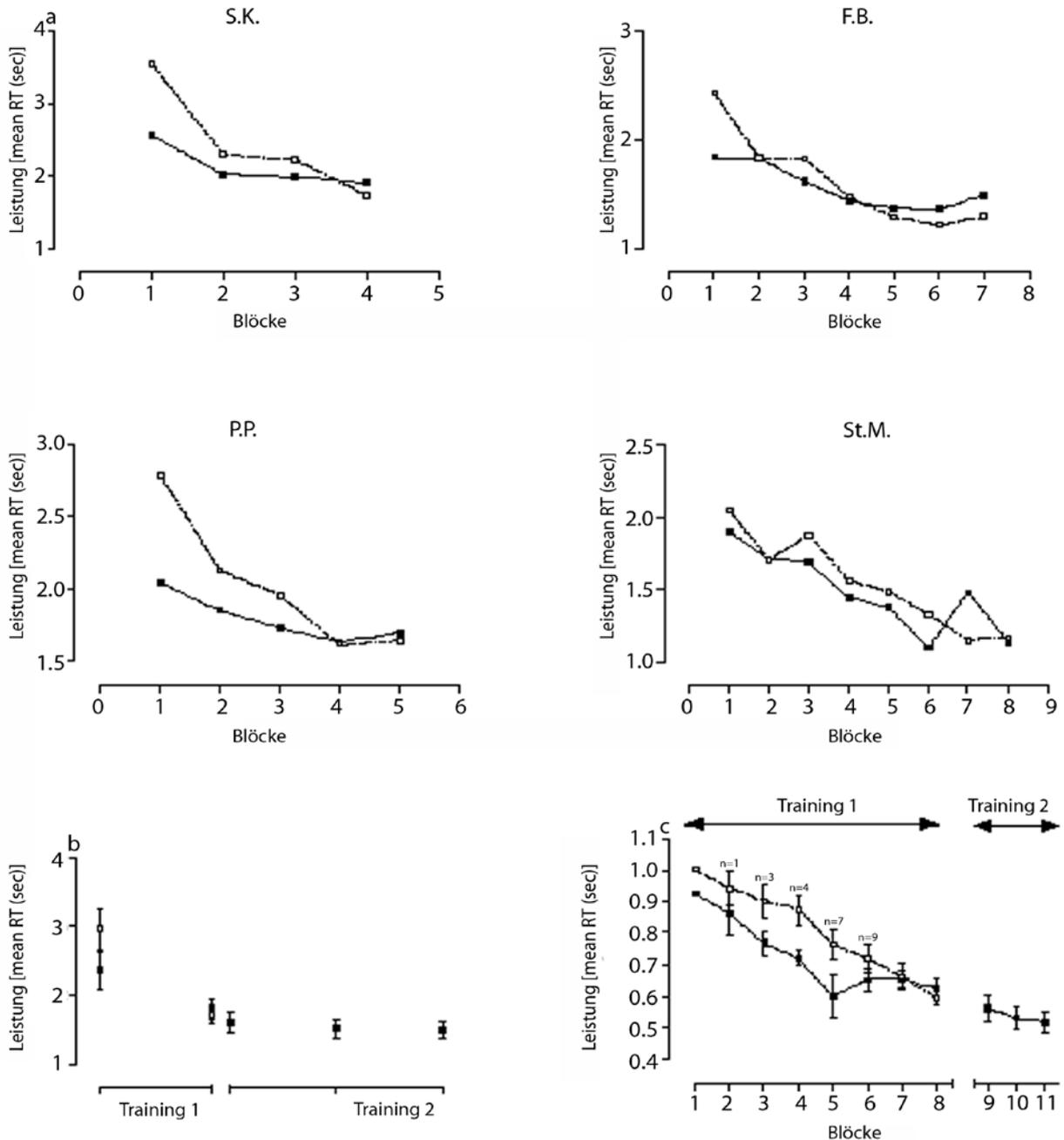
## 4. Ergebnisse

Innerhalb und zwischen den einzelnen Gruppen wurde analysiert:

- a) Primingeffekte innerhalb der einzelnen Übungssitzungen
- b) das Auftreten der Sättigung der Primingeffekte
- c) das Auftreten verzögerter Leistungszugewinne, die zwischen zwei Sitzungen entstanden und erst in der zweiten Testsitzung sichtbar wurden („delayed gains“).

### 4.1 Experiment 1

Gruppe A: Im Durchschnitt wurde eine konstante Leistung im Prime- und Testblock nach 5.4 (SD plus/minus 1.5) Blockpaarwiederholungen (min.=3, max. =8) erreicht, d.h., es war die Sättigung der Primingeffekte eingetreten. Von Block zu Block kam es zu einer deutlichen Reduktion der durchschnittlichen Reaktionszeiten ohne Erhöhung der Fehlerquote. Die Abbildung 4a stellt 4 individuelle Lernkurven repräsentativer Probanden dar. Die initiale Leistung aller Probanden der Gruppe A ist durch signifikante Primingeffekte gekennzeichnet. Nach wenigen Blockpaarwiederholungen kam es jedoch zur Sättigung der Primingeffekte, so dass in den letzten Blöcken der ersten Trainingssitzung keine Primingeffekte mehr auftraten (siehe u.a. Abbildung 4b). Des Weiteren behielten alle Probanden in der 24 Stunden später stattfindenden zweiten Testsitzung ihr Leistungsniveau bei, das sie während der ersten Übungssitzung erlangt hatten. Darüber hinaus wurde bei 8 von 10 Probanden eine zusätzliche signifikante (zwischen den zwei Sitzungen entstandene) Verbesserung der Reaktionszeit beobachtet (ohne eine Erhöhung der Fehlerquote). Dieser zwischen den Trainingssitzungen entstandene Leistungszugewinn betrug im Durchschnitt 204 ms. Die durchschnittliche Reaktionszeit (+/- Standardabweichung) im letzten Testblock der ersten Übungssitzung betrug 1801 +/- 473 ms. Im ersten Testblock der zweiten Übungssitzung betrug sie 1610 +/- 427 ms,  $p = 0.003$ ,  $t = 3.93$ ,  $df = 9$ ; Abbildung 4b. Diese signifikante Abnahme der Reaktionszeit zwischen den Trainingssitzungen zeigt, dass das individuelle auf dem Algorithmus basierende Training, welches das Erreichen der Sättigung der Primingeffekte garantierte, ausreichend war, um die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne („delayed gains“) anzustoßen.



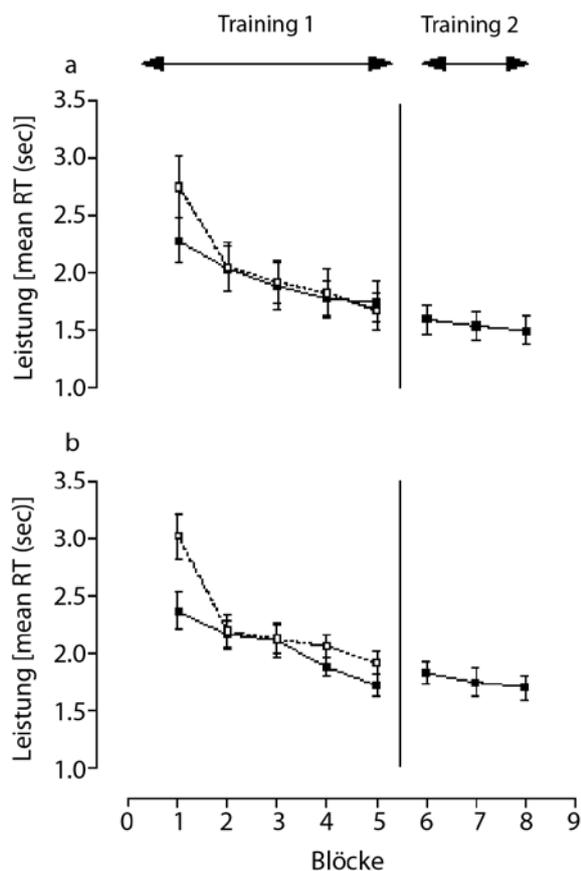
**Abb. 4)** Sättigung der Primingeffekte innerhalb einer Trainingssitzung und zwischen zwei Trainingssitzungen entstehende verzögerte Leistungszugewinne. Leere Quadrate: Mittelwerte der Reaktionszeiten (RT) der Primeblöcke; ausgefüllte Quadrate: Mittelwerte der Reaktionszeiten der korrespondierenden Testblöcke. **a)** Lernkurven einzelner repräsentativer Probanden. Trotz signifikanter Abnahme der Reaktionszeiten (RT) kam es zu keiner Erhöhung der Fehlerquote. **b)** Gruppe A: Mittelwerte der Reaktionszeiten der jeweils ersten und letzten Prime-Testblock-Paare im ersten und zweiten Training. Die signifikanten initialen Primingeffekte sättigten sich im letzten Blockpaar des ersten Trainings, verzögerte Leistungszugewinne traten am nächsten Tag auf. **c)** Standardisierte Reaktionszeiten der Gruppe A. Die individuellen Lernkurven wurden dem letzten Blockpaar der ersten Sitzung angepasst. Die unterschiedlichen Datenpunkte umfassen variierende Probandenzahlen, abhängig vom unterschiedlichen Trainingsniveau, dass von jedem einzelnen Proband erreicht wurde ( $n = 10$ ).

Um die Annahme zu prüfen, dass die Sättigung der Primingeffekte auf einer individuellen Grundlage einen auslösenden Faktor für die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne darstellt, führten 22 Probanden in einem zweiten Experiment die gleiche Aufgabe mit dem Unterschied durch, dass (ungeachtet der individuellen Leistung) nur eine limitierte Anzahl an Blockpaar – Wiederholungen, nämlich 5, in der ersten Übungssitzung gewährt wurde.

#### **4.2 Experiment 2**

Gruppe B: Wie zu erwarten zeigten die Probanden der Gruppe B (diejenige bei denen trotz der limitierten Anzahl an Wiederholungen eine Sättigung auftrat) erhebliche verzögerte Leistungszugewinne, als sie 24 Stunden später getestet wurden. Die durchschnittliche Reaktionsgeschwindigkeit im letzten Testblock der ersten Übungssitzung betrug 1739 +/- 571 ms. Im ersten Testblock der zweiten Testsitzung betrug sie 1590 +/- 409 ms,  $p = 0.05$ ,  $t = 2.23$ ,  $df = 9$ ; Siehe Abbildung 5a)

Gruppe C: Die Probanden der Gruppe C (bei denen die Sättigung der Primingeffekte im ersten Training nicht eingetreten war) wiesen keine verzögerten Leistungszugewinne in der zweiten Testsitzung auf. Die Leistung (wie in der Abbildung 5b dargestellt) der Gruppe C unterschied sich in der zweiten Testsitzung nicht signifikant von der Leistung am Ende der ersten Übungssitzung. Die durchschnittliche Reaktionsgeschwindigkeit (+/- Standardabweichung) im letzten Testblock der ersten Übungssitzung betrug 1726 +/- 339 ms. Im ersten Testblock der zweiten Testsitzung betrug sie 1832 +/- 351 ms ( $p = 0.05$ ,  $t = 1.12$ ,  $df = 11$ ).

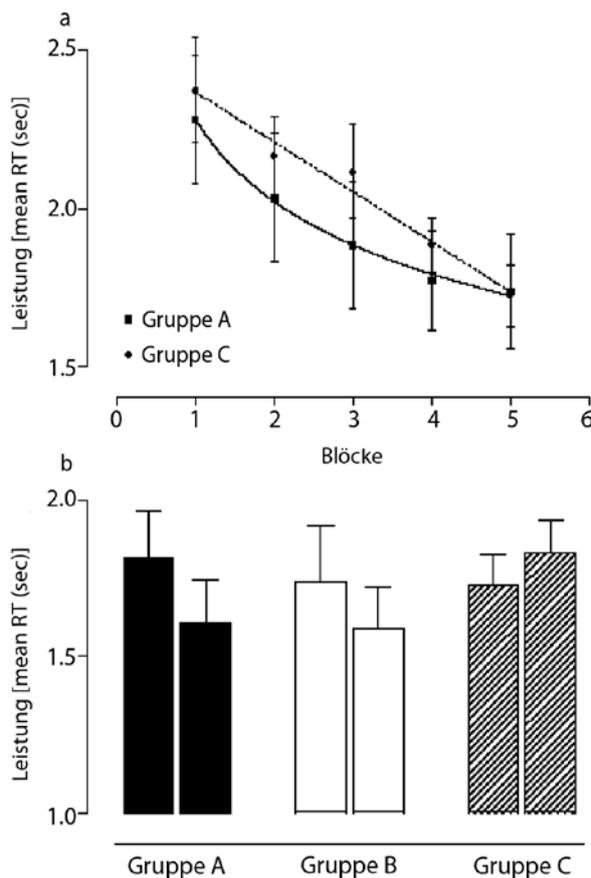


**Abb. 5a)** Verzögert im zweiten Training auftretende Leistungszugewinne und ihre Abhängigkeit von der Sättigung der Primingeffekte im ersten Training. **Experiment 2:** Das Training war auf 5 Blockpaarwiederholungen begrenzt. **a) Gruppe B (n = 10):** Probanden die eine asymptotischen Leistung am Ende der ersten Trainingssitzung erreichten sowie eine dauerhafte Sättigung der Primingeffekte ( $P = 0.9$ , MANOVA), zeigten signifikante verzögerte Leistungszugewinne am nächsten Tag. **b) Gruppe C (n = 12):** Probanden ohne eine dauerhafte Sättigung der Primingeffekte ( $F 14.63$ ,  $P < 0.003$ , MANOVA) zeigten keine verzögerten Leistungszugewinne im zweiten Training.

### 4.3 Vergleich der Gruppen B und C

Ein Vergleich der Testblöcke der zweiten Trainingssitzung zwischen Gruppe B und Gruppe C erreichte keine statistische Signifikanz ( $P = 0.07$ ,  $t = 1.49$ ,  $df = 20$ ). Jedoch zeigte sich ein deutlich größerer durchschnittlicher Leistungszugewinn der Gruppe B, eine Abnahme der Reaktionszeit um 149 ms (ohne Verlust in der Treffgenauigkeit), verglichen mit einer durchschnittlichen Abnahme der Reaktionszeit von 106 ms ( $P < 0.05$ ,  $t = 2.11$ ,  $df = 20$ ) der Gruppe C. Dieser größere Leistungszugewinn der Gruppe B unterstützt die Hypothese, dass die initiale Sättigung der Primingeffekte ein entscheidender Faktor für das Auslösen der Entstehung verzögerter Leistungszugewinne ist. Folgt man den 5 Prime-/Testblöcken der ersten Trainingssitzung, illustriert die Übereinstimmung einer Exponentialfunktion (14) mit den Lernkurven der Probanden die Leistungsunterschiede zwischen den Probanden der Gruppe B und C. Die Exponentialfunktion lieferte eine höhere Übereinstimmung ( $R^2 0.999$ ) für die Daten der Reaktionszeiten der Gruppe B ( $F 42.28$ ,  $P < 0.05$ ). Demgegenüber wurde die beste Übereinstimmung für die Mittelwerte der Reaktionszeiten der Gruppe C durch eine lineare Funktion ( $R^2 0.993$ ) erzielt, die nachweist, dass die 5 Blockpaarwiederholungen in dieser

Gruppe nicht ausreichend waren, um eine asymptotische Leistung zu erlangen (siehe Abbildung 6a). Die Abbildung 6 zeigt außerdem, dass das Auftreten verzögerter Leistungszugewinne im zweiten Training nicht auf Unterschiede im Leistungsniveau zurückzuführen ist, die am Ende der ersten Trainingssitzung zwischen den einzelnen Probanden bestanden. Im allgemein erlangten Leistungsniveau (Reaktionszeit) am Ende des ersten Trainings, existierte kein signifikanter Unterschied zwischen der Gruppe B und C ( $P > 0.05$ ,  $t = 0.06$ ,  $df = 20$ ).



**Abb. 6).** Die frühe Phase im prozeduralen Lernen und das Auftreten verzögerter Leistungszugewinne. **a)** Die übereinstimmenden Daten der Reaktionszeiten der Gruppe B und C. Die am besten passenden Kurven für das Training der Gruppe B (Quadrate) und Gruppe C (Kreise) sind unterschiedlich. Eine Exponentialfunktion der Form  $y = a + b \cdot P^c$  stellte eine bessere Übereinstimmung für die Leistung der Gruppe B dar, als eine lineare Funktion. Im Gegensatz zu Gruppe C, bei der eine lineare Funktion die beste Übereinstimmung mit den Reaktionszeiten erzielte. Kreise und Quadrate repräsentieren die Daten, Linien die am besten passende Funktion. **b)** Vergleich der verzögerten Leistungszugewinne der Gruppen A, B und C. Die jeweiligen linken Balken jeder Gruppe repräsentieren den Mittelwert der Reaktionszeiten (RT +/- SD) des letzten Testblockes im ersten Training. Die rechten Balken zeigen den Mittelwert der Reaktionszeiten des ersten Testblockes im zweiten Training.

#### 4.4 Zusammenfassung

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, dass Gruppen, die aus Probanden zusammengesetzt waren, bei denen eine Sättigung der Primingeffekte innerhalb der ersten Trainingssitzung eingetreten war und deren Lernkurve somit am Ende des ersten Trainings asymptotisch verlief (Gruppe A und B), verzögert auftretende Leistungszugewinne (bezogen auf die Testblöcke) im

zweiten Training aufwiesen. Unter dieser Bedingung waren in einer latenten Phase zwischen den zwei Trainingssitzungen zusätzliche Leistungszugewinne entstanden, die sich in einer schnelleren Reaktionsgeschwindigkeit im ersten Testblock der zweiten Trainingssitzung (verglichen mit dem letzten Testblock der ersten Trainingssitzung) ausdrückten, wobei kein Verlust der Treffgenauigkeit zu beobachten war. War die Sättigung der Primingeffekte innerhalb des ersten Trainings nicht eingetreten (Gruppe C), verbesserte sich die Leistung zwischen den zwei Trainingssitzungen nicht, folglich traten keine verzögerten Leistungszugewinne in der zweiten Trainingssitzung auf. Die Anzahl der Wiederholungen, die benötigt wurde, um innerhalb des ersten Trainings die Sättigung zu erreichen, unterlag beträchtlichen individuellen Schwankungen (min. = 3, max. = 8 in Gruppe A). So war das limitierte Training im zweiten Experiment nur für einen Teil der Probanden ausreichend gewesen, um die Sättigung der Primingeffekte zu erreichen (Gruppe B). Diese zeigten parallel zu den Probanden des ersten Experimentes verzögert auftretende Leistungszugewinne im folgenden zweiten Training. Wurde die Sättigung der Primingeffekte jedoch während des limitierten Trainings nicht erreicht, so traten auch keine verzögerten Leistungszugewinne in dem zweiten nachfolgenden Training (Gruppe C) auf. Folglich hat sich die individuell unterschiedlich eintretende Sättigung der Primingeffekte innerhalb eines Trainings - und nicht die absolute Trainingsmenge - als ein entscheidender Faktor für das Auslösen von zusätzlichen verzögerten Leistungszugewinnen in einer nachfolgenden Trainingssitzung erwiesen.

## **5. Diskussion**

### **5.1 Der vorhersagende Wert der Sättigung der Primingeffekte für den verzögerten Leistungszugewinn**

Ziel der vorliegenden Experimente war zu klären, ob die Sättigung der Primingeffekte innerhalb einer Übungssitzung eine Bedingung für das Auftreten der verzögerten Leistungszugewinne in einer folgenden Übungssitzung darstellt. Zu diesem Zweck wurde ein Algorithmus entworfen, um den Sättigungspunkt während des Trainings berechnen zu können. So war es möglich, das Erreichen der Sättigung bei den einzelnen Probanden individuell zu untersuchen und mit dem Auftreten verzögerter Leistungszugewinne am Folgetag in Beziehung zu setzen.

Die Resultate des ersten Experiments demonstrieren, dass das Trainieren bis zu dem Punkt, an dem der Proband die Grenze seiner Leistungssteigerung erreicht, der auslösende Faktor für das Auftreten der verzögerten Leistungszugewinne sein könnte. Alle Probanden des ersten Experiments (Gruppe A), bei denen das Erreichen der Sättigung der Primingeffekte durch den Algorithmus sichergestellt war, zeigten bis auf zwei Ausnahmen signifikante, verzögert auftretende Leistungszugewinne in der zweiten Testsitzung.

Des Weiteren offenbarten die Ergebnisse der Gruppe A die großen individuellen Unterschiede in der erforderlichen Anzahl an Wiederholungen, die notwendig ist, um die Sättigung der Primingeffekte zu erreichen. So hatte ein Proband z.B. schon nach 3 Blockpaarwiederholungen die Sättigung der Primingeffekte erreicht, wohingegen bei einem anderen Probanden 8 Blockpaarwiederholungen bis zum Eintritt der Sättigung notwendig waren. Unabhängig von der Anzahl an benötigten Wiederholungen traten bei Erreichen der Sättigung im ersten Training bei fast allen Probanden der Gruppe A verzögerte Leistungszugewinne im zweiten Training auf.

Um den Effekt der Sättigung der Primingeffekte genauer von dem Effekt einer absoluten Anzahl an Wiederholungen abgrenzen zu können, wurde den Probanden im zweiten Experiment ein festgelegtes Training von nur 5 Blockpaarwiederholungen in der ersten Übungssitzung gewährt. Retrospektiv wurden die Probanden in zwei Gruppen eingeteilt, und zwar entsprechend der erreichten (Gruppe B) oder nicht erreichten (Gruppe C) Leistungssättigung während dieser 5 Blockpaarwiederholungen.

Die Resultate dieses 2. Experiments unterstützen die Annahme, dass sich verzögerte Leistungszugewinne nur dann entwickeln, wenn das geleistete Training in der ersten Sitzung ausreichend für die Sättigung der Primingeffekte ist. Kein Teilnehmer (Gruppe C), der trotz der

identischen Trainingsmenge innerhalb des ersten Trainings den Sättigungspunkt nicht erreichte, wies am nächsten Tag verzögerte Leistungszugewinne auf. Die Probanden der Gruppe B hingegen, welche die Sättigung der Primingeffekte im Training erreichten zeigten signifikante verzögerte Leistungszugewinne in der zweiten Testsitzung. Wegen der großen Variabilität der Trainingsleistung sind weder die absolute Trainingsmenge (bezogen auf die Anzahl der geleisteten Wiederholungen) noch das erzielte Leistungsniveau eine zuverlässige Grundlage, um das Auftreten von verzögerten Leistungszugewinnen vorauszusagen. Vielmehr war das Erreichen der Sättigung der Primingeffekte auf einer individuellen Grundlage das entscheidende Kriterium für ein effektives und ausreichendes Training innerhalb einer Sitzung, das die Entwicklung von zusätzlichen verzögert auftretenden Leistungszugewinnen auslöste.

## **5.2. Die Zeit und der Schlaf – mögliche weitere Einflussfaktoren auf das Entstehen verzögerter Leistungszugewinne**

In der gegenwärtigen Studie waren bei keinem Probanden, der die Sättigung in der ersten Übungssitzung nicht erreichte, verzögerte Leistungszugewinne in einer 24 Stunden späteren Trainingssitzung aufgetreten. Die vorliegende Studie kann jedoch nicht unterscheiden, ob die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne langsamer verläuft oder gar nicht erst beginnt, wenn das Training vor dem Erreichen der Leistungssättigung beendet wird. Die Ergebnisse einer anderen Studie (Hauptmann und Karni, 2002) weisen darauf hin, dass die Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne lediglich langsamer verlaufen könnte, wenn das Training vor Erreichen der Sättigung beendet wird. So traten in dieser Studie nach einem limitierten Training ohne Erreichen der Sättigung verzögerte Leistungszugewinne nach 40-44 Stunden auf (Hauptmann und Karni, 2002).

Zudem kann in der vorliegenden Studie keine Aussage über die Rolle des Schlafes in der Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne gemacht werden, da das Schlafverhalten der Probanden nicht erfasst wurde. So ist nicht bekannt, ob für die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne in der vorliegenden Studie allein die Zeit nach dem Training ausreichend war oder ob der Schlaf hierbei eine entscheidende Rolle spielte. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass sich die einzelnen Gruppen (A,B,C) in Bezug auf das Schlafverhalten und / oder ihre Erfahrung nach dem Training unterschieden (Hauptmann und Karni, 2002). Es ist jedoch nicht ablesbar, ob und wie diese Faktoren die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne möglicherweise störend beeinflusst haben könnten,

zumal im zweiten Experiment die Probanden retrospektiv entsprechend dem Algorithmus den Gruppen zugeteilt wurden. Des Weiteren handelt es sich um eine implizite Aufgabe, die wahrscheinlich robuster gegenüber Schlafdefiziten ist (Robertson et al., 2004).

### **5.3 Unterschiede zu vorangegangenen Studien in der Bewertung von Primingeffekten**

In der neurowissenschaftlichen Literatur existiert keine Übereinstimmung darüber, was im Detail Priming ausmacht und anhand welcher Parameter der Primingeffekt zu messen ist, wenn Priming nicht nur anhand einer einzelnen Wiederholung untersucht wird, sondern über mehrere Wiederholungen hinaus. In der gegenwärtigen Studie waren die benutzten Stimuli während der Durchführung der Versuche gleich. Die Primingeffekte drückten sich in der Differenz der erbrachten Leistung (Reaktionszeit) zwischen den korrespondierenden Prime- und Testblöcken aus. Der während der Wiederholung der Stimuli vom Prime- zum Testblock erreichte Leistungszugewinn entspricht der Größe der Primingeffekte. In anderen Studien (Kirsner und Speelman, 1996; Logan, 1988), die Priming und das Erlernen von Fertigkeiten untersuchten, wurden einige der Stimuli nur einmal („neue Stimuli“) und andere Stimuli mehrfach wiederholt präsentiert („bekannte Stimuli“), wobei Priming auf die Differenz der Leistung zwischen mehrfach („bekannten“) und einmalig wiederholten („neuen“) Stimuli bezogen wurde. Unter diesem Gesichtspunkt kann die Abnahme der Primingeffekte (bis zu ihrem Ausbleiben) in der gegenwärtigen Studie als eine Steigerung von Priming betrachtet werden. Die in dieser und der früheren Studie (Hauptmann und Karni, 2002) auftretende wiederholungsabhängige Sättigung der Primingeffekte tritt jedoch auch in den Daten der anderen Studien (Kirsner und Speelman, 1996; Logan, 1988) auf, wenn die Primingeffekte auf die Leistungsdifferenz zwischen wiederholter und vorheriger Darbietung bezogen werden.

### **5.4 Die Sättigung der Primingeffekte - ein Maßstab für die Neuartigkeit einer Erfahrung**

In der vorliegenden Arbeit wurde die Sättigung der Primingeffekte nach einer individuell unterschiedlichen Anzahl an Wiederholungen deutlich gezeigt. Diese Sättigung blieb in der zweiten Trainingssitzung erhalten. War die Sättigung in der ersten Trainingssitzung nicht erreicht, traten im folgenden Training weiterhin Primingeffekte auf. In anderen Studien des prozeduralen Lernens konnte ebenfalls ein Ausbleiben von frühen, schnellen Leistungszugewinnen im Training perzeptueller (Karni und Sagi, 1993) und motorischer (Korman et al., 2003) Fertigkeiten beobachtet werden, wenn in einer vorherigen

Trainingssitzung bereits die Sättigung eingetreten war. Vorgehend wurde beschrieben, dass ein Wiederauftreten von frühen, schnellen Leistungszugewinnen (bzw. der Primingeffekte) im Training ausgelöst werden konnte, wenn neue Elemente ins Training eingebaut worden waren (Korman et al., 2003). Unabhängig von dem allgemeinen Leistungsniveau der Probanden, traten schnelle Leistungszugewinne erst dann wieder auf, wenn einzelne Trainingskonditionen verändert wurden und somit die Probanden mit neuartigen Trainingselementen konfrontiert worden waren (Korman et al., 2003). Diese Ergebnisse führten zu der Vermutung, dass die frühen schnellen Leistungszugewinne ein Zeichen für die Neuartigkeit einer Erfahrung darstellen könnten („Novelty Effekt“, Korman et al., 2003).

In diesem Kontext könnten Primingeffekte als schnelle, erfahrungsabhängige Leistungsveränderungen betrachtet werden, welche die Fähigkeit des Verarbeitungssystems widerspiegeln, zwischen bekannten und unbekanntem Erfahrungen zu unterscheiden. Die Sättigung der Primingeffekte könnte unter diesen Gesichtspunkten ein Maßstab für die Neuartigkeit einer Trainingserfahrung und ihrer Konditionen darstellen (Korman et al., 2003). Ein Prozess, der auf Neuartigkeiten sensitiv reagiert und bewirkt, dass das Verarbeitungssystem optimal an die neuen Erfahrungen adaptiert wird, könnte von dem Grad der Übereinstimmung zwischen den einzelnen Erfahrungen abhängig sein<sup>9</sup> (Ofen-Noy et al., 2003). Je ähnlicher eine neue Trainingsaufgabe einer bereits bekannten Aufgabe ist, desto vorgeprägter und angepasster könnten die bereits bestehenden Verarbeitungsprozesse sein und sich folglich auch rascher an die neue Erfahrung adaptieren. Es ist nachvollziehbar, dass jeder Mensch einen unterschiedlichen Erfahrungshintergrund besitzt. Folglich ist es denkbar, dass die Anzahl an Wiederholungen, die notwendig ist, um die optimale Anpassung existierender Verarbeitungsprozesse an die neue Aufgabe zu erzielen, zwischen den einzelnen Menschen variiert, da die individuell existierenden Verarbeitungsprozesse durch unterschiedliche Erfahrungen bereits andere Grundvoraussetzungen besitzen.

Die Resultate aus der prospektiven Konzeption des ersten Experimentes der vorliegenden Studie zeigen erstmals, dass dies der Fall sein könnte. Sie zeigen die große Variabilität in der Anzahl der notwendigen Wiederholungen zur Sättigung der frühen, schnellen Leistungszugewinne (der

---

<sup>9</sup> N. Ofen-Noy et al. (2003) konnten zeigen, dass in einer Aufgabe spiegelverkehrte Schrift zu lesen, größere und raschere Leistungszugewinne erzielt wurden, wenn in den einzelnen Übungssitzungen dieselben Wörter wiederholt gelesen werden mussten, als wenn die einzelnen Übungssitzungen immer wieder aus neuen Wörtern zusammengesetzt wurden. Sie folgerten aufgrund der deutlichen Benefite der Wiederholung derselben Wörter, dass ein auf Wiederholung sensitiv reagierender Prozess existiert, der aktiviert wird, wenn ein bestimmtes Maß an Übereinstimmung zwischen den einzelnen Übungssitzungen auftritt. Sie vermuten des Weiteren, dass dieses Maß an Übereinstimmung bezüglich des Verarbeitungssystems das auszeichnen könnte, was das Verarbeitungssystem als wiederholte Erfahrung erkennt.

Primingeffekte), die die Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne auslösen und Konsolidierungsprozesse anstoßen.

### **5.5. Die Bedeutung der Sättigung der Primingeffekte für die neuronalen Mechanismen, die dem prozeduralem Lernen zugrunde liegen.**

Die Hypothese, dass die Sättigung der Primingeffekte eine entscheidende Grundvoraussetzung für Konsolidierungsprozesse und effektives Lernen ausmachen könnte, wird durch die vorliegenden Ergebnisse untermauert. Darüber hinaus ist die Hypothese mit Ergebnissen aus Studien vereinbar, die elektrophysiologische Untersuchungen und funktionelle Bildgebung nutzen und das dem Lernen zugrunde liegende neuronale Aktivierungsmuster sichtbar machen konnten. Mit Hilfe der Positronen- Emissionss -Tomographie können Veränderungen der globalen und regionalen zerebralen Durchblutung gemessen werden. Und unter Nutzung der funktionellen Kernspinnresonanztomographie ist es möglich Veränderungen der Blutoxygenierung zu messen, die mit Veränderungen im Blutfluss und Blutvolumen verbunden sind. Man geht davon aus, dass Veränderungen dieser Parameter in Zusammenhang mit Veränderungen in der Aktivierung neuronaler Netzwerke stehen (Raichle, 1987). Funktionell bildgebende Studien belegen, dass übungsabhängige Leistungssteigerungen im prozeduralen Lernen mit neuronalen Veränderungen in Hirnregionen verbunden sind, die in die Verarbeitung der Aufgabe eingebunden sind (z.B.Karni et al., 1998; Shadmehr und Holcomb, 1997). Dass das Erlernen einer Fertigkeit verschiedene Lernphasen umfasst, wurde erläutert sowie in den vorliegenden Untersuchungen demonstriert. Es wird davon ausgegangen, dass während dieser verschiedenen Lernphasen auch unterschiedliche neuronale Repräsentationen und Mechanismen in die Verarbeitung der Aufgabe involviert sind (Anderson et al., 1982; Mishkin et al., 1984; Logan, 1990; Fitts und Peterson, 1964; Posner und Keele, 1968). Studien lassen erkennen, dass sich frühe Phasen einer Trainingserfahrung auch funktionell von späteren Lernphasen unterscheiden (Penhune und Doyon, 2002; Buckner und Koutstaal, 1998; Petersen et al., 1998; Miyachi et al., 2002). Sie zeigen u.a., dass neue Hirnregionen, als Folge einer Konsolidierung, in die Ausführung der Aufgabe involviert werden (Shadmehr und Holcomb, 1997). Unter den Gesichtspunkten dieser Studien, könnte die Sättigung der Primingeffekte den neuronalen Mechanismus, welcher der frühen Lernphase zugrunde liegt, beenden und damit ermöglichen, dass weitere Hirnregionen und Mechanismen genutzt werden können, die die fortgeschrittenen Stadien des Lernens

ausmachen. Um die Rolle der Sättigung der Primingeffekte hierbei zu beurteilen, ist die Kenntnis der möglichen neuronalen Veränderungen wichtig.

### **5.5.1 Neuronale Veränderungen während der frühen Lernphase**

1987 wurde von Brown et al. und Baylis und Rolls (1987) zum ersten Mal berichtet, dass einige Neuronen im ventralen Temporallappen des Affens auf die wiederholte Präsentation eines Stimulus mit einer reduzierten neuronalen Aktivität antworteten. Es folgten weitere Studien, deren Resultate aus Einzelzelleitungen des Affenkortex in Übereinstimmung mit der früheren Beobachtung zeigten, dass die Aktivität neuronaler Antworten mit der wiederholten Präsentation eines Stimulus stufenweise abnimmt, während die Wahrnehmung und Identifikation des Stimulus durch die wiederholte Präsentation beschleunigt wird (Galvan und Weinberger, 2003; Miller und Desminone, 1994; Ringo, 1996).

Dieser Effekt wird in der neurowissenschaftlichen Literatur als „Repetition Suppression“ bezeichnet (Wiggs und Martin, 1998). Er ist von langer Dauer (Brown et. al, 1987) und sehr *spezifisch* für die verwendeten Stimuli, denn die Reduktion der neuronalen Aktivität reagiert sensitiv auf Veränderungen der Oberflächenmerkmale der wiederholten Stimuli (Li et al., 1993). Es wird davon ausgegangen, dass diese Reduktion das neuronale Korrelat von Priming darstellt (Desimone, 1996), da funktionell bildgebende Verfahren des menschlichen Gehirns einen Zusammenhang zwischen Priming und reduzierter neuronaler Aktivität zeigte (z.B.: Squire et al., 1992; Schacter et al., 1996; Demb et al., 1995). Luigi Macotta und Randy L. Buckner (2004) konnten kürzlich unter Nutzung der funktionellen Kernspintomographie eine statistisch signifikante Korrelation zwischen neuronalen Aktivitätsabnahmen im prefrontalen Kortex und Primingeffekten im Verhalten demonstrieren. Sie schlugen den Begriff „neuronal priming“ für die wiederholungsabhängige neuronale Aktivitätsabnahme vor, die mit Priming verbunden ist.

Es wird vermutet, dass diese Aktivitätsabnahme eine intrinsische Eigenschaft kortikaler Einheiten widerspiegeln könnte, die zu einer verbesserten Repräsentation des speziell wiederholten Stimulus führen kann (Wiggs und Martin, 1998). Es wird dabei angenommen, dass Neuronen, die eine verminderte Aktivität auf die wiederholte Präsentation eines Stimulus aufweisen, aus dem Zusammenschluss der auf diesen Stimulus reagierenden Neuronen ausgeschieden wurden, weil sie Merkmale verarbeiten, die für die Identifikation des Stimulus nicht nötig sind. Folglich würden nur die Neuronen, die entscheidende Informationen des Objektes kodieren, weiterhin eine hohe Reaktionsaktivität aufweisen und diese selektivere

Repräsentation könnte dann eine schnellere und effizientere Verhaltensreaktion ergeben (Wiggs und Martin, 1998; Desimone, 1996). Die Suppression der neuronalen Aktivität wäre unter diesen Gesichtspunkten ein Zeichen für eine ausgewähltere und effizientere Repräsentation des wiederholten Stimulus im Kortex. Von Wiggs und Martin (1998) wurde u.a. aufgrund der Befunde, dass „Repetition Suppression“ trotz Narkose und einer cholinergen Blockade zu beobachten war, vermutet, dass es eine intrinsische, automatische Reaktion kortikaler Neuronen auf wiederholte Verarbeitung darstellt (Vogels et al., 1995; Miller und Desimone, 1993). Studien, die mit Hilfe funktionell bildgebender Untersuchungen Wiederholungseffekte im menschlichen Gehirn explorierten, zeigen, dass Wiederholung eine relative, neuronale Aktivitätsabnahme in Hirnregionen auslöst, welche in die Verarbeitung der Stimuli und / oder Aufgabe involviert sind. Es kann hervorgehoben werden, dass diese Effekte besonders auffällig sind, wenn sie während der ersten Wiederholungen gemessen werden (Buckner et al., 1995; Raichel et al., 1994; Turenout und Bielowicz, 2003).

### **5.5.2 Neuronale Veränderungen nach ausgedehnterem Training**

Auf der anderen Seite existieren Belege für eine Aktivierungssteigerung der neuronalen Antwort als eine Folge von Übung und Erfahrung (Seitz et al., 1990; Grafton et al., 1992; Raichle et al., 1994; Karni et al., 1995; Petersen et al., 1998; Poldrack et al., 1998). Diese durch dauerhafte Übung über mehrere Tage ausgelösten Steigerungen der neuronalen Aktivierungsreaktion wurden zusammen mit Resultaten aus neurophysiologischen Studien an Affen (Mitz et al., 1991; Recanzone et al., 1992; Logothetis et al., 1995; Petersen et al., 1998; Wise et al., 1998), als das neuronale Gegenstück für weiter fortgeschrittene Stufen im Fertigkeitserwerb interpretiert (Hauptmann und Karni, 2002). Die zitierten Studien mit Affen zeigten eine vom fortwährenden Training abhängige Rekrutierung neuronaler Einheiten in sensorische und motorische Areale. Diese Befunde, die entgegengesetzte, neuronale Veränderungen als Folge von späteren Lernphasen zeigen, unterstützen die Auffassung, dass den verschiedenen Lernphasen auch unterschiedliche neuronale Mechanismen zugrunde liegen (Anderson, 1982; Fitts und Peterson, 1964; Posner und Keele, 1968; Hikosaka et al., 1999).

Zudem wird in der neurowissenschaftlichen Literatur deutlich, dass auch unterschiedliche Hirnregionen an frühen und späten Phasen des prozeduralen Lernens teilhaben. Studien konnten vielfach demonstrieren, dass sich mit zunehmender Übung die neuronalen Aktivierungsmuster verlagern, die in die Verarbeitung der Aufgabe involviert sind, so dass erkennbar wird, dass

verschiedene Hirnregionen mit steigender Übung auch unterschiedlich in die Verarbeitung der Aufgabe miteinbezogen werden. (Mier et al., 1998; Poldrack und Gabrieli, 2001; Miyachi et al., 2002). So konnten z.B. Raichle et al. (1994) in einer Studie zeigen, dass nach umfangreichen, wiederholten Präsentationen der Stimuli, eine Aktivierungsverlagerung von der linken frontalen Hemisphäre, dem anterioren Cingulus und der rechten Kleinhirnhemisphäre zum insularen Kortex auftrat. Raichle et al. stellten die Hypothese auf, dass diese Verlagerung einen Übergang im Verarbeitungssystem von einem allgemeinen neuronalen Grundmechanismus zu einem effektiveren Gebrauch von aufgaben-spezifischen neuronalen Schaltkreisen widerspiegeln könnte. Auch andere Studien zeigen, dass eine Verlagerung zu anderen Hirnregionen für die Aufgabenverarbeitung mit steigender Erfahrung auftreten könnte (Raichle et al., 1994; Van Turennout et al., 2000). Solche Aktivierungsverlagerungen wurden nicht nur für kognitive und perzeptuelle Fertigkeiten, sondern auch für motorische Fertigkeiten nachgewiesen (Grafton et al., 1992; Penhune und Doyon, 2002).

Es kann hervorgehoben werden, dass viele Verlagerungen der neuronalen Aktivierungsmuster entweder innerhalb einer Trainingssitzung - nach einer relativ begrenzten Anzahl an Aufgabenwiederholungen - oder zwischen zwei Trainingssitzungen, in einem Zeitfenster passend zu Konsolidierungsprozessen, auftraten<sup>10</sup>.

### **5.5.3 Die Sättigung der Primingeffekte – ein möglicher Wechsel in den neuronalen Mechanismen, die dem prozeduralen Lernen zugrunde liegen.**

Ausgehend von den beschriebenen Studien ist anzunehmen, dass aufgabenrelevante, neuronale Repräsentationen durch ihren wiederholten Gebrauch der Ausführung der Aufgabe in der Art angepasst werden, dass eine Leistungssteigerung möglich wird. Die erläuterte Reduktion der neuronalen Aktivität könnte diesen Anpassungsmechanismus ausdrücken. Li et al. (1993) zeigten, dass diese neuronale Aktivitätsabnahme nach einer bestimmten Anzahl an Wiederholungen (die Mitte beträgt: 6-8) erschöpft ist. Die Neuronen antworten dann mit einer gleichbleibenden Aktivierung auf zusätzliche Wiederholungen. In diesem Kontext wurde von Hauptmann und Karni (2002) vermutet, dass die Sättigung der Primingeffekte die „höchste,

---

<sup>10</sup> So konnten Reza Shadmehr und Henry H. Holcomb (1997) zeigen, dass 5 Stunden nach dem initialen Training einer motorischen Aufgabe, verglichen mit der neuronalen Aktivierung während der initialen Sitzung, eine verminderte Aktivität in prefrontalen Strukturen auftrat und eine Aktivierungssteigerung in Gehirnregionen beobachtet wurde, in denen die Speicherung des Langzeitgedächtnisses vermutet wird. Andere Studien (Brashers-Krug und Shadmehr, 1996; Shadmehr und Brashers-Krug, 1997) belegen, dass innerhalb von 5 Stunden nach dem Training einer motorischen Aufgabe eine Widerstandsfähigkeit gegenüber Interferenz erreicht ist, was als ein Kennzeichen einer erfolgten Konsolidierung betrachtet werden kann.

erreichbare Leistung“ dieses Anpassungsmechanismus gegenüber wiederholt auftretender Erfahrung widerspiegelt. In Bezug auf die Studien, die zeigen, dass verschiedene Hirnregionen in frühe und späte Lernphasen involviert sind, könnte die Sättigung der Primingeffekte darüber hinaus einen qualitativen Wechsel innerhalb der Hirnregionen bedeuten, die während der frühen Übungsphase in die Ausführung der Aufgabe einbezogen sind. Die Sättigung der Primingeffekte könnte, wie von Hauptmann und Karni (2002) vermutet, das Ende eines auf Wiederholung reagierenden Optimierungsprozesses darstellen, durch den die neuronalen Einheiten an die spezifischen Charakteristika und Anforderungen der jeweiligen Aufgabe angepasst werden. Erst wenn die „bestmögliche Leistung“ von diesen verfügbaren Netzwerken für die spezifischen Charakteristika der Stimuli und Aufgabe erreicht werden würde, könnten darüber hinaus gehende weitere Lösungsstrategien und somit auch neue Hirnareale in die Verarbeitung einbezogen werden. Diese nun neu in die Aufgabenverarbeitung involvierten Hirnareale würden ermöglichen, dass zusätzliche Erfahrung auch für weitere Fortschritte genutzt werden kann. Das stützt die Hypothese, dass die beobachtbare Sättigung der Primingeffekte einen Wechsel in den neuronalen Mechanismen und Hirnregionen widerspiegelt, die dem Lernen zugrunde liegen. Die Sättigung der Primingeffekte wäre ein Zeichen dafür, dass der initiale neuronale Mechanismus der frühen Lernphase ausgereizt wurde, so dass andere neuronale Mechanismen und Hirnregionen genutzt werden können, die weitere Aufgabenlösungen ermöglichen und den zusätzlichen Leistungszugewinnen zugrunde liegen könnten.

Die vorliegenden Ergebnisse stützen die Annahme, dass die Sättigung eines neuronalen Mechanismus in der frühen Phase des prozeduralen Lernens möglicherweise dazu dienen könnte einen Wechsel in den neuronalen Mechanismen - die in neurowissenschaftlichen Studien beschriebene Aktivierungsverlagerung (Miyachi et al., 2002; Raichle et al., 1994; Van Turennout, 2000; Mier et al., 1998; Poldrack und Gabrieli, 2001) - auszulösen, welche wiederum die Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne bedingen könnte.

Hinweise darauf, dass neuronale Prozesse, die den initialen, schnellen Leistungszugewinnen zugrunde liegen, einen Einfluss auf folgende Lernprozesse nehmen können (Peigneux et al., 2003) unterstützen diese Hypothese. So konnten P. Peigneux et al. (2003) mithilfe der PET zeigen, dass das im Training einer visuell- motorischen Aufgabe erzielte Leistungsniveau der Probanden signifikant mit dem zerebralen Blutfluss während eines nachfolgenden REM Schlafs korrelierte. Sie erbrachten den ersten Beleg, dass im menschlichen Gehirn, die Reaktivierungsintensität des regionalen zerebralen Blutflusses während des REM Schlafs nach dem Training, von dem zuvor erlangten Leistungsniveau abhängig war. Die Ergebnisse zeigen,

dass der Grad an vorheriger Übung die nachfolgende neuronale Aktivierungsintensität während eines REM Schlafs beeinflussen kann (Peigneux et al., 2003). Folglich können sie als Stütze der Hypothese betrachtet werden, dass neuronale Prozesse, die die initialen, schnellen Leistungszugewinne vorantreiben, anschließende - der Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne zugrunde liegende - neuronale Prozesse, entscheidend beeinflussen könnten.

Andere Autoren (Walker et al., 2003) sind jedoch der Auffassung, dass die Entwicklung der verzögerten Leistungszugewinne nicht mit den frühen, schnellen Leistungszugewinnen eines Trainings in Beziehung steht, sondern nur vom nachfolgenden Schlaf abhängig ist. In dem Erlernen einer motorischen Aufgabe wurde keine Korrelation zwischen den innerhalb einer Sitzung auftretenden Leistungszugewinnen und Leistungssteigerungen, die sich über die Nacht entwickelt hatten, gefunden. So war bei Gruppen mit unterschiedlicher initialer Trainingsdauer eine identische Leistungssteigerung über die Nacht aufgetreten (Walker et al., 2003). Eine mögliche Erklärung für diese beobachtete Unabhängigkeit verzögerter Leistungssteigerungen vom vorherigen Training ist, dass aufgrund der intensiven Trainingsmenge, die allen Gruppen vor der Nacht gewährt wurde, sich die Leistungszugewinne der Probanden bereits im „kürzeren“ Training gesättigt hatten und somit die Leistungssteigerungen, die aus dem kürzeren sowie längeren Training resultierten, identisch waren (für eine genauere Betrachtung und weitere Diskussion: Walker et al., 2003; Maquet et al., 2003). Dafür spricht des Weiteren, dass keine Primingeffekte mehr am nächsten Tag bei diesen Gruppen auftraten (Walker et al., 2003).

## **6. Fazit**

Bei den getesteten Probanden waren verzögerte Leistungszugewinne beim Ausführen einer visuell- motorischen Aufgabe von einer initialen individuellen Leistungssättigung abhängig und wurden nicht durch die absolute Anzahl an Wiederholungen oder dem erzielten Leistungsniveau im ersten Training bedingt. Die Wiederholungen, die bis zum Eintritt der Leistungssättigung notwendig waren, unterschieden sich erheblich zwischen den einzelnen Probanden. In der vorliegenden Studie wurde gezeigt, dass das Auftreten der verzögerten Leistungszugewinne anhand der individuellen Leistung der Probanden vorausgesagt werden kann. Somit bestätigen die Ergebnisse die Hypothese, dass die individuelle Sättigung der Primingeffekte einen prädiktiven Wert für das Auslösen verzögerter Leistungszugewinne besitzt. Auf der neuronalen Ebene des prozeduralen Lernens könnte diese frühe Leistungssättigung die in Studien beschriebene Aktivierungsverlagerung auslösen und somit einen Wechsel in den Hirnregionen widerspiegeln, die in das Lernen einbezogen sind.

Weitere Studien müssen der Frage nachgehen, ob die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne langsamer verläuft oder vollkommen unterbrochen wird, wenn das Training vor dem Auftreten der Sättigung beendet wird. Auch ist keine Aussage über die Schlafabhängigkeit dieser Zugewinne in der vorliegenden Studie möglich.

## **7. Ausblick**

Die vorliegenden Ergebnisse legen die Schlussfolgerung nahe, dass Trainings- und Rehabilitationsprotokolle optimiert werden können, indem man sie der individuellen Leistung jedes Einzelnen anpasst. Sie lassen im Einklang mit zwei weiteren Studien (Korman et al., 2003; Ofen-Noy et al., 2003) annehmen, dass die optimale Trainingsdauer für jeden Einzelnen festgelegt werden kann, indem man die Leistungszugewinne jedes Einzelnen aufzeichnet und somit die individuelle Sättigung erfasst. So wäre ein individuelles Training möglich, das Konsolidierungsprozesse auslöst, jedoch überflüssige Wiederholungen vermeidet.

## 8. Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Hypothese zu prüfen, ob die initiale, innerhalb eines Trainings auftretende Leistungssättigung (die Sättigung der Primingeffekte) im prozeduralen Lernen einen auslösenden Faktor für die Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne darstellt. Die durch Wiederholung innerhalb eines Trainings erzielten Leistungszugewinne nehmen anfangs rapide zu, im Verlauf werden sie jedoch deutlich geringer bis sich die Leistungssteigerung „sättigt“ und die Leistung schließlich - trotz weiterer Wiederholungen - konstant bleibt (Hauptmann und Karni, 2002). Neben diesen Leistungsverbesserungen, die innerhalb eines Trainings erzielt werden, können im prozeduralen Lernen zudem Leistungszugewinne langsam „off line“ in der Zeit zwischen zwei Trainingssitzungen ohne zusätzliches Training entstehen („off - line learning“). Das Auftreten dieser verzögerten Leistungszugewinne im nachfolgenden Training gilt als ein behaviorales Maß für die erfolgte Induktion einer Gedächtniskonsolidierung im prozeduralen Lernen (Robertson et al., 2004). Die Ergebnisse einer vorangegangenen Studie führten zu der Hypothese, dass die Sättigung der schnell anfallenden Leistungszugewinne (bzw. Primingeffekte), die sich durch das Erreichen eines konstanten Leistungsniveaus innerhalb einer Trainingssitzung ausdrückt, die Entwicklung der verzögert auftretenden Leistungszugewinne auslösen könnte.

32 gesunde Probanden führten eine computergestützte visuell- motorische Aufgabe durch. Nach einer ersten Durchführung in der initialen Trainingssitzung erfolgte eine erneute Ausführung der Aufgabe nach einem übungsfreien Intervall von 24 Stunden in einer zweiten Trainingssitzung. Mithilfe eines speziellen Algorithmus konnte der Punkt der Leistungssättigung bei den einzelnen Probanden "on-line" innerhalb des ersten Trainings bestimmt werden.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse dass das Training bis zum Erreichen der Leistungssättigung das entscheidende Kriterium für das Auslösen verzögerter Leistungszugewinne war. Bis auf zwei Ausnahmen wiesen alle Probanden bei denen eine Leistungssättigung im ersten Training eingetreten war (Gruppe A und B,  $n = 20$  ) verzögerte Leistungszugewinne in der zweiten Trainingssitzung auf. Demgegenüber traten bei keinem Probanden (Gruppe C), der die Leistungssättigung im ersten Training nicht erreicht hatte, verzögerte Leistungssteigerungen im nachfolgendem Training auf. Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse, die große interindividuelle Variabilität in der Anzahl der bis zum Eintritt der Sättigung benötigten Wiederholungen ( $\text{min} = 3$ ,  $\text{max} = 8$  ). So hat sich die initiale Leistungssättigung auf

einer individuellen Grundlage - und nicht eine absolute Trainingsmenge oder ein absolut erreichtes Leistungsniveau - als ein entscheidendes Kriterium für das Auslösen der Entwicklung verzögerter Leistungszugewinne erwiesen.

Dr. Björn Hauptmann und Prof. Dr. med. Stephan A. Brandt, die mich jederzeit tatkräftig unterstützt haben, gilt mein besonderer Dank. Meiner Mutter danke ich für Ihre interessierte und kritische Auseinandersetzung mit der Thematik. Zuletzt gilt mein Dank meinem Mann, der mir nicht nur in Computerfragen stets zur Seite stand.

## Literaturverzeichnis

Abel, T. und K.M. Lattal: Molecular mechanisms of memory acquisition, consolidation and retrieval, *Curr.Opin.Neurobiol.*, 11 (2001) 180-187

Ahissar, M. und S. Hochstein: Learning pop-out detection: specificities to stimulus characteristics, *Vision Res.*, 36 (1996) 3487-3500

Anderson, J.R.: Acquisition of cognitive skills, *Psychol.Rev.*, 89 (1982) 369-406

Ari-Even Roth, D., Kishon-Rabin, L., Hildesheimer, M., Karni, A.: A latent consolidation phase in auditory identification learning: time in the awake is sufficient. *Learning and Memory*, 12 (2005) 159-164

Bauder, H. M. Sommer, E. Taub, W.H.R. Miltner: Effects of CI therapy on movement related brain potentials, *Psychophysiology*, 36 (1999) 31

Baylis, G.C. und E.T. Rolls: Responses of neurons in inferotemporal cortex in short term and serial recognition memory tasks, *Exp.Brain.Res.*, 65 (1987) 614-622

Biedermann, I. und E.E. Cooper: Priming contour deleted images: evidence for intermediate representations in visual object recognition, *Cogn.Psychol.*, 23 (1991) 393-419

Biedermann, I. und E.E. Cooper: Evidence for complete translational and reflection invariance in visual object recognition, *Perception*, 20 (1991) 585-593

Blaxton, T.A.: Investigating dissociations among memory measures: support for a transfer appropriate processing framework, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 15 (1989) 657-668

Brashers-Krug, T., R. Shadmehr, E. Bizzi: Consolidation in human motor memory, *Nature*, 382 (1996) 252-255

Browsers, J.S.: Different perceptual codes support priming for words and pseudowords: was Morton right all along?, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 22 (1996) 1336-1353

Brown, M.W., F.A. Wilson, I.P. Riches: Neuronal Evidence that inferiomedial temporal cortex is more important than hippocampus in certain processes underlying recognition memory, *Brain.Res.*, 409 (1987) 158-162

Brown, A.S., T.C. Jones, D.B. Mitchell: Single and multiple test repetition priming in implicit memory, *Memory*, 4 (1996) 159-173

Buckner, R.L., S.E. Petersen, J.G. Ojemann, F.M. Miezin, L.R. Squire, M.E. Raichle: Functional anatomical studies of explicit and implicit memory retrieval tasks, *J.Neurosci.*, 15 (1995) 12-29

Buckner, R.L. und W. Koutstaal, *Proc.Natl.Acad.Sci.*, 95 (1998) 891-898

- Bütefisch, C., H. Hummelsheim, P. Denzler, K.H. Mauritz: repetitive training of isolated movements improves the outcome of motor rehabilitation of the centrally paretic hand, *J. Neurol.Sci.*, 15 (1995) 12-29
- Carr, T.H., J.S. Brown, A. Charalambous: Repetition and reading: perceptual encoding mechanism are very abstract but not very interactive, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 15 (1989) 763-778
- Cave, C.B. und L.R. Squire: Intact and long-lasting repetition priming in amnesia, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 18 (1992) 509-520
- Cave, C.B., P.R. Bost, R.E. Cobb: Effects of color and pattern on implicit and explicit picture memory. *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 22 (1996) 639-653
- Cave, C.B.: Very long-lasting priming in picture naming, *Psychol.Sci.*, 8 (1997) 322-325
- Chiu, P-Y.P. und D.L. Schacter: Auditory priming for nonverbal information: implicit and explicit memory for environmental sounds, *Conscious.Cogn.*, 4 (1995) 440-458
- Church, B.A. und D.L. Schacter: Perceptual specificity of auditory priming: implicit memory for voice intonation and fundamental frequency, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 20 (1994) 521-533
- Cohen, D. A., A. Pascual-Leone, D.Z. Press, E.M. Robertson: Off line learning of motor skill: A double dissociation of goal and movement. *Proc.Natl.Acad.Sci.* 102 (2005) 18237-18241
- Cohen, N.J., L.R. Squire: Preserved learning and retention of pattern analyzing skill in amnesics: dissociation of knowledge how and knowing that, *Science*, 210 (1980) 207-210
- Cohen, N.J., L.R. Squire, N. Butters: Preserved learning in amnesia: Evidence for multiple memory systems, *Neuropsychologia of Memory*, New York: Guilford (1984) 83-103
- Cohen, N.J. und H. Eichenbaum: *Memory, Amnesia, and the Hippocampus*, Cambridge, Mass: MIT Press.
- Cohen, N.J., R.A. Poldrack, H. Eichenbaum: Memory for items and memory for relations in the procedural/declarative memory framework, *Memory*, 5 (1997) 131-178
- Demb, J.B., J.E. Desmond, A.D. Wagner, C.J. Vaidya, G.H. Glover, J.D.E. Gabrieli: Semantic encoding and retrieval in the left inferior prefrontal cortex: a functional MRI study of task difficulty and process specificity, *J.Neurosci.*, 15 (1995) 5870-5878
- Desimone, R.: Neural mechanisms for visual memory and their role in attention, *Proc.Natl.Acad.Sci.*, 93 (1996) 13494-13499
- Dudai, Y.: Consolidation: fragility on the road to the engram, *Neuron*, 17 (1996) 376-370

- Dudai, Y.: Molecular bases of long-term memories: a question of persistence, *Curr.Opin.Neurobiol.*, 12 (2002) 211-216
- Fischer, S., M. Hallschmid, A.L. Elsner, J. Born: Sleep forms memory for finger skills, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 99 (2002) 211-216
- Fitts, P.M. und J.R. Peterson: Information capacity of discrete motor responses, *J.Exp.Psychol.*, 67 (1964) 103-112
- Forbach, G.B., R.F. Stanners, L. Hochhaus: Repetition and practice effects in a lexical decision task, *Memory and Cognition*, 10 (1974) 337-339
- Gais, S., Plihal, W., Wagner, U., Born, J.: Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills. *Nature Neurosci.*, 3, 1335-1339
- Galvan, V.V. und N.M. Weinberger: Long-term consolidation and retention of learning-induced tuning plasticity in the auditory cortex of the guinea pig, *Neurobiol.Learn.Mem.*, 77 (2003) 78-108
- Gilbert, C.D.: Early perceptual learning, *Proc.Natl.Acad.Sci. U.S.A.*, 91 (1994) 1195-1197
- Gilbert, C.D.: Learning. Neuronal dynamics and perceptual learning, *Curr.Biol.*, 4 (1994) 627-629
- Graf, P., G. Mandler, P.E. Haden: Simulating amnesic symptoms in normals, *Science*, 218 (1982) 1243-1244
- Graf, P. und G. Mandler: Activation makes words more accessible, but not necessarily more retrievable, *J.Verbal.Learn. Verbal Behav.*, 23 (1984) 553-568
- Graf, P. und D.L. Schacter: Implicit and explicit memory for new associations in normal and amnesic patients, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 11 (1985) 501-518
- Grafton, S.T., J.C. Mazziotta, S. Presty, K.J. Friston, R.S. Frackowiak, M.E. Phelps: Functional anatomy of human procedural learning determined with regional cerebral blood flow and PET, *J.Neurosci.*, 12 (1992) 2542-2548
- Grant, S.C. und G.D. Logan: The loss of repetition priming and automaticity over time as a function of degree of initial learning, *Memory Cogn.*, 21 (1993) 611-618
- Graves, L., A. Pack, T. Abel: Sleep and memory: a molecular perspective, *Trends Neurosci.*, 24 (2001) 237-243
- Hauptmann, B. und A. Karni: From primed to learn: the saturation of repetition priming and the induction of long-term memory, *Brain Res.Cogn. Brain Res.*, 13 (2002) 313-322
- Heindel, W.C., D.P. Salmon, C.W. Shults, P.A. Walicke, N. Butters: Neuropsychological evidence for multiple memory systems: a comparison of Alzheimer`s, Huntington`s and Parkinson`s disease patients, *J.Neurosci.*, 9 (1989) 582-587

- Hennevin, E., C. Huetz, J.M. Edeline: Neural representation during sleep: From sensory processing to memory traces. *Neurobiol. of Learn Mem.* 87 (2007) 416-440
- Hikosaka, O., H. Nakahara, M.K. Rand, I.K. Saka, X. Lu, K. Nakamura, S. Miyachi, K. Doya: Parallel neural networks for learning sequential procedures, *Trends Neurosci.*, 22 (1999) 464-471
- Hobson, J. A. und E.F. Pace-Schott: The cognitive neuroscience of sleep: neuronal systemy, consciousness and learning. *Nature Reviews Neurosci.* 3 (2002) 679-693
- Jacoby, L.L. und M. Dallas: On the relationship between autobiographical memory and perceptual learning, *J.Exp.Psychol.Gen.*, 110 (1981) 306-340
- Jacoby, L.L. und D. Witherspoon: Remembering without awariness, *Can.J.Psychol.*, 36 (1982) 300-324
- Jacoby, L.L. und C.A.G. Hayman: Specific visual transfer in word identification, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 13 (1987) 456-463
- Jenkins WM., M.M. Merzenich, MT Ochs, T. Allard, E. Guic-Robles: Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owe monkeys after behaviorally contolled tactile stimulation, *J.Neurophysiol.*, 63 (1) (1990) 82-104
- Karni, A. und D. Sagi: Where practice makes perfect in texture discrimination: Evidence for primary visual cortex plasticity, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* , 88 (1991) 4966-4970
- Karni, A. und D. Sagi: The time course of learning a visual skill, *Nature*, 365 (1993) 250-252
- Karni, A., D. Tanne, B.S. Rubenstein, J.J.M. Askenasi, D.Sagi: Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill, *Science*, 265 (1994) 679-628
- Karni, A., G. Meyer, P. Jezzard, M. Adams, R. Turner, L.G. Ungerleider : Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning, *Nature*, 377 (1995) 155-158
- Karni, A.: The acquisition of perceptual and motor skills: a memory sytem in the adult human cortex, *Cogn.Brain.Res.*, 5 (1996) 39-48
- Karni, A. und G. Bertini: Learning perceptual skills: behavioral probes into adult cortical plasticity, *Curr. Opin. Neurobiol.*, 7 (1997) 530-535
- Karni, A., G. Meyer, C. Rey-Hipolito, P. Jezzard, M.M. Adams, R. Turner, L.G. Ungerleider: The Akquisition of skilled motor performance: Fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 95 (1998) 861-868
- Kirsner, K. und C.P. Speelmann: Skill Akquisition and repetition priming: one principle many processes, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 22 (1996) 563-575

- Keane, M.M., J.D.E. Gabrieli, J.H. Growdon, S. Corkin: Priming in perceptual identification of pseudowords is normal in Alzheimer`s disease, *Neuropsychologia*, 32 (1994) 343-356
- Kopp, B.: Plasticity in the motor system related to therapy-induced improvement of movement after stroke, *Neuroreport*, 10 (1999) 807-810
- Korman, M., N. Raz, T. Flash, A. Karni: Multiple shifts in the representation of a motor sequence during the acquisition of a skilled performance, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 100 (2003) 12492-12497
- Langhammer B. Und Stanghelle J.K.: Bobath or motor relearning programme? A comparison of two different approaches of physiotherapy in stroke rehabilitation: a randomized contolled study, *Clin.Rehabil.*, 14 (2000) 361-369
- Li, L., E.K. Miller, R. Desimone: The representation of stimulus familiarity in anterior inferior temporal cortex, *J. Neurophysiol.*, 69 (1993) 1918-1929
- Liepert. J. et al.: Motor cortex plasticity during constraint-induced movement therapy in chronic stroke patients, *Neurosci.Lett.*, 250 (1998) 5-8
- Logan, G.D.: Towards an instance theory of automatization, *Psychol.Rev.*, 95 (1988) 492-527
- Logan, G.D.: Repetition Priming and automaticity: aommon underlying mechanism?, *Cogn.Psychol.*, 22 (1990) 1-35
- Logothetis, N.K., J. Pauls, T. Poggio: Shape representations in the inferior temporal cortex of monkeys, *Curr.Biol.*, 5 (1995) 552-563
- Maccotta, L. und R.L. Buckner: Evidence for Neural Effects of Repetition that Directly Correlate with Behavioral Priming, *J.Cogn.Neurosci.*, 16:9 (2004) 1625-1632
- Martin, T.A., J.G. Keating, H.P. Goodkin, A.J. Bastian, W.T. Thatch: Throwing while looking through prisms: Specifity and storage of multiple gaze-throw calibrations, *Brain*, 119 (1996) 1199-1211
- McGaught, J.L.: Memory – a Century of Consolidation, *Science*, 287 (2000) 248-251
- Merzenich, M.M. Und K. Sameshima: Cortical plasticiy and memory, *Curr.Opin.Neurobiol.*, 3 (1993) 187-196
- Mier, van H., L.W. Tempel, J.S. Perlmutter, M.E. Raichle, S.E. Petersen: Changes in Brain Activity during Motor Learning Measured With PET: Effects of Hand of Performance and practice, *J. Neurophysiol.*, 80 (1998) 2177-2199
- Miller, E.K. und R. Desimone:Scopolamine affects short-term memory but not inferior temporal neurons, *Neuroreport*, 4 (1993) 81-84
- Miller, E.K. und R. Desimone: Parallel neuronal mechanisms for short-term memory, *Sciecne*, 263 (1994) 520-522

- Milner, B., S. Corkin, H.L. Teuber: Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: Fourteen year follow up study of H.M., *Neuropsychologia*, 6 (1968) 215-234
- Mishkin, M., B. Malamut, J. Bachevalier: Memories and habits: two neural systems, in G. Lynch, J. McGaugh, N. Weinberger (Eds.), *Neurobiology of Learning and Memory*, Guilford Press, New York (1984) 65-77
- Mishkin, M und H.L. Petri: Memories and habits: some implications for the analysis of learning and retention, in: L.R. Squire, N. Butters (Eds.), *Neuropsychology of Memory*, Guilford Press, New York (1984) 287-296
- Mitz, A.R., M. Godschalk, S.P. Wise: Learning-dependent neuronal activity in the premotor cortex: activity during the Akquisition of conditional motor associations, *J.Neurosci.*, 11 (1991) 1855-1872
- Miyachi, S., O. Hikosaka, X. Lu: Differential activation of monkey striatal neurons in the early and late stages of procedural learning, *Exp.Brain.Res.*, 146 (2002) 122-126
- Muellerbacher, W., U. Ziemann, J. Wissel, N. Dang, M. Kofler, S. Facchini, B. Boroojerdi, W. Poewe, M. Hallett: Early Consolidation in human primary cortex, *Nature*, 415 (2002)
- Musen, G. und L.R. Squire: Nonverbal priming in amnesia, *Mem.Cogn.*, 20 (1992) 441-448
- Müller, G.E., A. Pilzecker, *Z. Psychol.*, 1 (1900) 1-288
- Nader, K.: Memory traces unbound, *Trends.Neurosci.*, 26 (2003) 65-72
- Nissen, M.J., P. Bullemer: Attentional requirements of learning: evidence from performance measures, *Cogn.Psychol.*, 19 (1987) 1-37
- Nudo, R.J., B.M. Wise, F. Sifuentes, G.W. Milliken: Neural substrates for the effects of rehabilitative training on motor recovery following ischemic infarct, *Science*, 272 (1996) 1791-1794
- Ochsner, K.N., C-Y.P. Chiu, D.L. Schacter: Varieties of priming, *Curr.Opin.Neurobiol.*, 4 (1994) 189-194
- Ofen-Noy, N., Y. Dudai, A. Karni: Skill learning in mirror reading: how repetition determines acquisition., *Brain.Res.Cogn.Brain.Res.*, 17 (2003) 507-521
- Peigneux, P., S. Laureys, S. Fuchs, A. Destrebecqz, F. Collette, X. Delbuck, C. Phillips, J. Aerts, G.D. Fiore, C. Degueldre, A. Luxen, A. Cleeremans, P. Maquet: Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep, *NeuroImage*, 20 (2003) 125-134
- Penhune, V.B. Und J. Doyon: Dynamic Cortical and Subcortical Networks in Learning and Delayed Recall of Timed Motor Sequences, *Neurosci.*, 22(4) (2002) 1397-1406
- Petersen, S.E., H. Van Mier, J.A. Fiez, M.E., Raichie, *Proc.Natl.Acad.Sci.*, 95 (1998) 853-860

- Poggio, T., M. Fahle, S. Edelman: Fast perceptual learning in visual hyperacuity, *Science*, 256 (1992) 1018-1021
- Poldrack, R.A., J.E. Desmond, G.H. Glover, J.D.E. Gabrieli: The neural basis of visual skill learning: an fMRI study of mirror reading, *Cereb.Cortex.*, 8 (1998) 1-10
- Poldrack, R.A., S.L. Selco, J.E. Field, N. Cohen: The relationship between skill learning and repetition priming: experimental and computational analyses, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 25 (1999) 208-235
- Poldrack, R.A, J.D.E. Gabrieli: Characterizing the neural mechanism of skill learning and repetition priming: Evidence from mirror reading, *Brain*, 124 (2001) 67-81
- Posner, M.I. und S.W. Keele: On the genesis of abstract ideas, *J.Exp.Psychol.*, 77 (1968) 353-363
- Raichle, M.E.: Circulatory and metabolic correlates of brain function in normal humans, In the *Handbook of Physiology: the Nervous System*, F. Plum and V. Mountcastle, (Eds.), Bethesda, MD: American Physiological Association (1987) 643-674
- Raichle, M.E., J.A. Fiez, T.O. Videen, A.M. MacLeod, J.V. Pardo, P.T. Fox, S.E. Peterson: Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning, *Cereb.Cortex*, 4 (1994) 8-26
- Rajaram, S. Und H.L. Roediger: Direct comparison of four implicit memory tests, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 19 (1993) 765-776
- Rand, M.K., O. Hiosaka, S. Miyachi, X. Lu, K. Miyashita, *Exp.Brain.Res.*, 118 (1998) 293-297
- Recanzone, G.H., M.M. Merzenich, C.E. Schreiner: Changes in the distributed temporal reponse properties of SI cortical neurons reflect improvements in performance on a temporally based tactile discrimination task, *J.Neurophysiol.*, 67 (1992) 1071 1091
- Robertson, E.M., A. Pascual-Leone, R.C. Miall: Current concepts in procedural consolidation, *Nat.Rev.Neurosci.*, 5 (2004) 576-582
- Robertson, E.M., A. Pascual-Leone, D.Z. Press: Awareness modifies the skill-learning benefits of sleep. *Current Biology*, 14, 208-212.
- Ringo, J.L.: Stimulus specific adaption in inferior temporal and medial temporal cortex of the monkey, *Behav.Brain.Res.*, 76 (1996) 191-197
- Sagi, D. und D. Tanne: Perceptual learning: Learning to see, *Curr.Opin.Neurobiol.*, 4 (1994) 195-199
- Salasoo, A., R.M. Shiffrin, T.C. Feustel: Building permanent memory codes: codification and repetition effects in word identificatio, *J.Exp.Psychol.:General*, 144 (1985) 50-77

- Sanes, J.N. und J.P. Donoghue: Plasticity and Primary Motor Cortex, *Annu.Rev.Neurosci.*, 23 (2000) 393-415
- Sathian, K. und A. Zangaladze: Tactile learning is task specific but transfers between fingers, *Percept.Psychophys.*, 59 (1997) 119-128
- Schacter, D.L.: Priming of old and new knowledge in amnesic patients and normal subjects, *Ann. NY Acad.Sci.*, 444 (1985) 44-53
- Schacter, D.L.: Implicit memory: history and current status, *J.Exp.Psychol.Learn Mem.Cogn.*, 11 (1987) 501-518
- Schacter, D.L.: Implicit knowledge: new perspectives on unconscious processes, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 89 (1992) 11113-11117
- Schacter, D.L., C.-Y. P.Chiu, K.N. Ochsner: Implicit Memory: A Selective Review, *Annu.Rev.Neurosci.*, 16 (1993) 159-182
- Schacter, D.L., N.M. Alpert, C.R. Savage, S.L. Rauch, M.S. Albert: Conscious recollection and the human hippocampal formation: evidence from positron emission tomography, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 93 (1996) 321-325
- Schacter, D.L. und R.L. Buckner: Priming and the brain, *Neuron*, 20 (1998) 185-195
- Schimamura, A.P. Und L.R. Squire: Paired-associate learning and Priming effects in amnesia: a neuropsychological approach, *J.Exp.Psychol.Gen.*, 113 (1984) 556-570
- Schwartz, B.L. und S. Hashtroudi: Priming is independent of skill learning, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 17 (1991) 1177-1187
- Schoups, A.A., R. Vogels, G.A. Orban: Human perceptual learning in identifying the oblique orientation: retinotopy, orientation specificity and monoocularity, *J.Psychol.(Lond)*, 483 (1995) 797-810
- Scoville, W.B. und B. Milner: Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions, *J. Neurol.Neurosurg Psychiatry*, 20 (1) (1957) 11-21
- Seitz, R.J., E. Roland, C. Bohm, T. Greitz, S. Stone-Elander: Motor learning in man: a positron emission tomography study, *Neuroreport*, 1 (1990) 57-60
- Shadmehr, R. und H. Holcomb: Neural correlates of motor memory consolidation, *Science*, 277 (1997) 821-825
- Siretenanu, R. und R. Rettenbach: Perceptual learning in visual search: fast, enduring but not specific, *Vision Res.*, 35 (1995) 2037-2043
- Singer, W.: Development and plasticity of cortical processing architectures, *Science*, 270 (1995) 758-764

- Srinivas, K. und H.L.I. Roediger: Classifying implicit memory tests: category association and anagram solution, *J.Mem.Lang.*, 29 (1990) 389-412
- Stickgold, R., L. James, J.A. Hobson: Visual discrimination learning requires sleep after training, *Nat. Neurosci.*, 3 (2000) 1237-1238
- Stickgold, R., D. Whidbee, B. Schirmer, V. Patel, J.A. Hobson: Visual discrimination task improvement: a multiple step process occurring during sleep, *J.Cogn. Neurosci.*, 12 (2000) 246-254
- Stickgold, R., R. Fosse, M.P. Walker: Linking brain and behaviour in sleep dependent learning and memory consolidation, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 99 (2002) 16519-16521
- Squire, L.R.: *Memory and Brain*, New York: Oxford Univ. Press (1987)
- Squire, L.R.: Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociations of knowing how and knowing that, *Science*, 210(4466) (1987) 207-210
- Squire, L.R., J.G. Ojemann, F.M. Mizeen, S.E. Peterson, T.O. Videen, M.E. Raichle: Activation of the hippocampus in normal humans: a functional anatomical study of memory, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 89 (1992) 1837-1841
- Squire, L.R. und S. Zola-Morgan: Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems, *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.*, 93 (24) (1996) 13515-13522
- Taub, E., G. Uswatte, T. Elbert: New treatments in neurorehabilitation founded on basic research, *Nat.Rev.Neurosci.*, 3 (2002) 16519-16521
- Tulving, E., D.L. Schacter, H. Stark: Priming effects in word fragment completion are independent of recognition memory, *J.Exp.Psychol.Learn.Mem.Cogn.*, 8 (1982) 336-342
- Tulving, E.: Multiple memory systems and consciousness, *Hun Neurobiol.*, 6 (2) (1987) 67-80
- Tulving, E. Und D.L. Schacter: Priming and Human Memory Systems, *Science*, 247 (1990) 301-306
- Vaina, L.M., V. Sundaeswaren, J.G. Harris: Learning to ignore: psychophysics and computational modelling of fast learning or direction in noisy motion stimuli, *Brain.Res.Cogn.Brain.Res.*, 2 (1995) 155-163
- Van Turennout, M. Und L. Bielaowicz, A. Martin: Modulation of neural activity during object naming: effects of time and practice, *Cereb.Cortex.*, 13 (2003) 381-391
- Vogels, R., G. Shary, G.A. Orban: How task-related are the responses of inferior temporal neurons?, *Vis Neurosci.*, 12 (1995) 207-214
- Walker, M.P., T. Brakefield, J. Seidman, A. Morgan, J.A. Hobson, R. Stickgold: Practice with sleep makes perfect: sleep-dependent motor skill learning, *Neuron*, 35 (2002) 205-211

- Walker, M.P., T. Brakefield, J.A. Hobson, R. Stickgold: Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation, *Nature* (2003) 616-619
- Walker, M.P.: A refined model of sleep and the time course of memory formation, *Behav.Brain.Sci.* (online) (2003)
- Warrington, E.K. Und L. Weißkrantz: The effect of prior learning on subsequent retention in amnesic patients, *Neuropsychologia*, 12 (1974) 419-428
- Weingartner, H., E. Parker: *Memory Consolidation: psychobiology of cognition*, L. Erlbaum, Hillsdale (1984)
- Wiggs, C.L. und A. Martin: Aging and feature specific priming of familiar and novel stimuli, *Psychol.Aging*, 9 (1994) 578-588
- Wiggs, C.L. und A. Martin: Properties and mechanism of perceptual priming, *Curr.Opin.Neurobiol.*, 8 (1998) 227-233
- Wise, S.P., S.L. Moody, K.J. Blomstrom, A.R. Mitz: Changes in motor cortical activity during visumotor adaption, *Exp.Brain.Res.*, 121 (1998) 285-299
- Zola-Morgan S. und L.R. Squire: Memory impairment in monkeys following lesions limited to the hippocampus, *Behav.Neurosci.*, 100 (2) (1986) 155-160

## Erklärung

„Ich, Eva Breuer, erkläre, dass ich die vorgelegte Dissertation mit dem Thema: „Effektives prozedurales Lernen: der prädiktive Wert der Sättigung früher Lerneffekte (Priming) für die prozedurale Gedächtniskonsolidierung“ selbst verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt, ohne die (unzulässige) Hilfe Dritter verfasst und auch in Teilen keine Kopien anderer Arbeiten dargestellt habe.“

Datum, 07.10.2009

Unterschrift 