

AUS DER KLINIK UND POLIKLINIK FÜR
PSYCHIATRIE, PSYCHOSOMATIK UND PSYCHOTHERAPIE DER
UNIVERSITÄT WÜRZBURG

DIREKTOR: PROF. DR. MED. JÜRGEN DECKERT

Fehler, Konflikte und Dopamin

Funktionelle Grundlagen der Error-Related Negativity
(ERN/Ne)

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER MEDIZINISCHEN FAKULTÄT DER
JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT ZU WÜRZBURG

vorgelegt von

Eva Ganasinski

aus Kassel

Würzburg, Oktober 2013

Referent: Prof. Dr. med. Andreas J. Fallgatter

Koreferent: Prof. Dr. med. Marcel Romanos

Dekan: Prof. Dr. med. Matthias Frosch

Tag der mündlichen Prüfung: 31.07.2015

Die Promovendin ist Ärztin

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis.....	i	
Abbildungsverzeichnis.....	iii	
Tabellenverzeichnis.....	v	
Abkürzungsverzeichnis.....	vi	
1	Einleitung.....	1
1.1	Der Anteriore Cinguläre Cortex (ACC) und exekutive Prozesse der Handlungssteuerung.....	1
1.1.1	Lage, Aufbau und Funktion des ACC	1
1.2	Elektrophysiologische Komponenten – Die funktionelle Bedeutung der ERPs (event-related brain potentials)	4
1.2.1	Die Error-Related Negativity (ERN)	5
1.2.2	Die Feedback-ERN	9
1.2.3	Die Pe (Error positivity)	10
1.2.4	Die CRN (correct response negativity)	12
1.3	Theorien zur ERN.....	14
1.3.1	Die Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein.....	14
1.3.2	Die Konfliktverarbeitungstheorie (conflict-monitoring theory – CMT) von Carter	16
1.3.3	Die Theorie des Verstärkungslernens (reinforcement-learning theory) von Holroyd und Coles	21
1.4	Die Katechol-O-Methyltransferase (COMT) und genetische Polymorphismen	26
1.5	Zielsetzung dieser Arbeit.....	27
2	Methode	31
2.1	Studiendesign.....	31
2.2	Stichprobe	32
2.2.1	Ein- und Ausschlusskriterien	32
2.2.2	Stichprobenbeschreibung	32
2.3	Versuchsdurchführung und Messinstrumente	36
2.3.1	Untersuchungssituation	36
2.3.2	Untersuchungsparadigma – modifizierte Version des Eriksen Flanker Tasks.....	37
2.3.3	Elektrophysiologische Methodik.....	39
2.3.3.1	EEG-Aufzeichnung	39
2.3.3.2	EEG-Auswertung.....	41
2.3.4	Genetische Analysen	44
2.4	Statistik.....	45

3	Ergebnisteil	47
3.1	Verhaltensdaten	47
3.1.1	Interferenz	48
3.1.2	Fehlererwartung	49
3.1.3	Fehlerart	50
3.2	Elektroenzephalographische Daten	51
3.2.1	Einflussfaktoren auf ERN und Pe	51
3.2.1.1	Die Fehlerarten	52
3.2.1.2	Manipulation „Fehlererwartung“	53
3.2.1.3	Manipulation „Interferenz“	53
3.2.1.4	Weiterführende Analysen	54
3.2.2	Einflussfaktor COMT (Katechol-O-Methyltransferase)	60
3.2.3	Stimmungseffekte – Einfluss des Faktors „Fröhlichkeit“	66
3.2.4	Feedback-ERN (Fb-ERN)	73
4	Diskussion	79
4.1	Verhaltensdaten	80
4.2	Elektrophysiologische Daten	83
4.2.1	Einflussfaktoren auf ERN und Pe	83
4.2.1.1	Die Fehlerarten	83
4.2.1.2	Manipulation „Fehlererwartung“	85
4.2.1.3	Manipulation „Interferenz“	86
4.2.2	Einflussfaktor COMT (Katechol-O-Methyltransferase)	88
4.2.3	Einflussfaktor „Fröhlichkeit“	92
4.2.4	Feedback-ERN (Fb-ERN)	96
4.3	Kritik und Ausblick	99
5	Zusammenfassung	102
6	Literaturverzeichnis	105
7	Anhang	118
	Abschluss-Befragung	118

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Lage des ACC auf der medialen Oberfläche des Gehirns.....	2
Abbildung 2: Modell der Efferenz-Kopien.....	7
Abbildung 3: Die Fehlerkomponenten ERN und Pe.	12
Abbildung 4: Die Fehlerentdeckungstheorie	16
Abbildung 5: Die Konfliktverarbeitungstheorie.....	20
Abbildung 6: Theorie des Verstärkungslernens	24
Abbildung 7: Elektrodenplatzierung nach dem internationalen 10-20-System (www.schreiber-tholen.de)	40
Abbildung 8: ERN und Pe für die Gesamtgruppe (n= 60).....	51
Abbildung 9: Manipulation „Fehlerart“ für n=39.....	52
Abbildung 10: Manipulation „Fehlererwartung“ für n=60.....	53
Abbildung 11: Manipulation „Interferenz“	54
Abbildung 12: Manipulation „Interferenz“ (1.Block; n=34).	56
Abbildung 13: Manipulation „Interferenz“ (2. Block; n=26).	57
Abbildung 14: Manipulation „Interferenz“ (3. Block; n=23).	58
Abbildung 15: Manipulation „Interferenz“ (4. Block; n=24)	57
Abbildung 16: Manipulation „Interferenz“ (1. Block; n=14)	58
Abbildung 17: Manipulation „Interferenz“ (2.Block; n=14)	59
Abbildung 18: Interaktion „Fehlererwartung x COMT“ für die Amplitude der ERN	60
Abbildung 19 (a-c): Gegenüberstellung der Kurvenverläufe der ERN bei geringer vs. hoher Fehlererwartung für die jeweiligen COMT Genotypen.....	61
Abbildung 20: Gegenüberstellung des Einflusses der COMT-Genotypen auf die Pe in Abhängigkeit der Fehlererwartung.	65
Abbildung 21: Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“ (Punktwert Fröhlichkeitsskala ≤ 4).....	66
Abbildung 22: Mediengruppe „Hohe Fröhlichkeit“ (Punktwert Fröhlichkeitsskala >4).....	67
Abbildung 23: Effekt der Fehlererwartung auf die ERN in Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“	68
Abbildung 24: Einfluss der Fehlererwartung auf die ERN für Median 1 und Median 2.....	69
Abbildung 25: Effekt der Fehlererwartung in Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“ bei hoher Interferenz	70
Abbildung 26: Einfluss von „Fehlererwartung x Interferenz“ auf die ERN für Mediengruppe 1 (Gruppe „Geringe Fröhlichkeit“).....	70
Abbildung 27: Einfluss von „Fehlererwartung x Interferenz“ auf die Pe für Mediengruppe 1 (Gruppe „Geringe Fröhlichkeit“).....	72
Abbildung 28: FB-ERN nach unerwartetem Fehlerfeedback.	74

Abbildung 29: Manipulation „Fehlererwartung“	75
Abbildung 30: Einfluss Faktor „Hilflosigkeit“ in der schweren Farbbedingung. Fehlerfeedback für tatsächliche Fehler (erwarteter Fehler)	76
Abbildung 31: Einfluss Faktor „Hilflosigkeit“ in der schweren Farbbedingung. Fehlerfeedback für Fehler im falschen Zeitfenster (unerwarteter Fehler)	76
Abbildung 32: Effekt der Fehlererwartung auf die FB-ERN.....	78

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Stichprobenbeschreibung.....	33
Tabelle 2: Fragebogendaten 1 (n = 56)	34
Tabelle 3: Fragebogendaten 2 (n = 56)	35
Tabelle 4: Allgemeine Verhaltensdaten (n = 60).....	47
Tabelle 5: Verhaltensdaten zur Interferenz (n = 60).....	48
Tabelle 6: Verhaltensdaten zur Fehlererwartung (n = 60).....	49
Tabelle 7: Verhaltensdaten zur Fehlerart (n=60).....	50
Tabelle 8: Deskriptive Statistik „Fehlererwartung x Interferenz“ zur ERN (n = 60)	54
Tabelle 9: Deskriptive Statistik „Fehlererwartung x Interferenz“ zur Pe (n = 60)	55
Tabelle 10: COMT-Stichprobenbeschreibung (Verteilung der Genotypen des Polymorphismus Val158Met)	61
Tabelle 11: Deskriptive Statistik zur FB-ERN (n = 58).....	74
Tabelle 12: Gruppenstatistiken zur FB-ERN für die Gruppe „hilflos“ in der schweren Bedingung (n = 28).....	77

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Deutsch / Englisch
ACC	Anteriorer cingulärer Cortex
ANOVA	Varianzanalyse / Analysis of Variance
COMT	Katechol-O-Methyltransferase
dACC	Dorsaler anteriorer cingulärer Kortex
DLPFC	Dorsolateraler präfrontaler Cortex
EEG	Elektroencephalogramm
EFT	Eriksen Flanker Task
ERN/Ne	Error-related negativity / Error negativity
ERP	Event-related brain potential
Fb-ERN	Feedback error-related negativity
fMRI	Funktionelles Magnet-Resonanz Imaging
fMRT	Funktionelle Magnet-Resonanz-Tomographie
MDS	Mesencephales dopaminerges System
mEFT	Modifizierter Eriksen Flanker Task
MRT	Magnet-Resonanz-Tomographie
IQ	Intelligenzquotient
PCR	Polymerase Chain Reaction
Pe	Error positivity
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
PFC	Präfrontaler Cortex
vACC	Ventraler anteriorer cingulärer Cortex

1 Einleitung

1.1 Der Anteriore Cinguläre Cortex (ACC) und exekutive Prozesse der Handlungssteuerung

Irren ist menschlich. Es liegt in der Natur des Menschen Fehler zu begehen. Die Prävalenz von Fehlern und ihre unter Umständen fatalen Folgen haben dazu geführt, dass sich Mechanismen im menschlichen Gehirn entwickelt haben, die die Genauigkeit von Handlungen überwachen und die verursachten Fehler auszugleichen versuchen (Falkenstein et al., 1991; Gehring et al., 1993). Fehlererkennung und Fehlerverarbeitung finden insbesondere in den kaudalen Anteilen des ACC und im supplementär motorischen Kortex (Brodmann Area 6) statt.

Im Mittelpunkt dieser Arbeit stehen die Fehlererkennung und -verarbeitung im ACC und die dazu existierenden theoretischen Ansätze. Das elektrophysiologische Korrelat bildet die Ne/ERN (Fehlernegativität/*error-related negativity*), die in diesem Zusammenhang eine zentrale Rolle spielt.

1.1.1 Lage, Aufbau und Funktion des ACC

Das Cingulum, welches auch als Gyrus Cinguli bezeichnet wird, ist eine Struktur des Telencephalons. Sie liegt an der medialen Oberfläche des Frontallappens oberhalb des Corpus Callosum. Der cinguläre Cortex wird in zwei Teile unterteilt: den anterioren cingulären Cortex (ACC; vgl. Abb.1) und den posterioren cingulären Cortex. Beiden Bereichen werden kognitive, emotionale, motorische, nozizeptive und visuell-räumliche Funktionen zugeschrieben, wobei der ACC als exekutive, der posteriore cinguläre Cortex hingegen als evaluative Region zu fungieren scheint (Vogt, Finch, Olson, 1992). Im folgenden Teil der Arbeit wird primär auf den anterioren Anteil des

Cingulums eingegangen, welcher eine wesentliche Schnittstelle zwischen den limbischen Regionen, dem Motorsystem und dem präfrontalen Cortex bildet.

Der ACC lässt sich anhand zytoarchitektonischer und funktioneller Merkmale in zwei Hauptabschnitte unterteilen: einen dorsal gelegenen kognitiven und einen ventral gelegenen affektiven Anteil (vgl. Abb.1: z.B. Allman, Hakeem, Erwin, Nimchinsky & Hof, 2001; Bush, Luu & Posner, 2000; Whalen et al., 1998).

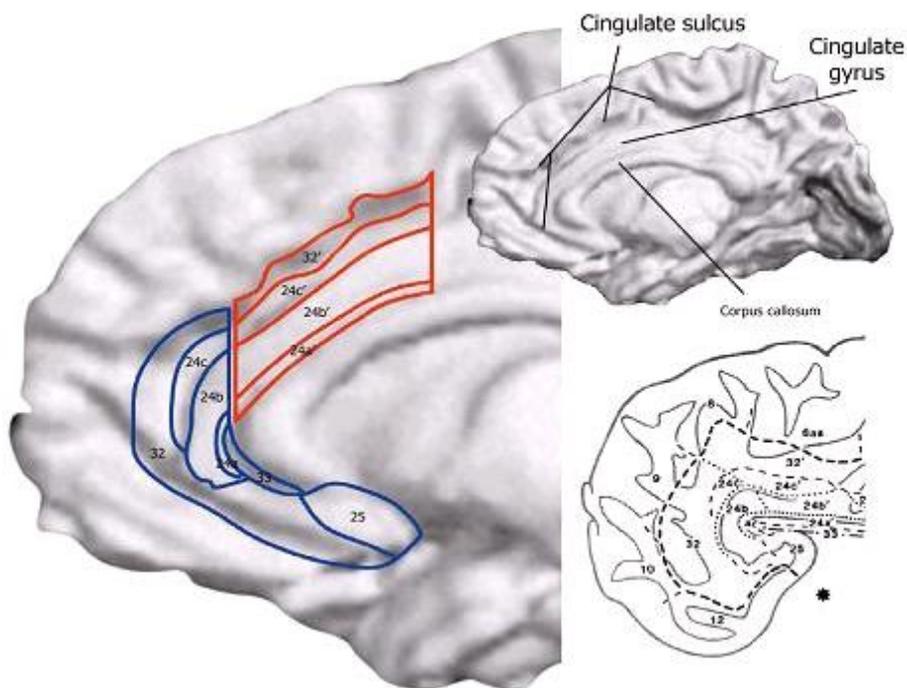


Abbildung 1: Lage des ACC auf der medialen Oberfläche des Gehirns

Anmerkung. Unterteilung der Struktur in einen dorsal (rot) und einen rostral-ventral (blau) lokalisierten Anteil (aus Bush et al., 2000).

Der dorsale Abschnitt des ACC (dACC) weist Verbindungen zum lateral-präfrontalen Cortex, zum parietalen Cortex, zu prämotorischen und supplementär motorischen Arealen auf (Devinsky et al., 1995), wohingegen der ventrale Anteil des ACC (vACC) über Verbindungen zur Amygdala, dem periaquäduktalen Grau, dem Nucleus accumbens, dem Hypothalamus, der vorderen Insula, dem Hippocampus und dem Orbitofrontalkortex verfügt.

Aufgrund dieser unterschiedlichen Verbindungen ist der dACC an rationaler Kognition (Mohanty et al., 2007) und Motorkontrolle (Picard & Strick, 1996), der vACC dagegen an der Bewertung emotionaler und motivationaler Informationen sowie der Regulation emotionaler Reaktionen (Devinsky et al., 1995; Teasdale et al., 1999; Vogt et al., 1992; Whalen et al., 1998) beteiligt.

Es gibt jedoch auch Funktionen, an denen beide Bereiche des anterioren Cingulums konzertiert beteiligt sind, so dass eine genaue Unterscheidung der Untereinheiten nicht immer möglich ist. Auch existiert bislang keine eigenständige Theorie zur Funktion des ACC. Die unterschiedlichen Ansätze zur Funktion des ACC berücksichtigen dessen Zweiteilung in unterschiedlichem Maße. Konsens herrscht jedoch über die Annahme, dass der ACC eine zentrale Rolle hinsichtlich der Exekutivfunktionen¹ und Motorkontrolle spielt (Bush et al., 2002; Carter, Botvinick & Cohen, 1999; Posner & Dehaene, 1994; Vogt et al., 1992).

Prozesse, an denen das anteriore Cingulum beteiligt ist, sind u.a. Prozesse der Handlungssteuerung und Prozesse der Verhaltensüberwachung bzw. Konfliktentdeckung. Prozesse exekutiver Handlungssteuerung und kognitiver Kontrolle werden durch die neuroanatomischen Voraussetzungen des ACC in Form eines motorischen Steuerungszentrums realisiert. Zahlreiche Bahnen projizieren vom ACC zum präfrontalen und Parietalcortex sowie zu den motorischen Systemen und den frontalen Augenfeldern (Devinsky et al., 1995). So wird der ACC mit Prozessen der Reaktionsauswahl (Bench et al., 1993; Posner & Dehaene, 1994; Raichle et al., 1994; Taylor, Kornblum, Minoshima, Oliver & Koeppel, 1994) sowie

¹ Exekutivfunktionen spielen dann eine entscheidende Rolle bei der Handlungssteuerung, wenn neue oder schwierige Situationen besondere Herausforderungen an die Kontrolle von Gedanken und Verhalten stellen. Exekutive Kontrolle greift also dann ein, wenn Verhaltensweisen nicht automatisiert oder überlernt, gelernte Routinen also nicht verfügbar oder ineffektiv sind, und somit die bewusste Steuerung von Handlungen erforderlich ist, um den Anforderungen der Umwelt zu genügen. Nach Norman und Shallice (1986) ist exekutive Kontrolle in Situationen erforderlich, die Entscheidungsfindung, Konfliktlösung, Fehlerkorrektur oder Antwortinhibition beinhalten.

Aufmerksamkeitsprozessen zur Initiierung von Verhalten (Cabeza & Nyberg, 2000; Posner, Petersen, Fox & Raichle, 1988) und mit der Lenkung der Aufmerksamkeit auf verhaltensrelevante Stimuli in Verbindung gebracht.

Zu Prozessen der Verhaltensüberwachung bzw. Konfliktdetektion ist anzuführen, dass diese als weitere wesentliche Funktion des ACC für die kontinuierliche Überwachung und Bewertung eigenen Verhaltens bzw. die Entdeckung von Handlungs-/Reaktionskonflikt stehen. Darauf beziehen sich die Begriffe „performance monitoring“ bzw. „conflict detection“. Beide Prozesse dienen im Endeffekt der flexiblen Anpassung des Verhaltens hinsichtlich aktueller Zielvorstellungen und der Implementierung kognitiver Kontrollmaßnahmen abhängig von den jeweiligen Aufgabenanforderungen. Verschiedene theoretische Ansätze gehen davon aus, dass der ACC auf die ein oder andere Weise an Prozessen der Verhaltensüberwachung (z. B. Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann & Blanke, 1991; Gehring, Goss, Coles, Meyer & Donchin, 1993; Holroyd & Coles, 2002; Holroyd, Nieuwenhuis, Yeung & Cohen, 2003; Nieuwenhuis, Holroyd, Mol & Coles, 2004) bzw. der Entdeckung von Handlungskonflikt (Carter, Braver et al., 1998; van Veen & Carter, 2002) beteiligt ist (vgl. auch Ehlis, 2008). Sobald der Verlauf und das Resultat einer Handlung den Zielvorstellungen widersprechen, scheinen im ACC Vorgänge abzulaufen, die die Notwendigkeit einer Verhaltensänderungen erfassen (Wessel et al., 2012). Da diese theoretischen Ansätze wesentlicher Gegenstand der Arbeit sind, wird hierauf nochmals gesondert weiter unten eingegangen (vgl. 1.3).

1.2 Elektrophysiologische Komponenten – Die funktionelle Bedeutung der ERPs (event-related brain potentials)

Eine fundamentale Eigenschaft der menschlichen Kognition ist deren Fehlbarkeit. Wie schon oben erwähnt, haben sich wahrscheinlich aufgrund einer hohen Prävalenz und Bedeutung von Fehlern Systeme im menschlichen Gehirn entwickelt, die Fehler zu verarbeiten und zu kompensieren versuchen. Hinweise hierauf gibt bereits das

menschliche Verhalten. So gibt es beispielsweise Situationen, in denen ein Proband auf eine Frage eine falsche Antwort gibt und sich sofort selbst korrigiert. Oftmals erfolgt auf eine darauf folgende Frage die Antwort des Probanden mit größerer Latenz (*post-error slowing*), was die Wahrscheinlichkeit eines weiteren Fehlers reduziert (Rabbitt, 1966). Solche Hinweise sind jedoch allein nicht beweiskräftig. Überzeugende Hinweise auf ein internes „Fehlerüberwachungssystem“ liefern hingegen ERPs, welche relativ spezifisch durch Fehlerereignisse evoziert werden (Falkenstein et al., 1991; Gehring et al., 1993).

1.2.1 Die Error-Related Negativity (ERN)

Die Error-Related Negativity (ERN, auch Ne genannt, was für „error negativity“ steht) ist das elektrophysiologische Korrelat der Verarbeitung eines Fehlerereignisses. Begeht ein Proband im Rahmen einer Reaktionszeitaufgabe einen Fehler, so ist im EEG die ERN nachzuweisen. Sie ist definiert als der höchste negative Ausschlag (oft bis zu 10 μV) innerhalb der ersten 150 ms nach einem Fehlerereignis, was in Abbildung 2 graphisch dargestellt ist. Die ERN weist in der Regel ein frontozentrales Maximum auf (Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann & Blanke, 1991; Falkenstein et al., 2000; Gehring, Coles, Meyer & Donchin, 1990; Gehring, Goss, Coles, Meyer & Donchin 1993; Holroyd & Coles, 2002; Nieuwenhuis, Ridderinkhof, Blom, Band & Kok, 2001). Ihr neuronaler Ursprung ist im frontomedialen Kortex lokalisiert, übereinstimmend mit der Lage des ACC, der als ihr „Generator“ angesehen wird. Anhand von Techniken zur Quellenlokalisierung (BESA – brain electrical source analysis (Scherg, 1990; Scherg & Picton, 1991), LORETA – Low Resolution Electromagnetic Tomography (Herrmann et al., 2004)) konnte in Studien der Ursprung der ERN im ACC lokalisiert werden (Dehaene, Posner, & Tucker, 1994; vgl. auch Gehring, Himle, & Nisenson, 2000).² Die

² Studien zur funktionellen Bildgebung (*neuroimaging studies – v.a. fMRI-Studien*) fanden heraus, dass der ACC in Reaktionszeit-Aufgaben (*reaction time tasks*) eine erhöhte Aktivität bei Fehlerereignissen, auf die im Anschluss die ERN folgt, aufweist (Braver, Barch, Gray, Molfese & Snyder, 2001; Carter et al., 1998; Kiehl, Liddle & Hopfinger, 2000; Menon, Adleman, White, Glover & Reiss, 2001; Ullsperger & Cramon, 2001). All dies zusammen deutet stark auf die Generierung der ERN im ACC hin.

ERN beginnt kurz nach dem Einsetzen der elektromyographischen (EMG) Aktivität, die an der Extremität abgeleitet wird, die gerade einen Fehler begeht, und scheint das Resultat einer Unstimmigkeit zwischen der gegebenen Antwort und der erwünschten, richtigen Antwort zu sein (Falkenstein et al., 1991).

Da die ERN bei verschiedenen Stimulus- als auch Antwortmodalitäten auftritt, wird angenommen, dass sie die Aktivität eines allgemeinen Verhaltensüberwachungssystems widerspiegelt (Bernstein, Scheffers & Coles, 1995; Dehaene, Posner & Tucker, 1994; Falkenstein et al., 1991, 2000; Holroyd, Dien & Coles, 1998; Luu, Flaisch & Tucker, 2000; Miltner, Braun & Coles, 1997; Van't Ent & Apkarian, 1999). Während die Latenz der ERN recht konstant ist, ist ihre Amplitude sehr variabel (Falkenstein et al., 2000; Leuthold & Sommer, 1999), wobei sie beispielsweise mit der Art des Fehlers variiert. In einer Studie von Gehring et al. (1993) konnte dargestellt werden, dass die Amplitude der ERN bei den Studienteilnehmern größer war, wenn von ihnen verlangt wurde möglichst keine Fehler zu begehen. Wurde von den Teilnehmern hingegen verlangt möglichst schnell zu antworten, auch auf Kosten der Antwortgenauigkeit, dann fiel die ERN nach einem Fehlerereignis kleiner aus. Die gleichen Befunde erhielten Falkenstein et al. (2000), welche fanden, dass die ERN bei moderatem Zeitdruck negativer ausfiel als bei sehr hohem Zeitdruck.

Des Weiteren scheint die ERN auch die Kompensation von Fehlern widerzuspiegeln. In der bereits genannten Studie von Gehring et al. (1993) wurde die ERN mit der EMG-Aktivität der Probanden korreliert. Die Teilnehmer sollten auf einen visuellen Stimulus, der ihnen per Computer dargeboten wurde, mit dem rechten bzw. linken Zeigefinger antworten (auf ein „H“ mit dem linken, auf ein „S“ mit dem rechten Zeigefinger), wobei die entsprechende EMG-Aktivität abgeleitet wurde. Es konnte dargestellt werden, dass bei einer ausgeprägten ERN die EMG-Aktivität (der Extremität, die den Fehler begeht) sehr gering war. Die Wahrscheinlichkeit, dass auf den Fehler eine richtige Antwort folgte, war in diesem Kontext sehr hoch und die Reaktionszeit für die darauf folgende Aufgabe mit korrekter Antwort sehr lang. Diese Parameter, die die Aktivität von Kompensationsmechanismen reflektieren, stehen also in direkter Beziehung zur ERN. Eine große Amplitude der ERN verdeutlicht die Tendenz eine

Sind Efferenzkopie und Rückmeldung ungleich, wird dies an das nächst höhere zentrale Zentrum gemeldet und es wird von dort versucht, durch neue Kommandos, neue Reafferenzen und Exafferenzen auszulösen. Gelangt die „Fehlermeldung“ bis ins höchste Zentrum im Cortex (Z_n), wird uns der Vorgang der nötigen Korrektur bewusst.

Für dieses Modell der Efferenz-Kopie spricht, dass die Fehlerinformation schon abrufbar ist, sobald die Antwort initiiert wird. Das Fehlerentdeckungssystem nutzt demnach keine sensorischen oder propriozeptiven Informationen, da diese Art von Informationen erst abrufbar sind, nachdem die Antwort bereits getätigt wurde (Higgins & Angel, 1970), der Beginn der ERN aber gleichzeitig mit der Falschantwort auftritt. Demnach entsteht auch das bewusste Wahrnehmen eines Fehlers erst deutlich später (Ullsperger et al. (2010)). Scangos, Aronberg & Stuphorn (2013) fanden in einem Tierexperiment heraus, dass neuronale Signale, welche Bewegungsprozesse bewerten, im medialen frontalen Kortex repräsentiert sind und eine entscheidende Rolle für die Effektorsysteme spielen. Diese Signale, die für die Bewertung der Bewegungsprozesse verantwortlich sind, überwachen bewusste motorische Handlungen und können genutzt werden zukünftiges zielgerichtetes Verhalten anzupassen.

Weitere Einflussfaktoren der ERN sind motivationale und affektive Komponenten. Zahlreiche Studien haben gezeigt, dass die ERN bei Personen mit affektiven Störungen (z.B bei Zwangsstörungen) erhöht ist (Gehring, Himle & Nisenson, 2000; Johannes, Wieringa, Nager, Rada et al., 2001). Darüber hinaus machten Johannes, Wieringa, Nager, Dengler und Munte (2001) die Beobachtung, dass die Verabreichung eines anxiolytisch wirksamen Medikaments (Oxazepam), die Amplitude der ERN verringerte. Teper et al. (2013) konnten anhand einer Studie zeigen, dass Meditation einen Einfluss auf die ERN im Sinne einer erhöhten Amplitude im Vergleich zu einer Kontrollgruppe hat und sich in einer verbesserten exekutiven Kontrolle niederschlägt. Nash et al. (2013) beschrieben, dass es scheinbar neuronale Mechanismen gebe, die es Personen in stabilen Bindungen ermögliche, besser mit Stresssituationen umzugehen. Unabhängig von Stressfaktoren hatte sich in dieser Personengruppe eine gleichbleibende ERN Amplitude gezeigt. Demnach wird affektiven Faktoren eine wichtige Rolle bei den Verhaltensmonitoring-Prozessen zugeschrieben, die schließlich zur Entstehung der ERN führen (Hajcak, McDonald et al., 2004; Luu, Tucker,

Derryberry, Reed & Pulsen, 2003; Pailing & Segalowitz, 2004; Wiswede, Münte & Rüsseler, 2009). Hajcak, Moser, Yeung und Simons (2005) untersuchten die Beeinflussbarkeit der ERN durch motivationale Manipulation. Sie fanden heraus, dass die ERN größer ist, wenn auf Aufgaben die hinreichend belohnt werden (z.B. mit Geld) Fehler begangen werden, als wenn auf solche Aufgaben Fehler begangen werden, die geringer belohnt werden. Auch konnte nachgewiesen werden, dass diese Auswirkung auf die ERN unabhängig von der Arbeitsweise der Probanden war (alle Aufgaben wurden mit der gleichen Sorgfalt bearbeitet). Diese Befunde können als Hinweis darauf gewertet werden, dass sich in der ERN die motivationale Bedeutung von Fehlern niederschlägt. Die ERN scheint somit die affektive Notlage widerzuspiegeln, die mit dem Begehen eines Fehlers assoziiert ist und nicht einfach nur die Entdeckung des Fehlers als solchen (Luu, Collins & Tuceer, 2000; Luu et al., 2003). Bei bedeutungsvolleren Fehlern scheint diese affektive Notlage besonders groß zu sein (Hajcak et al., 2005). Auch West & Travers (2008) fanden Modulationen der ERN abhängig vom Befinden der Probanden. Sie untersuchten hierzu insbesondere Zusammenhänge der ERN in Abhängigkeit vom Grad der Fröhlichkeit. Sie fanden eine größere ERN bei Probanden, die zu Beginn des Versuchs fröhlich waren. Sie folgerten daraus, dass eine positive Stimmung eine erleichternde Auswirkung auf Fehlerentdeckungsprozesse und kognitive Kontrolle haben könnte. Auch ist es möglich, dass Aufmerksamkeitsprozesse durch positive Emotionen verändert werden, was sich wiederum in der ERN widerspiegelt (Peter et al., 2011). Larson et al. (2006) fanden eine höhere ERN bei Probanden die einen Eriksen Flanker Task (EFT) bearbeiteten und hierbei während des Versuchsdurchlaufs erfreuliche Bilder eingeblendet bekamen, im Vergleich zu neutralen oder unerfreulichen Bildern. Sie folgerten hieraus, dass es bei positiven Bildern zu einer vereinfachten Stimulusverarbeitung kommen könnte, was in einer hohen ERN resultiert.

1.2.2 Die Feedback-ERN

Die „Feedback-ERN“ ist eine ERN-ähnliche Negativierung, die durch Stimuli ausgelöst wird, die im Sinne einer negativen Rückmeldung (*negative feedback*) ein Fehlerereignis

anzeigen (Miltner, Braun & Coles, 1997; Mueller, Moeller, Rodriguez-Fornells & Mueente; 2005; Ruchow, Grothe, Spitzer & Kiefer, 2002). Sie spiegelt die Notwendigkeit einer Verhaltensänderung wider, was insbesondere relevant ist, wenn die negative Rückmeldung mit einer Tätigkeit verbunden ist (Bellebaum, Kobza, Thiele & Daum, 2010). Ihr Maximum tritt später auf als das der „gewöhnlichen“ (Reaktions-) ERN (ca. 250-350 ms nach dem Feedback-Stimulus), was durchaus plausibel ist, da sie auf externen Stimuli basiert, die nach ihrem Auftreten zunächst einmal verarbeitet werden müssen, wohingegen die Reaktions-ERN auf internen Impulsen basiert, die bereits vor dem Hervorbringen der Antwort generiert werden (Ehlis et al., 2005). Die Amplitude der Fb-ERN steht in Zusammenhang mit der Wahrscheinlichkeit des Wiederauftretens eines Fehlers. Lerneffizienz und zukünftige Aufgabenbewältigung kann anhand ihrer Amplitude abgeschätzt werden (Van der Helden, Boksem & Blom, 2010). Auch scheint die Feedback-ERN einen ähnlichen Ursprung wie die Reaktions-ERN im ACC zu haben (Luu et al., 2003; Miltner et al., 1997; Ruchow et al., 2002). Eine erhöhte Aktivierung in den gleichen Anteilen des ACC wird für beide Komponenten (Feedback-ERN und Reaktions-ERN) gefunden, was zeigt, dass diese Region des ACC sowohl auf interne als auch auf externe Quellen der Fehlerinformation sensibel reagiert (Holroyd et al., 2004).

Die Generierung der ERN ist demnach nicht nur an das Verhalten, welches einen Fehler verursacht (also die motorische Ausführung per se), gekoppelt, was die Befunde zur Feedback-ERN verdeutlichen. Vielmehr scheint sie darüber hinaus mit dem generellen Prozess der Antwortüberwachung assoziiert zu sein (Ehlis et al., 2005).

1.2.3 Die Pe (Error positivity)

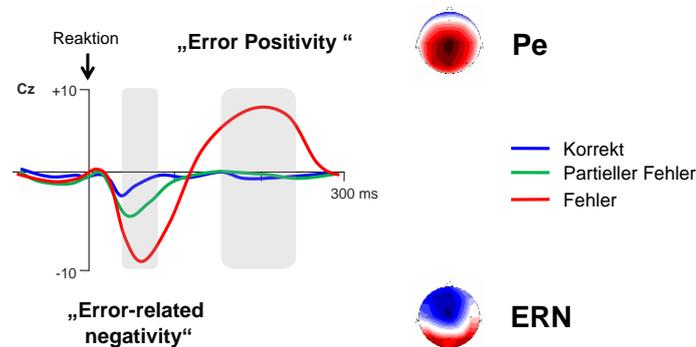
Die Pe ist eine Positivierung, die nach fehlerhaften Reaktionen in aller Regel im Anschluss an die ERN im EEG sichtbar wird (vgl. Abb.3). Sie weist ein zentroparietales Maximum auf, demnach möglicherweise einen leicht unterschiedlichen neuronalen Ursprung im Vergleich zur ERN (Herrmann, Rommler, Ehlis, Heidrich & Fallgatter, 2004). Die Pe ist definiert als der größte positive Ausschlag, der innerhalb von 200-450 ms nach einem Fehlerereignis im Anschluss an die ERN auftritt. Die Pe scheint den

Prozess der Fehlerbewertung zu reflektieren. Der Prozess der Fehlerbewertung ist funktionell von dem der Fehlerentdeckung zu unterscheiden. Die Fehlerbewertung scheint für die subjektive/emotionale Bewertung von Fehlern zu stehen (Falkenstein et al., 2000), die durch die individuelle Bedeutung des Fehlers moduliert werden kann. Diese Hypothese steht in Einklang mit der Beobachtung, dass bei Probanden, die viele Fehler in einem Aufgabenblock begehen, die Pe kleiner ist, als bei solchen, die sehr wenige Fehler machen (vgl. Falkenstein et al., 2000). Die subjektive und emotionale Bedeutung eines Fehlers ist scheinbar geringer bei Individuen, die viele Fehler begehen und umgekehrt, was sich in der Pe abzeichnet.

Die Pe kann sehr stark variieren, sowohl zwischen verschiedenen Aufgaben (z.B. größere Pe in Go/NoGo Tests als in two choice reaction tasks) als auch zwischen einzelnen Probanden (Probanden mit ausgeprägter Pe vs. Probanden gänzlich ohne Pe), was darauf hindeutet, dass die kognitiv-emotionalen Reaktionen auf Fehler sehr unterschiedlich ausfallen können (Falkenstein et al., 1991). So scheint es interindividuell verschiedene Wege zu geben mit Fehlern umzugehen.

Des Weiteren ist zu erwähnen, dass die Pe nicht zwangsläufig einen bewussten Prozess der Fehlerbewertung darstellt, wie lange vermutet wurde, da nicht jedes Individuum eine Pe aufweist und nicht davon auszugehen ist, dass Individuen ohne Pe ihre Fehler gar nicht bewusst wahrnehmen. Jedoch wird die Amplitude der Pe durch das bewusste Wahrnehmen eines Fehlers beeinflusst, was in Einklang mit der Annahme stehen würde, dass die Pe die motivationale Bedeutung eines Fehlers widerspiegelt (Orr & Carrasco, 2011). Auch spiegelt die Pe nicht die Entwicklung von „Antwortstrategien“ wider, die nachfolgend auf einen Fehler generiert werden, da die Pe bei älteren Personen in der Regel geringer ausfällt, jedoch bei eben dieser Personengruppe die Entwicklung von „Antwortstrategien“ auf Fehlerereignisse sehr wohl stattfindet, wie Falkenstein et al. (2000) beschrieben.

ERN (Error-related negativity) und Pe (Error positivity)



?

Abbildung3: Die Fehlerkomponenten ERN und Pe.

Anmerkung. Error-related negativity = ERN; Error Positivity = Pe; blaue Kurve = richtige Antworten; grüne Kurve = partielle Fehler (s.u.); rote Kurve = Fehlerantworten. Der rechte Bildabschnitt stellt die Topographie der Pe (oben) bzw. ERN (unten) graphisch dar.

1.2.4 Die CRN (correct response negativity)

Die CRN beschreibt eine ERN-ähnliche Negativierung, die vergleichbare morphologische und topographische Eigenschaften wie die ERN aufweist (Vidal, Burle, Bonnet, Grapperon & Hasbroucq, 2003; Vidal, Hasbroucq, Grapperon & Bonnet, 2000), jedoch nicht wie die ERN auf einen Fehler folgt, sondern nach komplett richtiger Antwort auftreten kann (Vidal et al., 2000). Eine solche ERN-ähnliche Aktivität ist auch bei partiellen Fehlern zu beobachten (Coles, Scheffers & Founier, 1995). In beiden Fällen wird jedoch nicht das Ausmaß einer gewöhnlichen ERN erreicht, d.h. die Amplitude fällt im Vergleich zu tatsächlichen Fehler-Trials deutlich geringer aus. Die Auslenkung der CRN beginnt in etwa zur gleichen Zeit wie die ERN, doch ihr Maximum tritt verzögert auf. Ebenfalls weist sie ein frontozentrales Maximum auf. Ein weiterer Unterschied zur ERN ist, dass auf die CRN keine Pe folgt, so wie es im Anschluss an die ERN in aller Regel der Fall ist.

CRN und ERN weisen darüber hinaus funktionelle Unterschiede auf. So wird die ERN durch motivationale Manipulationen beeinflusst (s.o.), die CRN hingegen bleibt hiervon weitgehend unberührt (Hajcak, Moser, Yeung & Simons, 2005).

Es existieren mindestens drei Hypothesen über die Bedeutung der CRN, die von Falkenstein et al. (2000) diskutiert werden: 1. Eine Erklärung für dieses neuronale Potential ist, dass die Repräsentation der richtigen Antwort möglicherweise nicht (vollständig bzw. korrekt) vorhanden ist und die richtige Antwort zufällig (z.B. durch Raten) zustande kommt, so dass dann trotz korrekter Antwort ein Mismatch zwischen dieser Reaktion und der internen Repräsentation der korrekten Antwort vorliegen würde. 2. Eine weitere Alternative ist, dass die ERN die „Antwortüberprüfung“ an sich widerspiegelt, die nicht nur auf Fehlerereignisse, sondern auch bei richtigen Antworten auftritt. Weshalb der Prozess der Antwortüberprüfung für fehlerhafte Aufgaben intensiver und folglich mit einer höheren ERN einhergehen soll, wird durch diese Alternative jedoch nicht geklärt. 3. Folglich wird eine dritte Hypothese diskutiert, die annimmt, dass die CRN den Vergleichsprozess zwischen gegebener Antwort und geforderter Antwort per se beschreibt und dass die ERN ebenfalls diesen Prozess beschreibt, nur mit einem zusätzlichen überlagerten Fehlersignal, welches dazu führt, dass die ERN-Amplitude größer wird.

Man nimmt an, dass die CRN (wie die ERN) eine Komponente des Antwortüberwachungs-Prozesses darstellt. Diese Annahme steht in Einklang mit den Ergebnissen zur CRN, die Ridderinkhof, Nieuwenhuis, Hajcak, van den Wildenberg und Burle (2004) erhielten. Sie zeigten, dass sich die CRN-Amplitude in gleicher Weise wie die ERN-Amplitude verändert. So tritt z.B. eine große CRN auf, wenn die vorhergehende Handlung gesteigerte Genauigkeit erfordert.

1.3 Theorien zur ERN

Es existieren zahlreiche Theorien, die die ERN unter verschiedenen Gesichtspunkten zu erklären versuchen. Im Mittelpunkt dieser Arbeit stehen die drei bedeutendsten dieser Theorien:

1. Die Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein (Falkenstein et al., 1991)
2. Die Konfliktverarbeitungstheorie von Carter (Carter et al., 1998)
3. Die Theorie des Verstärkungslernens von Holroyd und Coles (Holroyd et al., 2002)

1.3.1 Die Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein

Fehlerverarbeitung ist ein kognitiver Prozess, der im Anschluss an eine inkorrekte Antwort erfolgt (Falkenstein et al., 1991). Die Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein geht davon aus, dass die ERN das neurophysiologische Korrelat eines Fehlerentdeckungsprozesses darstellt, und dass sie generiert wird, wenn es zu einer Diskrepanz (= Mismatch) zwischen einer geforderten Reaktion und einer tatsächlich ausgeführten Reaktion kommt (*response selection* vs. *response execution*) (vgl. Abb.4). Dieser Theorie zufolge scheint die ERN zeitlich an einen Antwortauswahl-Prozess (*response-selection*) gebunden zu sein. Diese „response-selection“ wird definiert als das kognitive Abbild des Stimulusevaluationsprozesses, dessen Ziel darin besteht, zur angemessenen Reaktion zu führen. Es wird angenommen, dass die ERN in dem Moment ausgelöst wird, in dem der Prozess der „response-selection“ abgeschlossen ist, sofern zu diesem Zeitpunkt ein „Mismatch“ zwischen der Repräsentation der (geforderten) korrekten Reaktion und der soeben initiierten (falschen) Antwort auftritt. An den Fehler bzw. die ERN schließt sich ein korrekatives Verhalten an, das sich in Form von Inhibition, Korrektur oder Kompensation darstellt.

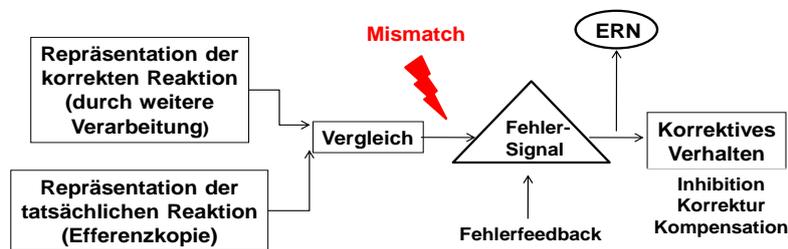
Falkenstein und Mitarbeiter berichten verschiedene Befunde, die ihre Theorie unterstützen. So ist die ERN – in Abhängigkeit von der Stimulusmodalität – sensibel für Situationen in denen die Aufmerksamkeit beeinflusst wird. Falkenstein et al. (1991) fanden in einem Versuch, in dem visuelle Stimuli abwechselnd mit auditiven Stimuli

präsentiert wurden (*divided attention task*), dass die ERN speziell für die auditiven Stimuli verzögert auftrat. Daraus folgerten sie, dass – aufgrund der Tatsache, dass die ERN ein zeitlicher Index der Beendigung des „response-selection“ Prozesses ist – eben dieser durch die Beeinflussung der Aufmerksamkeit (*divided attention*) beeinträchtigt wird. Diese Beeinträchtigung könnte auch den verlängerten Reaktionszeiten zugrunde liegen, die in dieser Arbeit ebenfalls für die auditiven Stimuli gefunden wurden, was in Einklang mit der Beobachtung einer verzögert auftretenden ERN steht. Hinsichtlich der Beeinflussbarkeit der Amplitude der ERN konnte unter anderem gezeigt werden, dass der Schweregrad eines Fehlers mit der Negativität der ERN korreliert (Falkenstein, Hoormann, Christ & Hohnsbein, 2000), was gut im Rahmen des Modells erklärt werden kann: Je ausgeprägter der Fehler (und somit je leichter seine Entdeckung), desto stärker der Mismatch (aufgrund der größeren Differenz zwischen den Repräsentationen) und desto größer die Amplitude der ERN. In einer weiteren Art von Experiment, bei dem Probanden auf einen Stimulus zum Beispiel mit dem Zeige- oder Mittelfinger der rechten oder linken Hand antworten können (*four-choice reaction time task*), können Fehler mit der falschen Hand, dem falschen Finger oder beidem, der falschen Hand und dem falschen Finger begangen werden. Die Amplitude der ERN ist hier unterschiedlich für jede der Antwortmöglichkeiten, wobei sie am größten ausfällt, wenn ein Fehler mit der falschen Hand und dem falschen Finger (= „Doppelfehler“) begangen wird (Bernstein et al., 1995; Falkenstein, Hohnsbein Hoormann & Blanke, 1996), der Mismatch zwischen (geforderter) korrekter und (ausgeführter) fehlerhafter Reaktion also besonders groß ist.

Des Weiteren wird die ERN-Amplitude durch die Antwortgeschwindigkeit beeinflusst, das heißt durch die Zeit, die den Probanden zur Fehlerverarbeitung zur Verfügung steht. Wird den Probanden auferlegt möglichst schnell zu antworten, dann ist das Ausmaß der ERN geringer, als wenn diese Anweisung fehlt (Gehring et al., 1993; Falkenstein et al., 2000). Diese Befunde erhielten unter anderem Falkenstein et al. (2000) in ihrer Studie über ERP-Komponenten und deren funktionelle Bedeutung.

Zusammenfassend ist die Fehlerdetektion somit abhängig von der Zeit, die den Probanden zur Fehlerverarbeitung zur Verfügung steht, und dem Ausmaß des

Mismatches zwischen fehlerhafter und korrekter Antwort, was sich beides in der Amplitude der ERN widerspiegelt (s.o.). Weiterhin wird sie von der Art der Fehlerrepräsentation beeinflusst, welche sich wiederum in der Latenz der ERN widerspiegelt. All diese Befunde lassen sich – wie oben ausgeführt – gut in das Modell von Falkenstein und Mitarbeitern integrieren.



?

Abbildung 4: Die Fehlerentdeckungstheorie

Anmerkung. Modell zur Fehlerentdeckungstheorie: Durch Vergleich der korrekten Reaktion mit der tatsächlichen Reaktion entsteht ein „Mismatch“, wodurch ein Fehlersignal generiert wird, das zur Entstehung der ERN führt. Im Anschluss an diesen Prozess erfolgt ein korrekatives Verhalten, das sich in Form von Inhibition, Korrektur oder Kompensation darstellen kann (nach Falkenstein et al., 1991).

1.3.2 Die Konfliktverarbeitungstheorie (conflict-monitoring theory – CMT) von Carter

Die Konfliktverarbeitungstheorie von Carter et al. (1998; vgl. auch von Veen & Carter, 2002) steht in deutlichem Widerspruch zum oben genannten Ansatz. So geht diese Theorie davon aus, dass die ERN nicht direkt an Fehler gebunden ist, sondern an einen Antwortkonflikt (*response conflict*), der im Anschluss an eine fehlerhafte Reaktion durch die gleichzeitige Aktivierung der Repräsentation der korrekten und der

fehlerhaften Reaktion auftritt. Zu dieser gleichzeitigen Aktivierung beider Repräsentationen kommt es, weil durch kontinuierliche Stimulus-Evaluation die Repräsentation der korrekten Reaktion nach einem Fehler mit zeitlicher Verzögerung nachträglich noch aufgebaut wird. Dies wiederum führt zur Entstehung des Konflikts (*post-response conflict*) und somit zur Generierung der ERN im ACC (Holroyd et al., 2003). Im Rahmen dieses Ansatzes wird die ERN somit durch das Ausmaß an post-response Konflikt beeinflusst – je größer der Konflikt, desto größer auch die Amplitude der ERN (Botvinick, Braver, Barch, Carter & Cohen, 2001). Das Ausmaß an Konflikt wird durch die relative Aktivierung der miteinander konkurrierenden Antworteinheiten beeinflusst. Sind beide Einheiten nach einer fehlerhaften Antwort stark aktiviert (d.h. erfolgt eine starke neuronale Repräsentation sowohl der gegebenen falschen Antwort als auch der erforderten richtigen Antwort), dann ist das Ausmaß an Konflikt sehr groß und somit auch die Amplitude der ERN. Unklar ist allerdings nach wie vor, wovon die Repräsentation der richtigen Antwort abhängig ist. Falkenstein et al. (1990, 2000) nehmen an, dass sie vom Resultat des Antwortauswahlprozesses abhängt, wohingegen Coles, Scheffers & Holroyd (2001) davon ausgehen, dass die Repräsentation der richtigen Antwort zum Zeitpunkt der Antwortausführung festgelegt wird.

Der CMT zufolge ist der ACC, der generell mit Konfliktverarbeitung in Verbindung gebracht wird (Carter, Braver et al., 1998; van Veen & Carter, 2002), wie bereits oben angeführt für die Entdeckung eines Antwortkonflikts verantwortlich sowie für die Übermittlung dieser Informationen an Hirnregionen, die sich mit der Kontrolle der kognitiven Verarbeitung befassen (z. B. der laterale präfrontale Kortex; Cohen, Botvinick & Carter, 2000). Im Zusammenhang mit Informationsverarbeitung scheint Konflikt per se eine zentrale Rolle der kognitiven Kontrolle zu spielen (Allport, 1980; Neumann, 1987; Norman & Shallice, 1986). Die Präsenz von Antwortkonflikt zeigt Situationen an, in denen Fehler wahrscheinlich sind und somit verstärkte Aufmerksamkeit erforderlich ist (Yeung, Botvinick & Cohen, 2004). Die Konfliktüberwachung (*conflict monitoring*) könnte daher entscheidende Informationen für die Regulation kognitiver Verarbeitung übermitteln (Cohen et al., 2000).

Um die CMT weiter zu erhärten, untersuchten Yeung, Botvinick und Cohen (2004) die von diversen Autoren empirisch festgestellten Eigenschaften der ERN im Hinblick auf diese Theorie. Einige dieser Befunde sollen hier dargestellt werden. Untersucht wurden folgende Parameter und deren Auswirkung auf die ERN: 1. die Dynamik von Antwortkonflikt für richtige und falsche Antworten, 2. der Effekt der Kongruenz, 3. die Auswirkung der Bedeutung von Genauigkeit vs. Geschwindigkeit (als Instruktion für die Probanden), 4. die Auswirkung der Stimulusfrequenz.

1. Die Dynamik von Antwortkonflikt

Auch im Falle korrekter Antworten kann es der CMT und ähnlichen Theorien zufolge zu einer im ACC generierten Oberflächen-Negativierung, der so genannten N2 kommen, die als Korrelat der Konfliktüberwachung angesehen wird (Van Veen & Carter 2002; Wijers, Mulder, Okita, Mulder & Scheffers, 1989; Kopp, Mattler, Goertz & Rist, 1996). Sie weist jedoch ein anderes Muster an Aktivität auf, als dies im Anschluss an fehlerhafte Antworten der Fall ist. So ist bei der N2 der Konflikt auf einen Zeitraum vor der Antwortausführung festgelegt. Konflikt wird hier ausgelöst, wenn der entsprechende Stimulus Konflikt induziert (*pre-response conflict = stimulus conflict*). Konflikt auf fehlerhafte Antworten wird hingegen nach Ausführung der Antwort ausgelöst (im Anschluss an einen Fehler; *(post-) response conflict*), also dann, wenn die gegebene Antwort mit der geforderten Antwort verglichen wird.

Die N2 entsteht rund 250 ms nach Stimuluspräsentation, weist ein frontozentrales Maximum auf und ist größer für inkongruente Stimuli als für kongruente Stimuli (Heil, Osman, Wiegmann, Rolke & Henninghausen, 2000). Die Generierung der N2 wird ebenfalls dem ACC zugerechnet (Van Veen & Carter 2002). Sie weist somit alle Eigenschaften eines Konflikt-assoziierten ERPs auf. Die ERN hingegen entsteht (wie bereits oben dargestellt) bis zu 150 ms nach der Reaktionsausführung, weist ein frontozentrales Maximum auf und ist größer für kongruente als für inkongruente Stimuli (s.u.).

2. Der Effekt der Kongruenz

Es gibt bereits erste Hinweise darauf, dass kongruente Stimuli – im Falle eines Reaktionsfehlers – eine höhere ERN-Amplitude nach sich ziehen als inkongruente Stimuli (Scheffers & Coles, 2000; Yeung et al. 2004). Man könnte annehmen, dass dies der Theorie der Konfliktverarbeitung widerspricht, da inkongruente Stimuli ein größeres Maß an Konflikt erzeugen, als dies kongruente Stimuli tun. Doch auf kongruente Stimuli erfolgt – im Vergleich zu inkongruenten Stimuli – eine stärkere neuronale Repräsentation der korrekten Antwort. Somit erfolgt eine stärkere Aktivierung der richtigen Antwort für kongruente Stimuli und somit ein größerer (post-response) Konflikt (zwischen korrekter und falscher Antwort), was wiederum eine größere ERN zur Folge hat (vgl. auch Abb. 5).

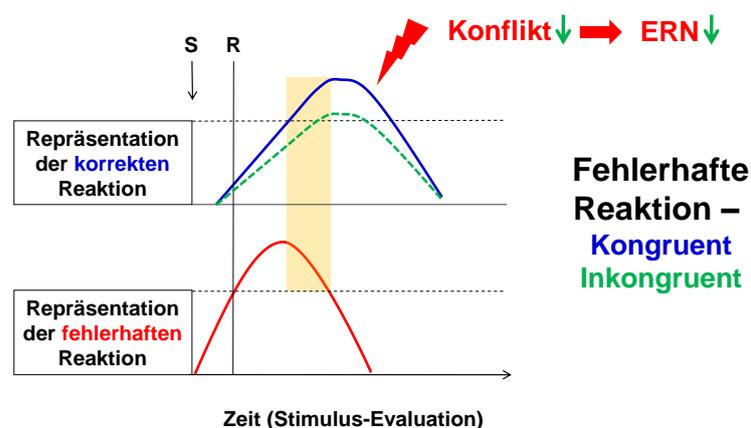
3. Die Bedeutung von Genauigkeit vs. Geschwindigkeit

Die ERN ist größer für fehlerhafte Aufgaben, in denen betont wird möglichst genau zu antworten und keine Fehler zu machen, als für Aufgaben, in denen die Antwortgeschwindigkeit (auch auf Kosten der Antwortgenauigkeit) im Vordergrund steht. Die CMT erklärt diesen Befund indem sie annimmt, dass bei Aufgaben, bei denen den Probanden verdeutlicht wird, dass sie möglichst genau antworten sollen, deren Aufmerksamkeit für die Aufgabe bzw. Stimuli gesteigert wird, und dass dadurch die Aktivierung der richtigen Antwort nach einem Fehlerereignis ebenfalls verstärkt erfolgt, womit ein größerer (post-response) Konflikt und damit eine größere ERN einhergehen. Für Aufgaben, bei denen die Reaktionszeit im Vordergrund steht, scheint es eher von Vorteil zu sein, weniger Aufmerksamkeit auf den zentralen Stimulus zu richten, was die Reaktionszeit vermindert (Yeung, Botvinick, Cohen 2004). Dies führt aber auch zu einer verminderten Aktivität der richtigen Antwort nach einem Fehler, was in einer kleineren ERN-Amplitude resultiert. Falkenstein et al. (2000) erklären den Befund einer niedrigeren ERN für Aufgaben, bei denen möglichst schnell geantwortet werden soll, indem sie anführen, dass bei solchen Aufgaben weniger Zeit zur Stimulusevaluation zur Verfügung steht, was dazu führt, dass die Repräsentation der richtigen Antwort – und somit auch die Fehlererkennung – abgeschwächt werden.

4. Die Wirkung der Stimulusfrequenz

Fehler auf Stimuli, die mit hoher Frequenz (d.h. großer Häufigkeit) dargeboten werden, gehen mit einer größeren ERN einher als solche, die niederfrequent dargeboten werden (seltene, z.B. oddball Stimuli). Dies erklärt die CMT ebenfalls mit einer verstärkten Aktivierung der richtigen Antwort auf Fehler nach hochfrequenten Stimuli, einhergehend mit einem verstärkten Konflikt und einer gesteigerten ERN. Die stärkere Aktivierung ist die Konsequenz einer stärkeren Repräsentation hochfrequenter Stimuli.

Wie bereits erwähnt, wird die ERN dieser Theorie zufolge nicht durch Fehlerentdeckung an sich generiert, sondern durch Antwortkonflikt. Das lässt die Frage aufkommen, wie Menschen überhaupt fähig sind Fehler zu entdecken. Die Frage klärt die Konfliktverarbeitungstheorie indem sie postuliert, die Überwachung von Antwortkonflikt repräsentiere eine einfache Methode der Fehlerentdeckung. So nimmt sie an, dass Fehlerentdeckung auf einem Verarbeitungsmerkmal basiert – nämlich dem Auftreten von Konflikt im Anschluss an eine Antwort – das statistisch mit einem Fehlerereignis einhergeht. Dies würde auch den Befunden von Steinhauser und Yeung (2010) entsprechen, die der ERN nicht bloß die Fehlerentdeckung als solches zuschreiben, sondern sie vielmehr als ein Merkmal der qualitativen Aufgabenbewältigung ansehen.



2

Abbildung 5: Die Konfliktverarbeitungstheorie

Anmerkung. Beim Vergleich der Repräsentation der fehlerhaften Reaktion (rote Kurve) mit der Repräsentation der korrekten Reaktion (die mit einer zeitlichen Latenz auftritt) entsteht (Antwort-) Konflikt und hierdurch die Generierung der ERN (Holroyd et al., 2003). Die ERN fällt hier für kongruente Stimuli (blaue Kurve) aufgrund einer stärkeren neuronalen Repräsentation der korrekten Reaktion höher aus als für inkongruente Stimuli (grüne Kurve).

Fehlerentdeckungstheorie und Konfliktverarbeitungstheorie machen demnach zum Teil gegenteilige Vorhersagen. Die Fehlerentdeckungstheorie postuliert mit größerem Unterschied zwischen geforderter und gegebener Antwort einen größeren Mismatch und somit eine größere ERN (Falkenstein et al., 1991). Die Konfliktverarbeitungstheorie besagt hingegen, dass je größer der Unterschied zwischen geforderter und gegebener Antwort ist, desto geringer fällt die neuronale Repräsentation der korrekten Reaktion aus und desto weniger Konflikt entsteht, was in einer kleinen ERN-Amplitude resultiert (Carter et al., 1998). Garavan et al. (2003) stellten in einer fMRI (funktionelles Magnet-Resonanz Imaging) Studie diese beiden theoretischen Ansätze gegenüber. Sie fanden hierbei unterschiedliche Lokalisationen neuronaler Aktivität für Reize, die Konflikt induzierten, und für solche, die dies nicht taten. So schrieben sie der Fehlerentdeckung eher vordere Bereiche des ACC zu, dem Antwortkonflikt eher hintere Bereiche des ACC. Außerdem fanden sie einen intermediären Bereich im ACC, der sowohl bei Fehlerentdeckung als auch bei Antwortkonflikt aktiviert wurde. Daraus schlossen sie, dass diese Theorien beide eine gewisse Berechtigung hätten und voneinander abgrenzbar wären. Ein wesentlicher Bestandteil dieser Arbeit ist, wie schon oben erwähnt, die Dissoziation dieser beiden Theorien zu untersuchen.

1.3.3 Die Theorie des Verstärkungslernens (reinforcement-learning theory) von Holroyd und Coles

Der Mensch lernt durch die Konsequenzen seiner Handlungen. So lautet das Prinzip der Theorie des Verstärkungslernens. Dieser Theorie und diesem Prinzip zufolge wird die ERN durch das mesencephale dopaminerge System (MDS), welches für

Verstärkungslernen³ zuständig ist, ausgelöst. Im Einzelnen geht die Theorie des Verstärkungslernens von folgendem Entstehungsmechanismus der ERN aus: Wird ein Fehler begangen, so sendet das MDS ein Fehlersignal (*negative reinforcement learning signal*) aus den Basalganglien (welche die Funktion der Antwortüberwachung haben) an den ACC, wodurch die ERN ausgelöst wird. Ein Fehler erzeugt eine phasische Abnahme der Aktivität der Neurone des MDS, was zur Enthemmung der apikalen Dendriten von Motoneuronen im ACC führt, was wiederum der Generierung der ERN zugrunde liegt (Holroyd, Nieuwenhuis, Yeung & Cohen, 2003) (s. Abb.6). Solch ein Fehlersignal entsteht, wenn das neuronale System erkennt, dass die Konsequenzen einer Handlung schlechter sind als erwartet. Dieses Fehlersignal wird genutzt, um das motorische System im Sinne des Prinzips des Verstärkungslernens auszubilden (Holroyd & Coles, 2002), also die Ausführung einer Aufgabe entsprechend zu optimieren. Holroyd et al. (2003) konnten dieses Modell der ERN durch einen Versuch untermauern, in dem es in einer Versuchsreihe hauptsächlich positive Rückmeldungen und in der anderen Versuchsreihe hauptsächlich negative Rückmeldungen gab. Die ERN fiel hier in der Versuchsreihe mit hauptsächlich positiver Rückmeldung größer aus, da die Probanden hier zuvor kaum mit einer negativen Rückmeldung konfrontiert worden waren, und diese somit nicht der Erwartung des MDS entsprach (Holroyd et al., 2003).

Das MDS setzt sich zusammen aus einer Ansammlung von Nuclei, die diffus in die Basalganglien und den Kortex projizieren (Berger, Gaspar & Verney, 1991; Gaspar, Berger, Febvret, Vigny & Henry, 1989; Haber & Fudge, 1997; Williams & Goldman-Rakic, 1993). Diese Nuclei beinhalten die Substantia Nigra, Pars Compacta und das Ventrale Tegmentum. Die Projektionsbahnen erreichen ihre höchste Dichte in den medialen Anteilen des Frontalkortex (Berger et al., 1991; Gaspar et al., 1989; Williams et al., 1993). Es wird vermutet, dass dopaminerge Neurone sensibel auf Änderungen

³ Verstärkungslernen (Synonyme: Lernen durch Verstärkung; operante Konditionierung) ist ein von Thorndike 1913 begründetes Lernprinzip: Verhalten, das mit positiven Gefühlen in Verbindung gebracht wird, wird in der Zukunft erneut generiert werden, während Verhalten, das mit negativen Assoziationen verbunden ist, in Zukunft vermieden werden wird (Holroyd et al., 2002).

der Qualität laufender Ereignisse reagieren. Ein „positives Dopamin-Signal“ wird hervorgerufen, wenn ein Ereignis besser ist als erwartet, und ein „negatives Dopamin-Signal“ entsteht, wenn das Ereignis schlechter ist, als dies vorhersehbar war (Schultz, Romo, Ljunberg, Mirenowitz, Hollermann & Dickinson, 1995). So wird angenommen, dass das MDS, wie bereits oben dargestellt, prädiktive Fehlersignale hervorruft und dass diese prädiktiven Fehlersignale von anderen Teilen des Gehirns im Sinne des Verstärkungslernens genutzt werden.

Die Mitwirkung des ACC am Erwerb neuer Verhaltensweisen scheint auf die frühesten Phasen des Lernprozesses limitiert zu sein (Gabriel, 1993; Bussey, Everitt & Robbins, 1996). Während dieser frühen Lernphasen nutzt der ACC anscheinend vor allem Belohnung und Fehlerinformationen, um ein angemessenes Verhalten hervorzubringen. Lernprozesse im Sinne des Verstärkungslernens werden beansprucht, um Entscheidungsmöglichkeiten aufeinander abzustimmen (Cohen & Ranganath, 2007). Die Informationen werden dem ACC durch das MDS übermittelt. Bezüglich der Lernvorgänge im ACC kann also angeführt werden, dass die motorischen Anteile des ACC einen neuronalen Ort einschließen, an dem motorische Pläne in Handlungen übersetzt werden, dass der ACC diese „Übersetzungen“ erlernt und dass dieser Lernprozess durch das MDS vermittelt wird.

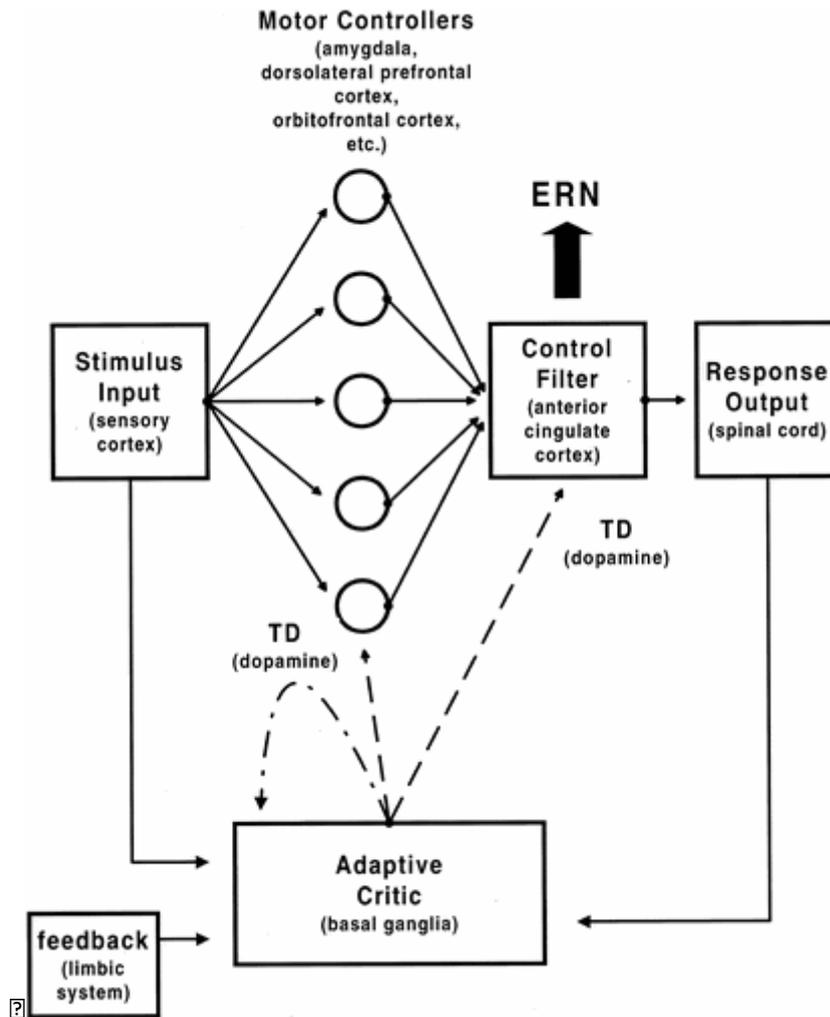


Abbildung 6: Theorie des Verstärkungslernens

Anmerkungen. Schema zum Modell der Theorie des Verstärkungslernens. Unter jedem Aufgabenfeld steht das korrespondierende neuronale System in Klammern. Für weitere Details siehe Text. ERN = error-related negativity; TD = temporal difference error (aus Holroyd et al. 2002).

Hinsichtlich der in Abb.6 aufgeführten Motor controllers nimmt die Theorie an, dass das menschliche Nervensystem zum Teil aus multiplen motorischen Kontrolleinheiten (*motor controllers*) zusammengesetzt ist. Diese Kontrolleinheiten entsprechen neuronalen Strukturen, deren Bahnen in den ACC projizieren (wie z.B. der dorsolaterale präfrontale Kortex (DLPFC), die Amygdala, der orbitofrontale Kortex und die Basalganglien) und mehr oder weniger unabhängig voneinander und parallel zueinander agieren, wobei jeder einzelne Bestandteil dieses Systems versucht seinen

Einfluss auf das Motorsystem geltend zu machen. Der ACC fungiert hierbei als Filter (*control filter*), der entscheidet, welche der Befehle an das motorische System weitergeleitet werden. Er muss daher „erlernen“, welcher Kontrolleinheit er mehr Autorität zukommen lässt (d.h. welche dieser Kontrolleinheiten für das Lösen einer entsprechenden Aufgabe am besten geeignet ist), was wiederum durch das MDS ermöglicht wird, welches Signale des Verstärkungslernens (*reinforcement learning signals*) übermittelt. Des Weiteren scheinen die motorischen Kontrolleinheiten Signale des Verstärkungslernens zu nutzen, um eine angemessene Antwortstrategie zu generieren. Den Basalganglien kommt hierbei die Rolle der Antwortüberwachung zu. Sie berechnen den Wert und die Veränderungen der laufenden Ereignisse. Ruiz et al. (2013) konnten eine Modulation der ERN anhand eines spezifischen Fehler assoziierten Signals aus dem Globus pallidus der Basalganglien, das der ERN vorausgeht, nachweisen, was vermuten lässt, dass die Basalganglien den ACC in einem frühen Stadium der Fehlerentdeckung beeinflussen.

Wie bereits oben erwähnt induzieren Fehler eine phasische Abnahme der Aktivität der Neurone des MDS, wenn ein Ereignis schlechter verläuft als erwartet (bei korrekten Antworten erfolgt entsprechend eine Zunahme bzw. keine Veränderung der Aktivität dieser Neurone), was zu einer Enthemmung der Neurone des ACC führt und somit zur Generierung der ERN. Der ACC nutzt diese Fehlersignale, um die motorische Kontrolleinheit auszuwählen und zu verstärken, die das Ereignis am besten lösen wird. Die fundamentalen Punkte dieser Hypothese sind also, dass die ERN die Übermittlung eines „reinforcement learning signal“ zum ACC widerspiegelt, dass dieses Fehlersignal vom MDS generiert wird, und dass dieses Signal vom ACC genutzt wird, um eine Arbeitsleistung best möglich auszuführen bzw. zu optimieren.

1.4 Die Katechol-O-Methyltransferase (COMT) und genetische Polymorphismen

Die Katechol-O-Methyltransferase ist ein Enzym, welches Katecholamine wie Noradrenalin, Adrenalin und Dopamin durch eine Methylierung inaktiviert. Da Dopamin bei Fehlerverarbeitungs- und Lernprozessen von Bedeutung ist (z.B. bei der Theorie des Verstärkungslernens, s.o.), sollen an dieser Stelle Erläuterungen zu den COMT-Genotypen und deren Auswirkung auf den Dopaminspiegel erläutert werden.

In einer Studie fanden Lachmann et al. (1996), dass die COMT in drei Varianten vorliegen kann. Anhand der PCR konnten sie einen Polymorphismus im Codon 158 nachweisen (Val¹⁵⁸Met), in dem entweder die Base Adenin oder Guanin vorhanden war. So wurde entsprechend im fertigen Genprodukt die Aminosäure Methionin (Met) bzw. Valin (Val) eingebaut. Weiter zeigte sich, dass homozygote Träger für A/A (= Met-Met) ein hitzelabileres Enzym aufwiesen als homozygote Träger für G/G (= Val-Val). Heterozygote Träger (A/G = Met-Val) lagen bezüglich der Hitzelabilität zwischen den beiden homozygoten Varianten. Die Hitzelabilität bedingt demnach auch die Aktivität des Enzyms. So weist die COMT der Val-Val-Genotypen die höchste Enzymaktivität auf, was mit niedrigen Dopaminspiegeln einhergeht. Dieser Befund konnte durch Egan et al. (2001) verifiziert werden, die niedrige Dopaminspiegel im synaptischen Spalt bei homozygoten Val-Allelträgern nachwiesen. Gogos et al. (1998) und Meyer-Lindenberg et al. (2007) konnten diese Wirkung der COMT-Genotypen nur präfrontal, nicht aber in den Basalganglien nachweisen. Blasi et al. (2005) untersuchten mittels eines „variable attentional control (VAC) task“ die Bedeutung der COMT-Genotypen für die Funktion des cingulären Kortex. Durch diesen VAC wurde die Aufmerksamkeitskontrolle der Versuchspersonen getestet. Des Weiteren wurde während dieser Untersuchung die Aktivität verschiedener Hirnareale mittels fMRI untersucht. Für die Val-Val-Gruppe zeigte sich, dass diese den VAC schlechter bearbeitet hatte. Sie war bei der Aufgabenausführung weniger genau gewesen und hatte mehr Fehler gemacht. Die Met-Met-Gruppe hatte die Aufgabe am genauesten bearbeitet und am wenigsten Fehler gemacht. Die heterozygote Gruppe lag in ihrer Leistung zwischen den beiden

homozygoten Gruppen. Die fMRI-Messung zeigte die höchste Aktivität im dorsalen Cingulum in der Val-Val-Gruppe und die niedrigste Aktivität in der Met-Met-Gruppe. Die Met-Val-Gruppe ordnete sich erneut zwischen den beiden homozygoten Gruppen ein. Blasi et al. (2005) folgerten daraus, dass in der Met-Met-Gruppe wahrscheinlich das Dopaminsignal (höhere Dopaminspiegel) die Antwort des cingulären Kortex während der Darstellung von Stimuluskonflikten günstig beeinflusst. Die Aktivität des dorsalen Cingulums war jedoch nur für richtige Antworten gemessen worden. Das Met¹⁵⁸-Allel wird mit einem verbesserten Arbeitsgedächtnis, verbesserten Exekutivfunktionen und einer verbesserten Aufmerksamkeitskontrolle in Verbindung gebracht (Heinz et al., 2006); fMRI-Studien ließen für den Met-Met-Genotypen eine fokussiertere Antwort während Aufgaben, die das Arbeitsgedächtnis aktivieren, im präfrontalen Kortex erkennen. Ein vergleichbarer Effekt war im cingulären Kortex für Aufmerksamkeitsprozesse zu verzeichnen. (Heinz et al., 2006) Diese Befunde zeigen, dass das Met¹⁵⁸-Allel mit einer verbesserten Verarbeitungsstrategie im präfrontalen Kortex und Cingulum einhergeht, was das Resultat eines geringeren Dopaminmetabolismus (geringere COMT-Aktivität) und somit höherer Dopaminspiegel sein könnte, was wiederum zu einer gesteigerten neuronalen Informationsverarbeitung beiträgt.

1.5 Zielsetzung dieser Arbeit

Im Zentrum der geplanten Untersuchung steht, wie schon oben erwähnt, die Gegenüberstellung und der direkte Vergleich der vorgestellten drei Theorien zur funktionellen Bedeutung der ERN (s.o.). Durch unterschiedliche experimentelle Manipulationen werden zu diesem Zweck im Rahmen eines modifizierten Eriksen Flanker Tasks Bedingungen geschaffen, für die sich aus den genannten Theorien unterschiedliche Vorhersagen ableiten lassen. In früheren Studien hat jede einzelne Theorieschule Befunde dargestellt, die für ihren jeweiligen Ansatz sprechen. Bisher wurden jedoch in noch keiner Arbeit alle drei Theorien direkt gegenübergestellt, was in dieser Arbeit geschehen soll.

So werden die Fehlerverarbeitungs- und die Konfliktverarbeitungstheorie miteinander kontrastiert, indem das Testverfahren vier Antwortmöglichkeiten einschließt (Zeige- bzw. Mittelfinger der rechten oder linken Hand). Das Testverfahren bzw. Paradigma besteht aus offenen und geschlossenen Pfeilen. Zu Beginn des Testdurchlaufs werden einer Hand die offenen Pfeile, der anderen Hand die geschlossenen Pfeile zugeordnet. Des Weiteren muss nun mit dem Zeige- oder Mittelfinger der jeweiligen Hand auf die Richtung, in die der zentrale Pfeil zeigt, geantwortet werden. Der zentrale Pfeil ist hierbei von ihm flankierenden Pfeilen umgeben, die in die gleiche Richtung (kongruente Stimuli) oder entgegengesetzte Richtung (inkongruente Stimuli) zeigen können, was den Schwierigkeitsgrad der Stimuli variiert. So kann der Proband nun Doppelfehler (DF), Handfehler (HF) und Fingerfehler (FF) machen, wobei bei DF mit der falschen Hand und dem falschen Finger geantwortet wird (die Pfeilart und die Pfeilrichtung wurden nicht richtig bestimmt), bei HF nur die falsche Hand gewählt (nur die Pfeilart wurde nicht richtig erkannt) und bei FF der falsche Finger gewählt (die Pfeilrichtung wurde nicht richtig angegeben) wird. Nach Falkenstein müsste die ERN für eine Falschantwort mit der falschen Hand und dem falschen Finger (DF) am größten sein, weil hier der Mismatch zwischen gegebener und geforderter Antwort am größten ist, wohingegen sie in eben dieser Bedingung im Sinne der Konfliktverarbeitungstheorie am kleinsten ausfallen sollte, da hier der Antwortkonflikt am geringsten ausfällt.

Nach Falkenstein gilt:

Ho (1a): ERN bei DF \leq FF; HF

H1 (1a): ERN bei DF $>$ FF; HF

Nach der Konfliktverarbeitungstheorie gilt:

Ho (1b): ERN bei DF \geq FF; HF

H1 (1b): ERN bei DF $<$ FF; HF

Die Theorie des Verstärkungslernens nach Holroyd und Coles wird berücksichtigt, indem die Erwartungshaltung der Probanden durch Generierung einer leichten und einer schweren Aufgabenbedingung so beeinflusst wird, dass sie bei der Hälfte der

Stimuli von einer erhöhten Fehlerwahrscheinlichkeit ausgehen müssen (erhöhte Fehlererwartung = schwere Aufgabenbedingung). Die Theorie des Verstärkungslernens würde eine deutliche Modulation der Amplitude der ERN in Abhängigkeit von der Fehlererwartung postulieren. So fällt die ERN besonders groß aus, wenn erwartet wird eine Aufgabe richtig zu lösen (= leichte Aufgabenbedingung), dann aber doch ein Fehler begangen wird (Holroyd et al., 2002). Entsprechend ergeben sich folgende Hypothesen:

H0 (2): ERN leichte Bedingung \leq ERN schwere Bedingung

H1 (2): ERN leichte Bedingung $>$ ERN schwere Bedingung

Die Konfliktverarbeitungstheorie wird zusätzlich dadurch überprüft, dass die Stimuli kongruent (konfliktarm) oder inkongruent (konfliktreich) sein können. Nach diesem theoretischen Ansatz ist die ERN am größten für Fehler, die nach einem kongruenten Stimulus auftreten (s.o.):

Ho (3): ERN bei Kongruenz \leq ERN bei Inkongruenz

H1 (3): ERN bei Kongruenz $>$ ERN bei Inkongruenz

Zusammenfassend ist die Ausprägung der ERN auf all diese Bedingungen, die in ein und demselben modifizierten Eriksen Flanker Task miteinander verwoben sind, Gegenstand dieser Untersuchung und soll Rückschlüsse auf die Vorhersagekraft der oben beschriebenen Theorien geben.

Außerdem erfolgt die Analyse der Auswirkung der COMT-Genotypen auf die ERN. Die Befunde hierzu sollen mit der Theorie des Verstärkungslernens verglichen werden, die dopaminergen Genen einen entscheidenden Einfluss bei der Fehlerverarbeitung

zuschreibt. So erwarten wir vom Genotypen, der mit der höchsten Verfügbarkeit von Dopamin einhergeht (also Met-Met), auch die größte ERN.

H0 (4): ERN für Genotyp Met-Met \leq ERN für Genotypen Met-Val und Val-Val

H1 (4): ERN für Genotyp Met-Met $>$ ERN für Genotypen Met-Val und Val-Val

Ein weiterer Punkt, der analysiert werden soll, sind motivationale und affektive Faktoren und deren Auswirkung auf die ERN. In dieser Auswertung, die eher als explorativ zu betrachten ist, werden die Probanden zu ihrem Befinden hinsichtlich der Faktoren „Fröhlichkeit, Anstrengung, Hilflosigkeit, Konzentration, Motivation, Frustration, Müdigkeit, Ärger, Aufregung, Angst und Unruhe“ befragt, wobei nur eine Auswahl dieser Faktoren im Folgenden weiter analysiert wurde (s.u.). Wir vermuten hier – auf der Basis früherer Arbeiten – deutliche Modulationen der ERN in Abhängigkeit vom Befinden der Probanden vorzufinden (vgl. West & Travers, 2008; Peter et al., 2011; Larson et al., 2006).

Zuletzt soll die Analyse der Fb-ERN erfolgen. Hier erwarten wir (gemäß der Theorie des Verstärkungslernens), wie für die ERN selbst, Auswirkungen der Fehlererwartung im Sinne einer größeren Fb-ERN-Amplitude bei geringer Fehlererwartung:

H0 (5): Fb-ERN leichte Bedingung \leq Fb-ERN schwere Bedingung

H1 (5): Fb-ERN leichte Bedingung $>$ Fb-ERN schwere Bedingung

2 Methode

2.1 Studiendesign

Um Rückschlüsse auf die Vorhersagekraft der oben genannten Theorien zu erlangen, wurden in dieser Studie 70 gesunde Probanden im Alter von 18 bis 60 Jahren neurophysiologisch, psychometrisch und genetisch getestet. Die Studie war im Vorfeld von der Ethikkommission der Universität Würzburg genehmigt worden.

Die Probanden bearbeiteten während der Ableitung eines EEGs einen modifizierten Eriksen Flanker Task, der aus Pfeilstimuli bestand, wobei die Richtung des zentralen Pfeils, der auf jeder Seite von zwei weiteren Pfeilen flankiert wurde, bestimmt werden sollte. Hierbei gab es offene und geschlossene Pfeile, auf die mit der linken bzw. rechten Hand geantwortet werden musste; die Pfeilrichtung wurde mit dem Zeige- oder Mittelfinger bestimmt. Der zentrale Pfeil wurde entweder von Pfeilen flankiert, die in die gleiche Richtung zeigten (kongruente Stimuli) oder in die entgegengesetzte Richtung (inkongruente Stimuli) (vgl. 2.3.2). Die Pfeilstimuli wurden in Rot oder in Blau in ungleichmäßiger Reihenfolge dargeboten. Die hierdurch geschaffene Farbbedingung sollte die Fehlererwartung der Probanden beeinflussen. Durch diese Aufgabe schufen wir Bedingungen, anhand derer wir den Einfluss der Interferenz, der Fehlerarten und der Fehlererwartung und deren Auswirkung auf die ERN analysieren konnten. Außerdem mussten die Probanden eine Liste mit Eigenschaftswörtern ausfüllen, anhand derer ihr Befinden erfragt wurde, was uns ermöglichte anhand von z.B. Mediansplits den Einfluss emotionaler und motivationaler Faktoren auf die ERN genauer zu untersuchen (s. u.). Am Ende des Versuches wurde den Probanden zur Bestimmung des jeweiligen COMT-Genotypen (Met-Met-Gruppe, Val-Val-Gruppe, Met-Val-Gruppe) Blut entnommen, wobei wir die Auswirkung des Zwischensubjektfaktors COMT auf die ERN/Ne (auch in Abhängigkeit von den Innersubjektfaktoren „Interferenz“ und „Fehlererwartung“) untersuchten.

2.2 Stichprobe

2.2.1 Ein- und Ausschlusskriterien

Für diese Arbeit wurden ausschließlich gesunde Probanden rekrutiert. Ausschlusskriterien waren neurologische und internistische Erkrankungen sowie die Einnahme psychotroper Substanzen. Im Vorfeld wurde von den Probanden ein Fragebogen ausgefüllt, anhand dessen sichergestellt wurde, dass die oben genannten Erkrankungen weder gegenwärtig noch in der Vorgeschichte vorlagen. Auch wurden mit dem Fragebogen relevante Medikationen ausgeschlossen.

Das Alter der Probanden musste zwischen 18 und 60 Jahren liegen. Es kamen sowohl Männer als auch Frauen in Frage. Voraussetzung für die Teilnahme war ihr schriftliches Einverständnis, nachdem ihnen der Versuchsablauf und die Untersuchungsmethoden erläutert worden waren. Weitere Ausschlusskriterien betrafen psychiatrische Erkrankungen sowie eine Intelligenzminderung.

2.2.2 Stichprobenbeschreibung

Initial wurden 70 Probanden nach Erfüllung der Einschlusskriterien in die vorliegende Studie aufgenommen und den entsprechenden Untersuchungen zugeführt. Insgesamt 10 dieser Probanden konnten aufgrund von stark Artefakt-belasteter EEG-Daten oder einer zu geringen Fehleranzahl nicht in die Datenanalyse eingehen.

Somit verblieben 60 Probanden (31 männlich, 29 weiblich; 2 Linkshänder, 57 Rechtshänder, 1 Ambidext), die ein Durchschnittsalter von 26 Jahren (Altersspanne 22-56 Jahre) und eine mittlere Schulbildung von 13 Jahren (Spanne 12-14 Jahre) aufwiesen, bei hohem Intelligenzquotienten (121.8 ± 11.1 , nach MWT_B (Mehrfachwahl-Wortschatz-Intelligenztest); Merz et al., 1975). Die Gesamtstichprobe bestand aus 57 Universitätsstudenten und 3 Universitätsabsolventen (vgl. Tab. 1). Außerdem gab es eine Substichprobe für den Einflussfaktor „Fehlerart“ (Handfehler vs. Fingerfehler vs. Doppelfehler) mit $n=39$. Diese Substichprobe war im Vergleich zur Ausgangsstichprobe mit $n=60$ kleiner, da nicht bei allen Probanden ausreichend viele

Doppelfehler vorhanden waren, so dass diese nicht mit in die Auswertung eingehen konnten. Außerdem wurden sogenannte Ausreißer – Versuchspersonen die mehr als drei Standardabweichungen vom Gruppenmittelwert in der Fehlerbedingung abwichen – ebenfalls nicht mit in die Analysen eingeschlossen.

Auf der Grundlage eines von den Probanden selbstständig ausgefüllten Fragebogens konnten bei allen Probanden relevante psychiatrische Komorbiditäten ausgeschlossen werden. 19 der Probanden nahmen zum Zeitpunkt der Untersuchung Medikamente ein (Antihistaminika, Kontrazeptiva, Analgetika), worunter jedoch keine psychotropen Substanzen waren. Außerdem litt keiner von ihnen in der Vergangenheit oder gegenwärtig an einer neurologischen oder psychiatrischen Erkrankung.

Alle Probanden wiesen ein unauffälliges Ruhe-EEG auf.

Tabelle 1: Stichprobenbeschreibung

	n = 60
Alter (Jahre)	25.7 ± 6.8 (MW ± SD)
Geschlecht	31 m / 29 w
Händigkeit	57 RH, 2 LH, 1 Ambidext
Schulbildung (Jahre)	13.0 ± 0.3 (MW ± SD)
Studium: aktuell/abgeschlossen	60: 57/3
Intelligenzquotient nach MWT_B	121.8 ± 11.1 (MW ± SD)
Medikamenteneinnahme	41 nein / 19 ja
Nikotinkonsum	52 NR, 8 R

Anmerkungen: MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; m = männlich, w = weiblich; RH = Rechtshänder, LH = Linkshänder; MWT_B = Mehrfachwahl-Wortschatz-Intelligenztest, NR = Nichtraucher; R = Raucher.

Zur genaueren Beschreibung der Stichprobe dienten Fragebögen, die von den Probanden nach der Versuchsreihe ausgefüllt wurden. Oben wurde bereits der Intelligenztest MWT_B erwähnt, nach dem die Versuchsgruppe einen hohen Intelligenzquotienten aufwies (121.8 ± 11.1).

Der BIS-BAS Fragebogen von Carver und White (1994), der in der Persönlichkeitsforschung Anwendung findet, wurde von uns genutzt, um die Stichprobe hinsichtlich ihrer interindividuellen Unterschiede bei Entscheidungsfindungen zu beschreiben. Nach Carver und White bedingen zwei motivationale Systeme menschliches Verhalten (Carver et al., 1994). Das BIS (*Behavioral Inhibition System*) beschreibt hierbei ein Verhaltenshemmsystem, wohingegen das BAS (*Behavioral Activation System*) ein Verhaltensaktivierungssystem beschreibt. Das BAS wird dabei weiter unterteilt in die Unterskalen *BAS Funseeking* (spiegelt die Wichtigkeit des Erlebens von Spaß für den Probanden wider), *BAS Drive* (beschreibt die Wichtigkeit des Strebens nach erwünschten Zielen) sowie *BAS Reward-Responsiveness* (charakterisiert das Ausmaß der Vorfreude/Erwartung von Belohnung). Der Fragebogen umfasst 24 Aussagen, denen der Proband jeweils zustimmt oder nicht. Es gibt hierbei vier Antwortmöglichkeiten für den Probanden: 1) tritt sehr zu; 2) trifft etwas zu; 3) trifft wenig zu; 4) trifft gar nicht zu. Jede Aussage ist dem BIS oder einer BAS-Einheit zugeordnet (von den 24 Items spiegeln vier Aussagen das BAS-Drive, vier das BAS Fun Seeking, fünf das BAS Reward Responsiveness und fünf Aussagen das BIS wider; vier Items sind Füllaussagen und keiner der Skalen zugeordnet). Im BIS-Gesamtscore wurden in der Gesamtstichprobe mit $n = 56^4$ im Mittel $19.8 \pm 3,7$ Punkte erreicht; im BAS – Gesamtscore derselben Stichprobe $39.5 \pm 4,4$ Punkte. Die Ausprägungen der BAS-Subskalen sind in nachfolgender Tabelle zusätzlich zu den BIS-/BAS-Gesamtscores aufgeführt (vgl. Tabelle 2).

Tabelle 2: Fragebogendaten 1 (n = 56)

	MW \pm SD
BIS gesamt	19.8 \pm 3.7
BAS gesamt	39.5 \pm 4.4
BAS drive	12.2 \pm 1.9
BAS funseeking	11.4 \pm 1.9
BAS reward-responsiveness	16.0 \pm 1.8

⁴ Von 4 Versuchspersonen fehlten die Datensätze

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; BIS gesamt = Behavioral Inhibition System Gesamtscore; BAS gesamt = Behavioral Approach System Gesamtscore; BAS drive = Zielstrebigkeit; BAS funseeking = Spaßfaktor; BAS reward-responsiveness = Erwartung von Belohnung.

Anhand einer Liste mit Eigenschaftswörtern (siehe Anhang), die an die Probanden ausgegeben wurde, wurde deren Befinden im Anschluss an die Versuchsreihe erfragt. Anhand dieser Liste erfolgte die Beschreibung des Befindens durch die Adjektive „angestrengt, hilflos, konzentriert, motiviert, frustriert, müde, ärgerlich, aufgeregt, ängstlich, fröhlich und unruhig“. Die Probanden sollten ihr Befinden während des Experiments durch eine Skala von 1-9 (von 1: Trifft am wenigsten zu; bis 9: Trifft am stärksten zu) klassifizieren. Die entsprechenden Durchschnittswerte der Gesamtgruppe sind in nachfolgender Tabelle (Tab. 3) aufgeführt. Das Befinden wurde außerdem separat für die schwierige und leichte Farbbedingung erfragt. Nur die Effekte von „fröhlich“ und „hilflos“ wurden hinsichtlich ihrer Auswirkung auf die ERN bzw. Fb-ERN weiter analysiert; diese Analyse hatte einen explorativen Charakter.

Tabelle 3: Fragebogendaten 2 (n = 56)

Befinden während des Experiments	MW ± SD
angestrengt	7.3 ± 1.4
hilflos	3.1 ± 2.0
konzentriert	7.4 ± 1.6
motiviert	6.8 ± 1.6
frustriert	4.7 ± 2.0
müde	3.4 ± 2.0
ärgerlich	3.6 ± 2.1
aufgeregt	3.2 ± 2.1
ängstlich	1.7 ± 1.4
fröhlich	3.9 ± 2.0
unruhig	3.8 ± 2.2

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung.

2.3 Versuchsdurchführung und Messinstrumente

2.3.1 Untersuchungssituation

Alle Probanden wurden zu einem einzelnen Messzeitpunkt neurophysiologisch, psychometrisch sowie genetisch getestet, wobei die Durchführung der Untersuchungen insgesamt ca. 2.5 bis 3.0 Stunden in Anspruch nahm.

Der gesamte Untersuchungsablauf setzte sich wie folgt zusammen: Die Probanden füllten diverse Fragebögen aus (s.o.), während ihnen das EEG angelegt wurde; hierauf erfolgte die Ableitung des EEGs während der Durchführung zweier unterschiedlicher Aufgaben (Eriksen Flanker Tasks (s.u.), Variable Attention Control Task; für diese Arbeit wurden ausschließlich die während des Flanker-Tasks erhobenen Daten verwertet); nach der Messung erfolgte das Ausfüllen der Liste mit den Eigenschaftswörtern (siehe Anhang), die das aktuelle Befinden der Probanden während des Experiments abbilden sollte.

Der elektrophysiologische Teil setzte sich wie oben erwähnt aus zwei unterschiedlichen Tests zusammen, wobei nur einer der Tests relevant für diese Arbeit war. Die Ableitung des EEGs während der Durchführung des für diese Arbeit relevanten Eriksen Flanker Tasks nahm ca. 50 Minuten in Anspruch. Die Durchführung des für diese Arbeit irrelevanten Tests nahm ca. 20 Minuten in Anspruch. Mit welchem der beiden Tests die Messung begonnen wurde, erfolgte ausbalanciert über die Stichprobe.

Die Testung fand in einem ruhigen, elektrisch abgeschirmten Laborraum der psychiatrischen Universitätsklinik in Würzburg statt. Während der EEG-Ableitung saß der Proband vor einem Monitor, der ca. 1.2 m von ihm entfernt aufgestellt war. Der Raum wurde während der Messung abgedunkelt. Den Probanden wurden zwischen den einzelnen Versuchsblöcken beliebig lange Pausen eingeräumt.

2.3.2 Untersuchungsparadigma – modifizierte Version des Eriksen Flanker Tasks

Die Ableitung des EEGs erfolgte während der Durchführung eines modifizierten Eriksen Flanker Tasks (mEFT). In der Original-Version des Eriksen Flanker Tasks (EFT) (Eriksen & Eriksen, 1974) werden den Probanden eine Serie vier verschiedenartiger Stimuli ausbalanciert und mit gleicher Wahrscheinlichkeit zufällig verteilt dargeboten. Die Stimuli bestehen aus fünf Hs in einer Reihe (HHHHH), fünf Ss in einer Reihe (SSSSS), einem H in der Mitte mit jeweils zwei Ss zu beiden Seiten (SSHSS) und einem S in der Mitte mit jeweils zwei flankierenden Hs (HSHHH). Die Probanden werden angewiesen, ihre Aufmerksamkeit auf den Buchstaben in der Mitte eines jeden Stimulus zu richten und mit einer Hand zu antworten (normalerweise durch Tastendruck oder durch das Drücken eines Dynamometers), wenn ein Stimulus mit einem H im Zentrum zu erkennen ist (HHHHH, SSHSS), und mit der entgegen gesetzten Hand, wenn ein Stimulus mit einem S im Zentrum zu sehen ist (HSHHH, SSSSS).

Stimuli, in denen die Buchstaben einheitlich sind, werden als kongruente oder kompatible Stimuli bezeichnet; Stimuli, die von verschiedenartigen Buchstaben flankiert werden, hingegen als inkongruent oder inkompatibel. Demzufolge existieren zwei unterschiedliche Bedingungen in einem typischen EFT (kongruente/kompatible vs. inkongruente/inkompatible Stimuli).

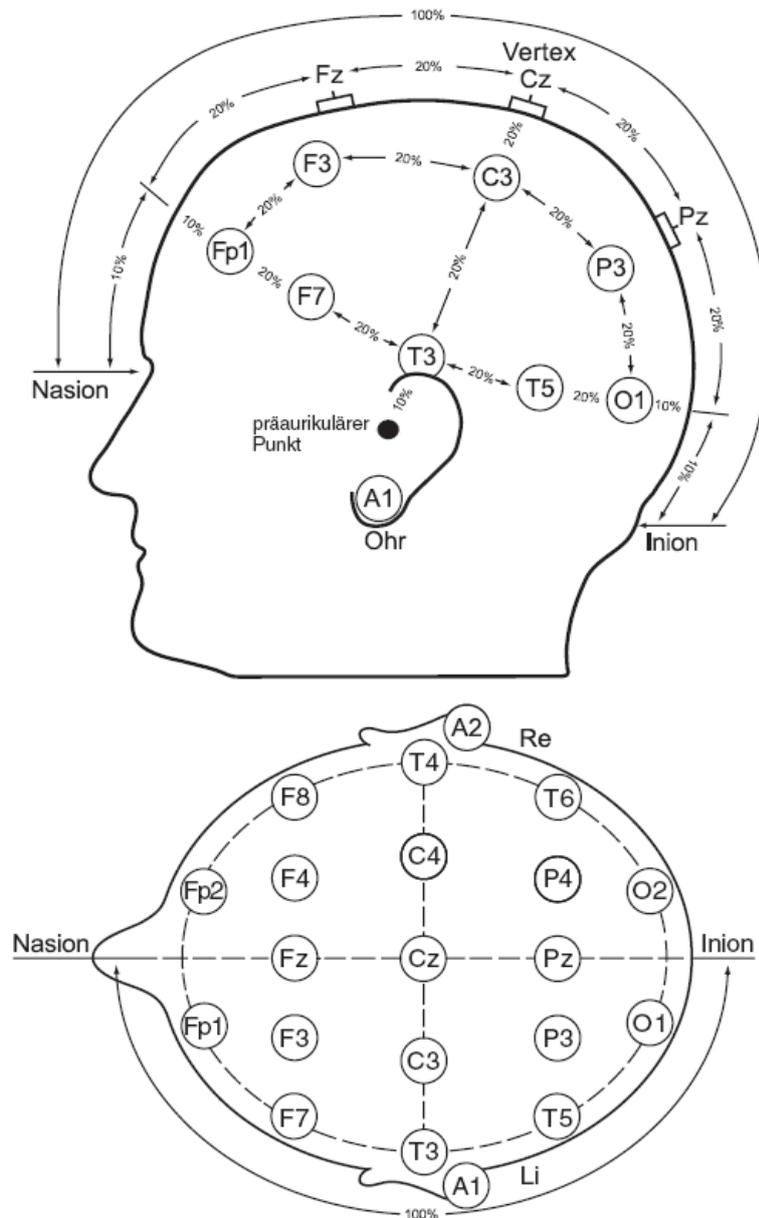
In dieser Studie sollte durch einen modifizierten Eriksen Flanker Task die ERN/Ne ausgelöst und anschließend hinsichtlich ihrer Beeinflussbarkeit durch unterschiedliche Faktoren überprüft werden. In unserer modifizierten Version des EFT wurden dem Probanden Pfeilkombinationen (z.B. <<><<; >><<>) für jeweils 100 ms auf dem Bildschirm gezeigt, wobei der Proband durch Tastendruck einer Computertastatur angeben sollte, in welche Richtung der mittige/zentrale Pfeil zeigte. Der Grad der Interferenz, und somit das Ausmaß der Konflikthaftigkeit des Reizes, wurde über die den mittleren Pfeil flankierenden Reize realisiert (gleiche vs. gegenläufige Richtung). Außerdem wurden zwei Typen von Pfeilen verwendet (offenes vs. geschlossenes Ende), wobei auf einen Pfeiltyp mit der linken Hand, auf den anderen mit der rechten

Hand reagiert werden sollte. Die Zuordnung der Pfeiltypen zur jeweiligen Hand wechselte nach jedem Aufgabenblock. Mit welcher Zuordnung begonnen wurde, variierte ausbalanciert über die Probandengruppe. Auf jeden Stimulus musste somit mit einer von möglichen vier Tasten reagiert werden, wobei der Zeige- und Mittelfinger der linken und rechten Hand verwendet werden sollten (innerhalb einer Hand wurde die Wahl des Fingers durch die Orientierung des mittleren Pfeils bestimmt). Weiterhin wurde die Fehlererwartung der Probanden über die Farbe, in der die Reize dargeboten wurden, manipuliert. Die Hälfte der Stimuli wurde in rot, die andere Hälfte in blau präsentiert, wobei den Probanden vor dem Experiment mitgeteilt wurde, dass eine der beiden Bedingungen „schwieriger“ ist als die andere. Sie wurden außerdem darüber informiert, dass in der leichteren der beiden Bedingungen ihre Antwort nur schnell genug erfolgen musste (innerhalb von 650 ms nach Reizdarbietung), damit ein richtiger Tastendruck auch zu einer positiven Rückmeldung führte (auditives Signal 1000 ms nach Reizdarbietung). In der „schwierigeren“ Bedingung (hohe Fehlererwartung) wurde ihnen mitgeteilt, dass ein zweites Zeitkriterium bei der Bewertung ihrer Antwort mitberücksichtigt werden würde, über das sie aber keine genauere Information erhielten. Tatsächlich musste in der schwierigeren Farbbedingung in der Hälfte der Fälle in einem „frühen“ Zeitintervall (250-450 ms nach Stimulus-Präsentation) und in der anderen Hälfte in einem „späten“ Zeitintervall reagiert werden (451-650 ms), damit im Falle eines korrekten Tastendruckes ein positives Feedback gegeben wurde. Beide Zeitintervalle kamen dabei in randomisierter Reihenfolge vor, so dass eine erhöhte Fehlererwartung in dieser Bedingung über die Gesamtdauer des Experiments hinweg konstant blieb. Die Farbzuzuordnung zu den Bedingungen erfolgte dabei ausbalanciert über die Probandengruppe. Alle durch die verschiedenen Stimulusvariationen möglichen Pfeilkombinationen wurden mit gleicher Wahrscheinlichkeit in vier Versuchsblöcken mit jeweils 480 Durchgängen randomisiert dargeboten (Intertrial-Intervall: 1500 ms). Die Länge der Pause zwischen den vier Aufgabenblöcken durfte der Proband selbst bestimmen. Die Gesamtdauer dieses modifizierten EFT betrug ca. 50 Minuten.

2.3.3 Elektrophysiologische Methodik

2.3.3.1 EEG-Aufzeichnung

Die Ableitung des EEGs erfolgte mit 21 Kopfelektroden während der Durchführung des mEFT. Am sitzenden Probanden wurde zunächst der Kopf genau vermessen, um anschließend insgesamt 26 Elektroden gemäß dem internationalen 10-20-System anzulegen, welches von dem kanadischen Neurowissenschaftler Herbert Jasper (1906-1999) begründet wurde. Dabei wird der Schädel vom Nasion bis zum Inion vermessen und die Kopfoberfläche in 10- und 20%-Segmente unterteilt (vgl. Abb. 7). Es ergeben sich so folgende standardisierte Punkte an der Kopfoberfläche: Fpz, Fp1, Fp2, Fz, F3, F4, F7, F8, Cz, C3, C4, T3, T4, Pz, P3, P4, T5, T6, Oz, O1 und O2, wobei ungerade Zahlen immer auf der linken Hemisphäre gelegene Elektroden bezeichnen und gerade Zahlen die auf der Rechten. Die Buchstaben entsprechen der zu Grunde liegenden kortikalen Region:



2

Abbildung 7: Elektrodenplatzierung nach dem internationalen 10-20-System (www.schreibertohlen.de)

Anmerkung. Fp = frontopolar; c = central; o = occipital, F = frontal; t = temporal; a = auricular.

Um eine bessere Leitfähigkeit der Elektroden herzustellen, wurde die Kopfhaut an den entsprechend markierten Punkten mit einer Reinigungspaste gereinigt, entfettet und aufgeraut und die Elektroden mit einer selbstklebenden Creme an der Kopfhaut fixiert. Nur an den nicht behaarten Stellen wie Stirn und Auge wurde die Haut vor dem Aufkleben der Elektroden nochmals mit einem Tupfer trocken gewischt.

Um bei der Auswertung die durch die Augenbewegungen entstandenen Artefakte herausfiltern zu können, wurden zusätzlich zu den 21 Kopfelektroden 3 weitere Elektroden angebracht: Jeweils eine Elektrode lateral des rechten und linken Auges und eine dritte Elektrode unterhalb des rechten Auges. Die Referenzelektrode wurde direkt zwischen der Fz- und Cz-Elektrode platziert, die Erdungselektrode zwischen Fpz und Fz. Die Widerstände der Elektroden lagen unter fünf kOhm. Die Daten wurden mit einem 32-kanaligen DC-Verstärker (Brain Products, München, Deutschland) sowie der Software „Brain Vision Recorder“ (Version 1.01b; Brain Products, München, Deutschland) aufgezeichnet. Die A/D-Rate lag bei 1000 Hz, der Bandpass-Filter bei 0.1-70 Hz.

Nach Montage der Elektroden wurde der Proband mit seinem Stuhl vorsichtig an den Tisch mit der Tastatur und dem ca. 1.2 m entfernten Bildschirm gerückt, auf dem schon während der gesamten Vorbereitungen die Aufgabenstellung für den Probanden zu lesen war. Diese wurde nochmals kurz erläutert, außerdem wurden zur Verdeutlichung entsprechende Papiausdrucke sowie die zu verwendenden Antworttasten gezeigt. Ein Testdurchlauf wurde durchgeführt, um sicherzugehen, dass der Proband die Aufgabenstellung verstanden hatte und um ihn mit dieser vertraut zu machen. Da der Testdurchlauf nur einige Sekunden dauerte, konnte ein Lerneffekt bei dieser komplexen Aufgabenstellung ausgeschlossen werden. Die Probanden wurden auf folgende Punkte hingewiesen, um eine möglichst störungsfreie Ableitung zu erhalten: während der Untersuchung sollte versucht werden still zu sitzen, nicht zu sprechen, in Kiefer, Nacken- und Stirnmuskulatur locker zu bleiben und möglichst wenig zu blinzeln. Anschließend wurde der Proband noch einmal aufgefordert die Augen für einen Moment zu schließen, um die korrekte Aufnahme des EEGs zu kontrollieren.

2.3.3.2 EEG-Auswertung

Für die Analyse der EEG-Daten wurde das Programm Vision Analyzer (Version 1.05; Brain Products, München) verwendet. Zur Filterung der Daten wurde ein Butterworth Zero Phase Filter eingesetzt. Der Hochpassfilter (low cutoff) lag bei 0.1 Hz (Zeitkonstante 1.59 Sekunden), während der Tiefpassfilter (high cutoff) bei 50 Hz

gewählt wurde. Die Steilheit des Filters betrug 24 dB/Oktave, sowohl beim Hoch- als auch beim Tiefpassfilter. Die Daten wurden auf die Durchschnittsreferenz (*average reference*) rereferenziert. Diese wurde aus dem Mittelwert der folgenden Kanäle gebildet: C3, C4, Cz, F3, F4, F7, F8, Fp1, Fp2, Fpz, Fz, O1, O2, Oz, P3, P4, Pz, T3, T4, T5 und T6. Die Kanäle, auf welche sich die neue Durchschnittsreferenz bezog, waren mit den oben genannten identisch. Anschließend wurde eine Augenartefaktkorrektur (*Ocular Correction*) durchgeführt. Dabei wurde das Verfahren nach Gratton & Coles (1989) verwendet. Die Augenartefakte wurden mit Hilfe des entsprechenden Algorithmus in allen Kopfelektroden automatisch korrigiert. Hierauf erfolgte eine automatische Artefakt-Detektion, die Segmente mit Amplituden von mehr oder weniger als $\pm 50 \mu\text{V}$ oder Spannungsanstiegen von mehr als $50 \mu\text{V}$ von einem Abtastpunkt zum nächsten ausschloss. Nur Segmente ohne Artefakte gingen in die Endauswertung mit ein.

Die Daten wurden außerdem den Aufgabenbedingungen des Eriksen Flanker Tasks entsprechend segmentiert. So wurden korrekte Antworten vs. inkorrekte Antworten segmentiert, des Weiteren erfolgte eine separate Analyse für die verschiedenen Stimulationsbedingungen: „incorrect easy, incorrect difficult; incorrect low interference, incorrect high interference; incorrect easy / low interference, incorrect easy / high interference; incorrect difficult / low interference, incorrect difficult / high interference.“ Zudem wurde der Einfluss der Fehlerart (Handfehler vs. Fingerfehler vs. Doppelfehler) in einer Untergruppe von $n=39$ Probanden analysiert, die für alle drei Fehlerarten (insbesondere für Doppelfehler) ausreichend viele artefaktfreie Epochen aufwiesen, um die entsprechenden Potentiale auszuwerten (s.o.). In einer Subanalyse erfolgte außerdem die Untersuchung der Stimulationsbedingungen zur Interferenz getrennt für jeden einzelnen Versuchsblock, um eventuelle Effekte der Versuchsdauer mit zu berücksichtigen; die Stichprobengröße variierte hierbei zwischen den Blöcken mit $n = 34$ für den ersten Block, $n = 26$ für die Blöcke 2 und 3 und $n = 23$ für Block 4, da aufgrund der Zahl der vorhandenen artefaktfreien Epochen unterschiedlich viele Datensätze in jeder einzelnen Blockauswertung berücksichtigt werden konnten. Weiter untersuchten wir die Manipulation „Interferenz“ getrennt für die Blöcke 1-4

anhand einer zusätzlichen Subgruppe mit $n=14$. Diese Subgruppe ergab sich aus der „Schnittmenge“ derjenigen Probanden, die in allen Blöcken genug Segmente für eine Analyse der EEG-Daten aufwiesen. Daher wurde diese Substichprobe gesondert untersucht, um sicherzustellen, dass eventuelle differenzielle Effekte der o.g. Analyse (z.B. unterschiedlicher Einfluss der Interferenz in Block 1 vs. 2) nicht nur auf Substichprobeneffekten beruhten (dass also nicht die unterschiedlichen Probanden, die in die Analyse von Block 1 und 2 eingegangen waren, alleinig dem Effekt zugrunde lagen).

Ein Segment erstreckte sich von 200 ms vor dem Tastendruck bis 800 ms nach dem Tastendruck. Erst nach der Segmentierung wurden die Segmente mit Artefakten ausgesondert. Dabei wurden von der Auswerte-Software alle Segmente identifiziert und entfernt, die in mindestens einem der 21 Kopfelektrodenkanäle Artefakte aufwiesen. Weiterhin wurden im Anschluss an die Artefaktbereinigung die zuvor segmentierten Daten gemittelt (*Average*). Dieser Schritt diente dazu, das Hintergrundrauschen des EEGs zu eliminieren und damit die gesuchten ERPs sichtbar zu machen. Die ERN/Ne wurde bestimmt als der Peak mit dem höchsten negativen Ausschlag innerhalb der ersten 150 ms nach Tastendruck. Es wurden ausschließlich relative Minima bestimmt, die vor dem jeweiligen Peak einen Spannungsabfall, nachfolgend einen Spannungsanstieg aufwiesen. Wurden durch die automatische Peak-Erkennung Minima markiert, die im jeweiligen Einzelfall eindeutig keine ERN-Charakteristika aufwiesen (in der Komponentenreihenfolge zu früh oder zu spät; relatives Minimum auf dem absteigenden Arm einer früheren oder dem aufsteigenden Arm einer späteren Komponente; kein stabiles „Feld“), so wurde manuell eine entsprechende Peak-Korrektur vorgenommen. In Übereinstimmung mit früheren Arbeiten (z.B. Falkenstein et al., 2000; Kopp et al., 1996), wurde die ERN letztendlich als relativer Wert analysiert, wobei die vorhergehende Positivierung als jeweiliger Referenzwert herangezogen wurde (sog. Peak-zu-Tal Amplitude). In einer weiteren Peak-Detektion wurde daher auch das der jeweiligen ERN vorhergehende Maximum in einem Zeitfenster von 100 ms vor bis 20 ms nach dem Tastendruck bestimmt, um

schließlich entsprechende Differenzwerte zu bilden (relative ERN = ERN – vorhergehende Positivierung).

Analog zur ERN wurde die Pe als der größte positive Ausschlag, der innerhalb von 120-450 ms nach einem (fehlerhaften) Tastendruck im Anschluss an die ERN auftrat, semi-automatisch detektiert. Dieses Zeitfenster wurde aufgrund der bekannten Befunde aus der Literatur (s.o.) sowie auf der Basis der aktuellen Grand Average Kurven festgelegt. Auch hier wurden ausschließlich relative Maxima bestimmt. Eine manuelle Peak-Korrektur wurde ebenfalls vorgenommen, sofern keine eindeutigen Pe-Charakteristika vorlagen.

Die Feedback-ERN/Ne, welche sich auf die Rückmeldung durch das auditive Signal bezieht, wurde im Intervall von 175-265 ms im Anschluss an den Feedbackreiz bestimmt. In der gesamten Arbeit, beziehen sich die Werte der ERPs auf die Ableitung Cz im EEG, falls nicht explizit anders erwähnt, da sich in dieser Ableitung – in Übereinstimmung mit großen Teilen der Literatur – die stärkste Ausprägung für alle von uns untersuchten ERPs fand.

2.3.4 Genetische Analysen

Nach der Durchführung des Versuchs wurde den Probanden ein Serumröhrchen EDTA-Blut entnommen, um die Analyse der COMT-Genotypen zu ermöglichen. Die Analyse erfolgte im Labor für Klinische Psychobiologie des Universitätsklinikums Würzburg. Bei der Analyse der COMT-Polymorphismen konnten entsprechend einer Studie von Lachman et al. (1996) folgende Genotypen gefunden werden: A/A (Met/Met), G/A (Val/Met) und G/G (Val/Val). Hiervon waren bei einer Gruppengröße von 60 Probanden 17 homozygot für Methionin (ca. 28.3%), 15 homozygot für Valin (ca. 25.0%) und 28 heterozygot (ca. 46.7%).

2.4 Statistik

Alle statistischen Analysen wurden mit dem Programm SPSS für Windows (Version 13.0) durchgeführt. Zu Beginn jedes Analyseabschnitts wurden aufgrund der klar definierten kritischen Kontraste, mit denen die verschiedenen Modelle der ERN gegeneinander getestet werden sollten (vgl. 1.5) univariate Varianzanalysen bzw. t-Tests für gepaarte Stichproben gerechnet. Hiermit sollten die a priori Hypothesen direkt getestet und der Einfluss der Fehlerart (Handfehler, Fingerfehler, Doppelfehler) sowie des Inferferenzgrades (kongruente vs. inkongruente Pfeilstimuli) und der Fehlererwartung (leichte vs. schwierige Farbbedingung) analysiert werden. Die Gesamtmodelle wurden zusätzlich im Rahmen von Varianzanalysen (ANOVAs) mit Messwiederholung betrachtet, um die Amplituden und Latenzen der ERN/Ne genauer zu analysieren. Anhand dieser Analysen wurde der differentielle Einfluss der Innersubjektfaktoren „Stimulus-Interferenz“ (kongruente vs. inkongruente Flankerreize), „Fehlerausmaß“ (Fingerfehler, Handfehler, Doppelfehler) und „Fehlererwartung“ (hoch vs. niedrig) untersucht; außerdem wurde der Effekt verschiedener Stimmungsvariablen (insbesondere der Fragebogen-Items „Fröhlichkeit“ und „Frustration“) sowie des Zwischensubjektfaktors „COMT-Genotyp“ (homozygote Träger der Aminosäure Methionin, homozygote Träger der Aminosäure Valin, heterozygote Träger) in weitergehenden Varianzanalysen getestet. Die Analyse der genannten Stimmungsvariablen erfolgte hierbei durch Bildung jeweils zweier Gruppen anhand eines Mediansplits, wobei die jeweilige Gruppenzuordnung dann als zusätzliche Kovariate in die entsprechenden varianzanalytischen Modelle mit aufgenommen wurde. Durch einen signifikanten Chi-Quadrat Wert im Mauchly-Test ($p < .1$) wurden im Rahmen aller Varianz- und Kovarianzanalysen Verletzungen der Sphärizitätsannahme angezeigt. Die Freiheitsgrade der F-Statistik wurden in einem solchen Fall entsprechend korrigiert. Dabei wurde bei einem Huynh-Feldt Epsilon ≥ 0.75 die Huynh-Feldt Korrektur verwendet, bei einem Huynh-Feldt Epsilon < 0.75 die Greenhouse-Geisser Korrektur, was in Übereinstimmung mit den Empfehlungen von Quintana und Maxwell (1994) steht. Im Falle signifikanter Haupteffekte oder

Interaktionen wurden Post-hoc Analysen mit univariaten Varianzanalysen sowie t-Tests für gepaarte oder unabhängige Stichproben durchgeführt.

Das einfache Signifikanzniveau wurde mit $p < .05$ definiert. Das doppelte Signifikanzniveau ($p < .1$) wurde jeweils als statistischer Trend oder tendenzielle Signifikanz betrachtet. Zur Darstellung der Ergebnisse werden im Folgenden als deskriptive Maße stets Mittelwerte und Standardabweichungen (MW \pm SD) berichtet. Bei Abweichungen hiervon wird darauf explizit hingewiesen.

3 Ergebnisteil

3.1 Verhaltensdaten

Tabelle 4 veranschaulicht die wesentlichen Verhaltensdaten, die während des Versuchsdurchlaufes erhoben wurden. Die ausgewertete Stichprobe umfasste insgesamt 60 Versuchsteilnehmer. Die Tabelle gibt die Anzahl an nicht erfolgten, zu langsamen, richtigen und falschen Antworten wider, die Reaktionszeit bei richtigen und falschen Antworten sowie die Reaktionszeit auf richtige Antworten nach einer vorhergehenden fehlerhaften Antwort bzw. nach einer vorhergehenden richtigen Antwort.

Tabelle 4: Allgemeine Verhaltensdaten (n = 60)

	MW ± SD
no response	71.7 ± 148.1
slow	187.9 ± 139.8
n-correct	1299.9 ± 243.6
n-error	328.9 ± 137.1
mean-correct (ms)	496.7 ± 31.1
mean-error (ms)	466.8 ± 44.8
mean-correct posterror (ms)	499.0 ± 35.4
mean-correct postcorrect (ms)	498.1 ± 29.7

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; no response = Anzahl fehlender Antworten; slow = Anzahl zu langsamer Antworten (> RT-Kriterium = 650 ms); n-correct = Anzahl richtiger Antworten, n-error = Anzahl fehlerhafter Antworten; mean-correct = Reaktionszeit für richtige Antworten; mean-error = Reaktionszeit für fehlerhafte Antworten; mean-correct posterror = Reaktionszeit bei richtigen Antworten im Anschluss an einen Fehler, mean-correct postcorrect = Reaktionszeit bei richtigen Antworten im Anschluss an eine richtige Antwort.

Im Mittel erfolgte 71.7 ± 148.1 mal keine Antwort; 187.9 ± 139.8 mal wurde die Antwort außerhalb der vorgeschriebenen Reaktionszeit registriert (> 650 ms). Die Anzahl an richtigen Antworten war mit 1299.9 ± 243.6 deutlich höher als die Anzahl fehlerhafter Antworten (328.9 ± 137.1). Die Reaktionszeit bei richtigen Antworten war

mit 496.7 ± 31.1 ms signifikant länger als bei falschen Antworten (466.8 ± 44.8 ms; $t_{59} = 8.9$, $p < .001$). Im Anschluss an einen Fehler war die Reaktionszeit für darauffolgende richtige Antworten mit 499.0 ± 35.4 ms nicht signifikant länger als für richtige Antworten im Anschluss an eine richtige Antwort (498.1 ± 29.7 ms; $t_{59} = -5.82$, $p = .74$). Demnach werden durch diese Daten die Befunde von z.B. Gehring et al. (1993), die längere Reaktionszeiten im Anschluss an fehlerhafte Antworten vorfanden (sog. „post-error slowing“), nicht unterstützt.

3.1.1 Interferenz

Die Befunde der Verhaltensdaten im Hinblick auf die Interferenzgrade zeigten, dass bei niedrigem Interferenzgrad mit einer Fehleranzahl von 114.2 ± 56.5 signifikant weniger Fehler als bei hohem Interferenzgrad (127.8 ± 66.1 ; $t_{59} = -5.82$, $p < .001$) erfolgten. Die Anzahl richtiger Antworten bei niedrigem Interferenzgrad war mit einer Anzahl von 671.5 ± 117.5 höher, als dies bei hohem Interferenzgrad der Fall war (628.4 ± 128.3 ; $t_{59} = 9.81$, $p < .001$). Die Reaktionszeit für richtige Antworten bei niedrigem Interferenzgrad war mit einem Wert von 489.6 ± 31.8 ms signifikant kürzer als für richtige Antworten bei hohem Interferenzgrad (504.4 ± 30.6 ms; $t_{59} = -19.75$, $p < .001$).

Tabelle 5: Verhaltensdaten zur Interferenz (n = 60)

		MW \pm SD	Test-Statistik
n_error	low interference	114.2 ± 56.5	$t_{59} = -5.82$, $p < .001$
	high interference	127.8 ± 66.1	
n_correct	low interference	671.5 ± 117.5	$t_{59} = 9.81$, $p < .001$
	high interference	628.4 ± 128.3	
mean correct (ms)	low interference	489.6 ± 31.8	$t_{59} = -19.75$, $p < .001$
	high interference	504.4 ± 30.6	

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; n_error_low interference = Fehleranzahl bei niedrigem Interferenzgrad, n_error_high interference = Fehleranzahl bei hohem Interferenzgrad; n_correct_low interference = Anzahl richtiger Antworten bei niedrigem Interferenzgrad, n_correct_high interference = Anzahl richtiger Antworten bei hohem Interferenzgrad; mean_correct_low interference = Reaktionszeit richtiger Antworten bei niedrigem Interferenzgrad, mean_correct_high interference = Reaktionszeit richtiger Antworten bei hohem Interferenzgrad.

3.1.2 Fehlererwartung

Wenn in dieser Arbeit von Fehlererwartung die Rede ist, dann ist diese Bezeichnung gleichzusetzen mit der eingeführten Farbbedingung. In unserem Versuchsdurchlauf dienten zwei unterschiedliche Farben (rot oder blau) dazu, bei den Probanden eine erhöhte Fehlererwartung zu provozieren, indem eine der beiden Farben aufgrund eines zusätzlichen (unbekannten) Zeitkriteriums für die Reaktionszeiten mit mehr Fehlern assoziiert war. Eine erhöhte Fehlererwartung war demnach gleichzusetzen mit der „schweren“ Farbbedingung und umgekehrt.

Hinsichtlich der Fehlererwartung (hoch vs. niedrig) zeigte sich in den Verhaltensdaten eine vergleichbare Zahl tatsächlicher Fehlerreaktionen (d.h. falscher Tastendrücke) in der schweren (120.0 ± 60.8) im Vergleich zur leichten Farbbedingung (122.0 ± 61.8 ; $t_{59} = 1.00$, $p = .32$). Auch die Anzahl korrekter Reaktionen war für beide Farbbedingungen – wie zu erwarten – vergleichbar (leichte Farbbedingung: 651.3 ± 121.4 ; schwere Farbbedingung: 648.6 ± 123.3 ; $t_{59} = 0.90$, $p = .37$). Die Reaktionszeiten in der schweren Farbbedingung waren allerdings im Mittel signifikant länger (499.1 ± 30.9 ms) als in der leichten (494.2 ± 31.5 ms; $t_{59} = -7.22$, $p < .001$). Die nachfolgende Tabelle gibt einen Überblick über die eben dargestellten Daten.

Tabelle 6: Verhaltensdaten zur Fehlererwartung (n = 60)

		MW \pm SD	Test-Statistik
n_error	easy_color	122.0 \pm 61.8	$t_{59} = 1.00$, $p = .32$
	difficult_color	120.0 \pm 60.9	
n_correct	easy_color	651.3 \pm 121.4	$t_{59} = 0.90$, $p = .37$
	difficult_color	648.6 \pm 123.3	
mean correct (ms)	easy_color	494.2 \pm 31.5	$t_{59} = -7.22$, $p < .001$
	difficult_color	499.1 \pm 30.9	

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; n_error_easy_color = Fehleranzahl in der leichten Farbbedingung; n_error_diff_color = Fehleranzahl in der schweren Farbbedingung; n_correct_easy_color = Anzahl richtiger Antworten in der leichten Farbbedingung; n_correct_diff_color = Anzahl richtiger Antworten in der schweren Farbbedingung; mean_correct_easy_color = Reaktionszeit bei richtigen Antworten in der leichten Farbbedingung; mean_correct_diff_color = Reaktionszeit bei falschen Antworten in der schweren Farbbedingung.

3.1.3 Fehlerart

Für die Fehlerart (Handfehler, Fingerfehler, Doppelfehler) zeigten sich in den Verhaltensdaten die meisten Fehler in Form von Handfehlern (155.4 ± 61.3), was im Vergleich zu Fingerfehlern (68.7 ± 62.9 ; $t_{59} = -9.55$, $p < .001$), als auch im Vergleich zu Doppelfehlern (17.9 ± 22.4 ; $t_{59} = 19.98$, $p < .001$) signifikant ausfiel. Auch der Vergleich von Finger- vs. Doppelfehlern lieferte signifikante Ergebnisse ($t_{59} = 8.64$, $p < .001$). Die Reaktionszeiten waren am kürzesten bei Doppelfehlern (392.6 ± 75.9 ms), was im Vergleich zu Fingerfehlern (452.9 ± 58.0 ms; $t_{57} = 8.73$, $p < .001$) und im Vergleich zu Handfehlern (472.5 ± 40.3 ms; $t_{57} = 10.36$, $p < .001$) signifikant ausfiel. Auch der Vergleich von Finger- und Handfehlern lieferte ein signifikantes Ergebnis ($t_{57} = -3.95$, $p < .001$) (siehe auch Tabelle 7).

Tabelle 7: Verhaltensdaten zur Fehlerart (n=60)

	MW \pm SD
n_error_hand	155.4 \pm 61.3
n_error_finger	68.7 \pm 62.9
n_error_double	17.9 \pm 22.4
mean_error_double (ms)	392.6 \pm 75.9
mean_error_finger (ms)	452.9 \pm 58.0
mean_error_hand (ms)	472.5 \pm 40.3

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; n_error_hand = Anzahl von Handfehlern; n_error_finger = Anzahl von Fingerfehlern; n_error double = Anzahl von Doppelfehlern; mean_error_double = Reaktionszeit für Doppelfeher; mean_error_finger = Reaktionszeit für Fingerfehler; mean_error_hand = Reaktionszeit für Handfehler.

Die dargestellten Daten sollten weiterhin der Ermittlung des differentiellen Einflusses der Innersubjektfaktoren Kongruenz und Fehlererwartung sowie der Fehlerart (Handfehler, Fingerfehler, Doppelfehler) auf die ERPs dienen, womit sich der nachfolgende Teil der Arbeit befassen wird.

3.2 Elektroenzephalographische Daten

3.2.1 Einflussfaktoren auf ERN und Pe

Wie auch in Abbildung 8 ersichtlich, ergaben die EEG-Daten signifikante Werte für die ERN und Pe, d.h. signifikant erhöhte Amplituden des jeweiligen Potentials nach fehlerhaften vs. korrekten Reaktionen (s.u.).

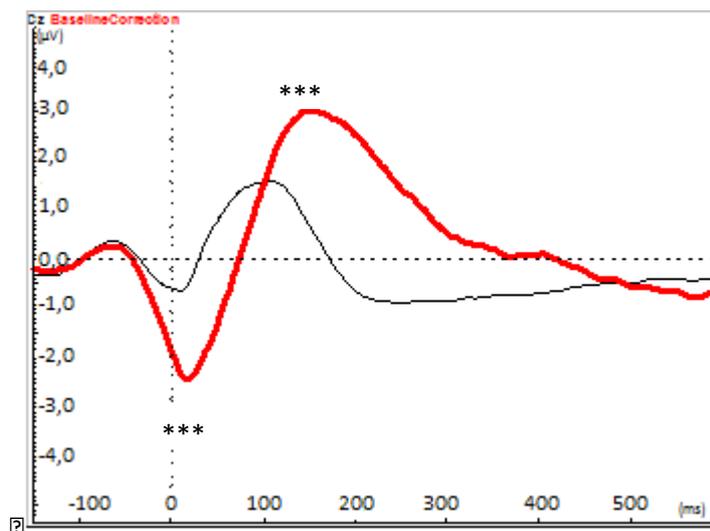


Abbildung 8: ERN und Pe für die Gesamtgruppe (n= 60)

Anmerkung. Rote Kurve = ERN und Pe bei Falschantworten, schwarze Kurve = korrekte Antworten, *** = signifikant erhöhte Amplituden der ERN und Pe nach fehlerhaften im Vergleich zu korrekten Reaktionen mit $p < .001$.

Ein t-Test für gepaarte Stichproben zeigte für den Vergleich „relative ERN bei Falschantwort vs. relative ERN bei richtiger Antwort“ wie erwartet signifikante Ergebnisse ($t_{59} = -9.9$, $p < .001$) mit höheren Amplituden der ERN nach Falschantworten. Dies traf auch für die Amplitude der Pe zu (falsch > richtig; $t_{59} = 11.0$, $p < .001$).

Wie eingangs beschrieben, war ein Ziel der vorliegenden Arbeit die differentiellen Einflussfaktoren auf die ERN und Pe darzustellen und deren Auswirkungen auf ERN und Pe genauer zu untersuchen. Im Folgenden werden die entsprechenden Daten für die einzelnen Hypothesen vorgestellt, wobei die Werte der ERN und Pe hier ausschließlich für fehlerhafte Antworten analysiert wurden, sofern nicht explizit anders dargelegt.

3.2.1.1 Die Fehlerarten

Im Rahmen der Analyse der Fehlerarten (Handfehler, HF; Fingerfehler, FF; Doppelfehler, DF) zeigte die univariate ANOVA über die Substichprobe (n=39), die eine ausreichende Zahl an Fehlern für alle drei Fehlertypen aufwies, einen signifikanten Haupteffekt des Faktors „Fehlerart“ auf die Amplitude der ERN ($F_{1, 54} = 26.89$, $p < .001$). Dabei wies die relative ERN für DF im Mittel die größte Amplitude auf ($-6.6 \pm 4.7 \mu\text{V}$), sowohl im Vergleich zu FF ($-4.1 \pm 2.7 \mu\text{V}$; $t_{38} = 3.98$, $p < .001$) als auch im Vergleich zu HF ($-2.8 \pm 1.7 \mu\text{V}$; $t_{38} = 6.63$, $p < .001$). FF führten wiederum zu signifikant größeren ERN-Amplituden als HF ($t_{38} = 3.95$, $p < .001$).

Auch für die Amplitude der Pe zeigte sich ein signifikanter Haupteffekt des Fehlertyps ($F_{1, 54} = 53.68$, $p < .001$). Weitere post-hoc Analysen zeigten auch hier für o.g. Substichprobe (n=39) im Mittel die höchste Pe-Amplitude für DF ($12.2 \pm 5.2 \mu\text{V}$), eine mittlere Amplitude für FF ($8.4 \pm 3.2 \mu\text{V}$) und die niedrigste Amplitude für HF ($5.9 \pm 4.6 \mu\text{V}$), was den Befunden der ERN entspricht (vgl. auch Abb. 9). Dabei erreichten alle Einzelvergleiche statistische Signifikanz (HF vs. FF: $t_{38} = -6.58$, $p < .001$; HF vs. DF: $t_{38} = -9.07$, $p < .001$; FF vs. DF: $t_{38} = -5.39$, $p < .001$).

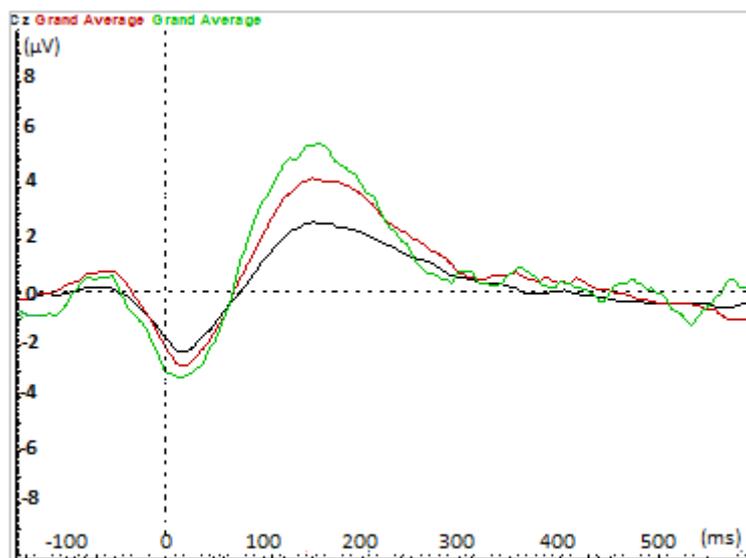


Abbildung 9: Manipulation „Fehlerart“ für n=39

Anmerkung. Grüne Kurve = Doppelfehler; rote Kurve = Fingerfehler; schwarze Kurve = Handfehler.

3.2.1.2 Manipulation „Fehlererwartung“

Hinsichtlich der Fehlererwartung erhielten wir keine signifikanten Ergebnisse für die (Reaktions-) ERN. So ergaben sich im t-Test (bei gepaarten Stichproben) für die leichte Bedingung vs. die schwierige Bedingung keine signifikanten Effekte ($t_{59} = 0.34$, $p = .73$), was die folgende Kurve veranschaulicht. Dies widerspricht unserer a priori Hypothese, eine kleinere ERN bei der schweren Bedingung vorzufinden.

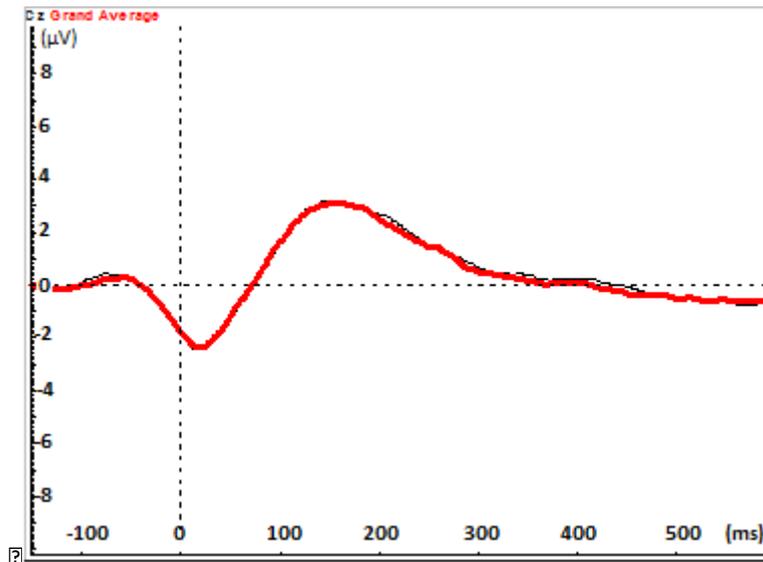


Abbildung 10: Manipulation „Fehlererwartung“ für $n=60$

Anmerkung. Rote Kurve = hohe Fehlererwartung; schwarze Kurve = geringe Fehlererwartung.

3.2.1.3 Manipulation „Interferenz“

Auch für den Interferenzgrad erhielten wir keine signifikanten Effekte auf die Amplitude der ERN ($t_{59} = 0.95$, $p = .35$).

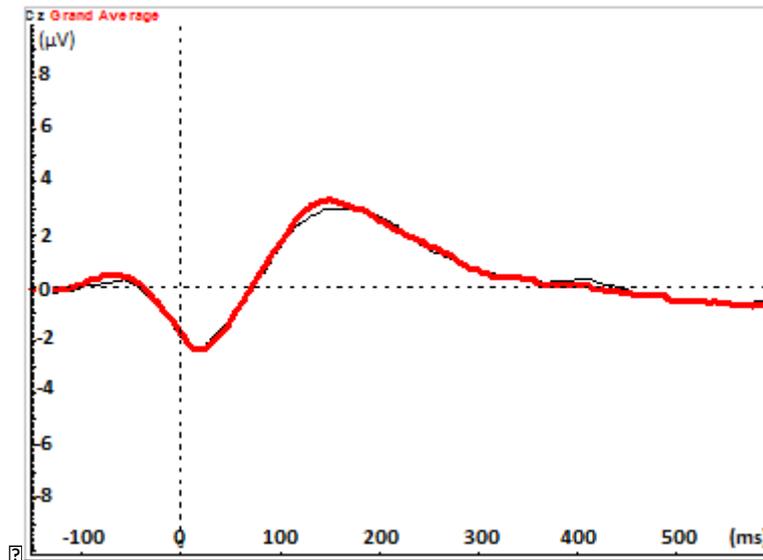


Abbildung 11: Manipulation „Interferenz“

Anmerkung. Rote Kurve = hoher Interferenzgrad; schwarze Kurve = geringer Interferenzgrad.

Dies widerspricht unserer a priori Hypothese, dass die Interferenz einen Effekt auf die ERN habe.

Auch für die Pe ergaben sich keine signifikanten Effekte hinsichtlich der Fehlererwartung ($t_{59} = -0.58, p = .56$) und der Interferenz ($t_{59} = -0.57, p = .57$).

3.2.1.4 Weiterführende Analysen

Als nächstes analysierten wir die ERN unter Kombination der Fehlererwartung mit der Interferenz. Tabelle 8 gibt einen Überblick über die relative ERN in den resultierenden vier Experimentalbedingungen.

Tabelle 8: Deskriptive Statistik „Fehlererwartung x Interferenz“ zur ERN (n = 60)

	MW ± SD
Rel_ERN_error_easy_low	-4.15 ± 2.37 µV
Rel_ERN_error_easy_high	-4.22 ± 2.56 µV
Rel_ERN_error_diff_low	-4.20 ± 2.30 µV
Rel_ERN_error_diff_high	-4.14 ± 2.65 µV

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; rel_ERN_error_easy_low = Relative ERN im Anschluss an einen Fehler in der leichten Bedingung bei geringer Interferenz; Rel_ERN_error_easy_high = Relative ERN im Anschluss an einen Fehler in der leichten Bedingung bei hoher Interferenz; Rel_ERN_error_diff_low = Relative ERN im Anschluss an einen Fehler in der schweren Bedingung bei geringer Interferenz; Rel_ERN_error_diff_high = Relative ERN im Anschluss an einen Fehler in der schweren Bedingung bei hoher Interferenz.

In der 2x2 ANOVA „Fehlererwartung x Interferenz“ zeigte sich – in Übereinstimmung mit den o.g. t-Test Befunden – weder für den Faktor „Fehlererwartung“ ($F_{1,59} = .01$, $p = .91$) noch für den Faktor „Interferenz“ ($F_{1,59} = .00$; $p < .99$) ein signifikanter Haupteffekt. Auch für die Interaktion „Fehlererwartung x Interferenz“ ($F_{1,59} = 0.12$, $p = .73$) ergab sich keine statistische Signifikanz.

Für die Pe gingen wir wie bei der ERN vor und analysierten die Amplituden unter Kombination der Fehlererwartung mit der Interferenz. Tabelle 9 gibt einen Überblick über die Daten der deskriptiven Statistik.

Tabelle 9: Deskriptive Statistik „Fehlererwartung x Interferenz“ zur Pe (n = 60)

	MW ± SD
Rel_Pe_error_easy_low	7.06 ± 2.98 µV
Rel_Pe_error_easy_high	7.13 ± 3.12 µV
Rel_Pe_error_diff_low	7.19 ± 3.00 µV
Rel_Pe_error_diff_high	7.06 ± 3.46 µV

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; rel_Pe_error_easy_low = Relative Pe im Anschluss an einen Fehler in der leichten Bedingung bei geringer Interferenz; Rel_Pe_error_easy_high = Relative Pe im Anschluss an einen Fehler in der leichten Bedingung bei hoher Interferenz; Rel_Pe_error_diff_low = Relative Pe im Anschluss an einen Fehler in der schweren Bedingung bei geringer Interferenz; Rel_Pe_error_diff_high = Relative Pe im Anschluss an einen Fehler in der schweren Bedingung bei hoher Interferenz.

In der entsprechenden 2x2 ANOVA „Fehlererwartung x Interferenz“ gab es für den Faktor „Fehlererwartung“ ($F_{1,59} = 0.02$, $p = .90$), ebenso wie für den Faktor „Interferenz“ ($F_{1,59} = 0.02$, $p = .90$), erneut keine signifikanten Haupteffekte. Auch für die Interaktion „Fehlererwartung x Interferenz“ ergaben sich keine signifikanten Ergebnisse ($F_{1,59} = 0.25$, $p = .62$).

Wie eingangs erwähnt, erfolgte die Durchführung des Experiments in vier Versuchsblöcken. Die zuvor dargestellten Daten repräsentierten bislang den gesamten

Versuchsdurchlauf, ohne Berücksichtigung der einzelnen Blöcke. Da wir für die Manipulation „Interferenz“ – trotz entsprechender Vorbefunde aus der Literatur – prinzipiell keine signifikanten Effekte im Gesamtexperiment erhielten, stellte sich – vor dem Hintergrund möglicher Effekte der Versuchsdauer auf die Amplitude und Charakteristika der ERN – die Frage, ob dies anders sei, wenn man die Versuchsblöcke getrennt analysierte. Tatsächlich erhielten wir im t-Test für gepaarte Stichproben (kongruente vs. inkongruente Flanker) für den 1. Block einen signifikanten Effekt hinsichtlich der Interferenz ($n = 34$: ERN niedrige Interferenz = $-5.2 \pm 2.4 \mu\text{V}$; ERN hohe Interferenz = $-4.0 \pm 2.0 \mu\text{V}$; $t_{33} = -4.15$, $p < .001$). Dieser Effekt traf jedoch nicht für die Pe zu ($n = 34$: Pe niedrige Interferenz = $8.0 \pm 3.6 \mu\text{V}$; Pe hohe Interferenz = $7.4 \pm 3.4 \mu\text{V}$; $t_{33} = 1.48$, $p = .15$). Abbildung 12 veranschaulicht die Effekte der Interferenz in Versuchsblock 1.

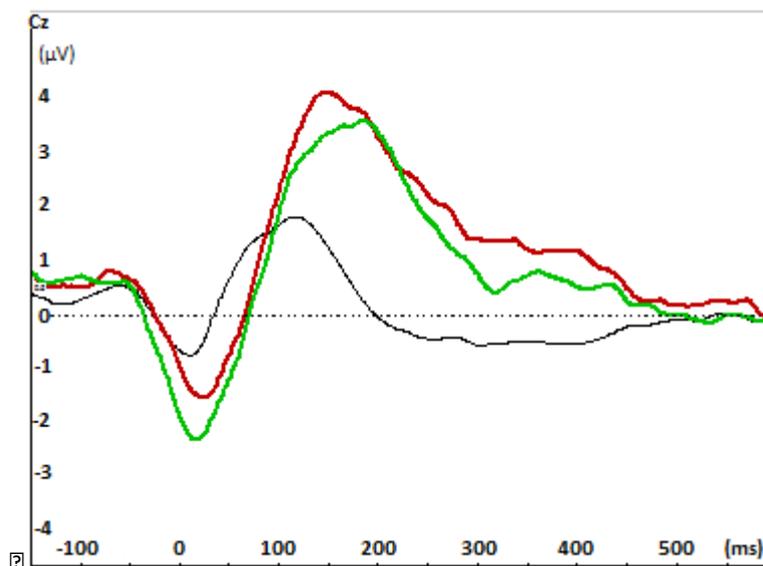


Abbildung 12: Manipulation „Interferenz“ (1.Block; n=34)

Anmerkung. Grüne Kurve = Fehler-ERP nach Stimuli mit geringem Interferenzgrad; rote Kurve = Fehler-ERP nach Stimuli mit hohem Interferenzgrad; schwarze Kurve = ERP für korrekte Antworten. Für diese Analyse wurde ein Filter von 25 Hz gewählt.

Die Tatsache, dass die ERN bei niedrigem Interferenzgrad am größten war, entspricht der Konfliktverarbeitungstheorie nach Carter (siehe Diskussion).

Bei der isolierten Betrachtung des 2. Blocks erhielten wir im Test bei gepaarten Stichproben hinsichtlich der Interferenz erneut ein signifikantes Ergebnis ($n=26$: ERN

niedrige Interferenz = $-3.8 \pm 2.0 \mu\text{V}$; ERN hohe Interferenz = $-4.6 \pm 2.3 \mu\text{V}$; $t_{25} = 3.07$, $p < .01$). Dieser neue Befund repräsentierte demnach ein komplett gegensätzliches Ergebnis verglichen mit dem vorigen Versuchsblock, wie Abbildung 13 veranschaulicht. Auch war in diesem Block ein entsprechend signifikanter Effekt für die Pe zu verzeichnen ($n=26$: Pe niedrige Interferenz = $6.5 \pm 3.1 \mu\text{V}$; Pe hohe Interferenz = $7.8 \pm 3.3 \mu\text{V}$; $t_{25} = -3.15$, $p < .01$).

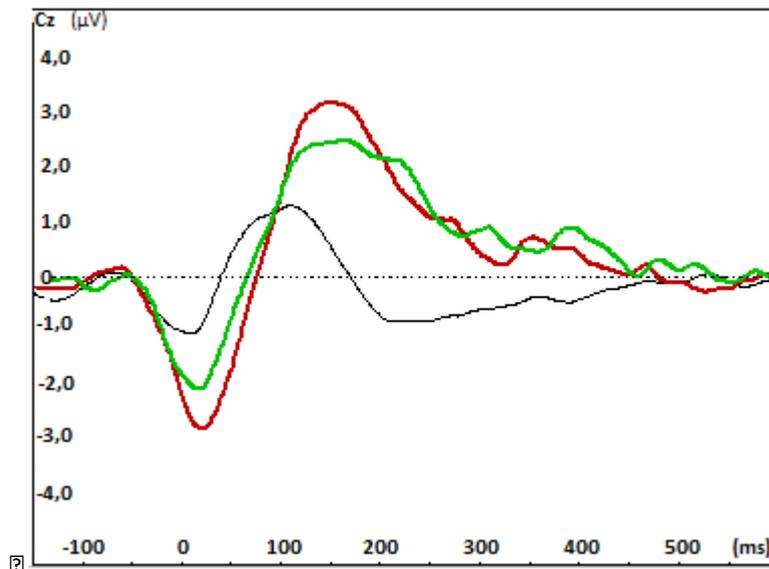


Abbildung 13: Manipulation „Interferenz“ (2. Block; n=26)

Anmerkung. Grüne Kurve = Fehler-ERP nach Stimuli mit geringem Interferenzgrad; rote Kurve = Fehler-ERP nach Stimuli mit hohem Interferenzgrad; schwarze Kurve = ERP für korrekte Antworten. Für diese Analyse wurde ein Filter von 25 Hz gewählt.

In Block 2 fiel die ERN somit am größten bei hoher Interferenz aus, was der Konfliktverarbeitungstheorie widerspricht (vgl. Diskussion). Für die Blöcke 3 und 4 ergaben sich keine signifikanten Ergebnisse mehr (Block 3: $t_{25} = -0.67$, $p = .51$; Block 4: $t_{22} = 0.31$, $p = .76$), was auch für die Pe zutraf (Block 3: $t_{28} = 0.38$, $p = .70$; Block 4: $t_{22} = -0.18$, $p = .86$) und in den folgenden Abbildungen 14 und 15 auch graphisch veranschaulicht wird.

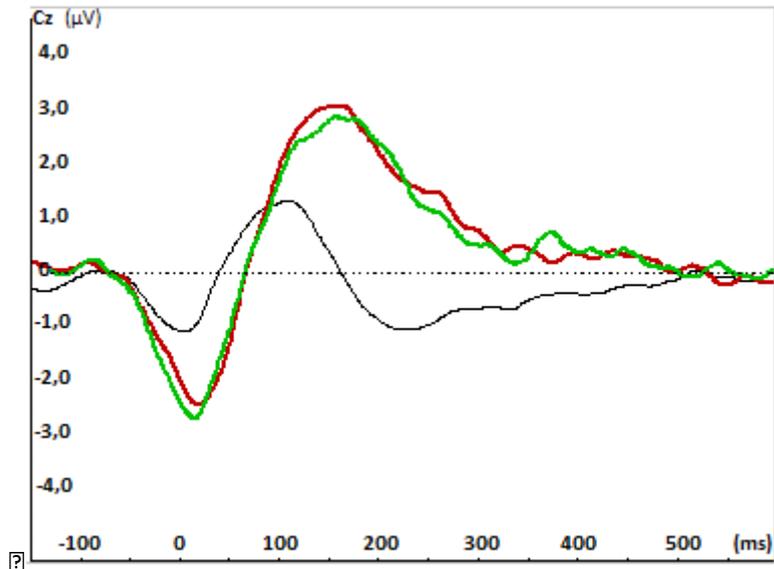


Abbildung 14: Manipulation „Interferenz“ (3. Block; n=23)

Anmerkung. Grüne Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit geringem Interferenzgrad; rote Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit hohem Interferenzgrad; schwarze Kurve = ERP für korrekte Antworten. Für diese Analyse wurde ein Filter von 25 Hz gewählt.

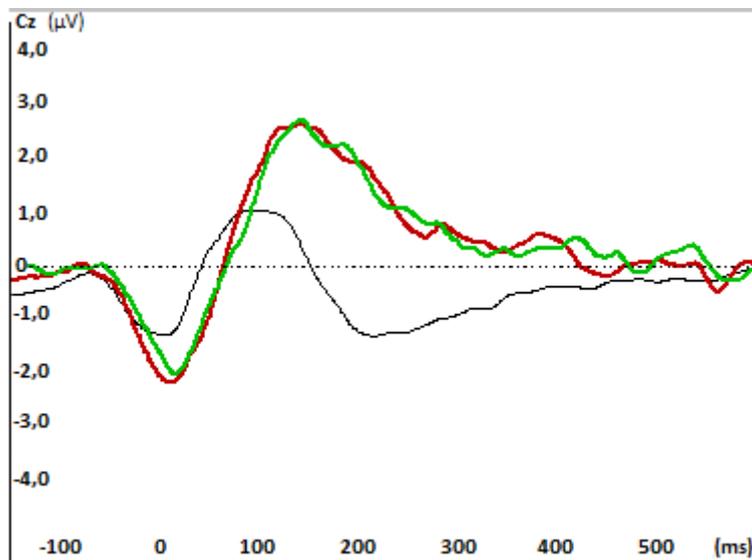


Abbildung 15 Manipulation „Interferenz“ (4. Block; n=24)

Anmerkung. Grüne Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit geringem Interferenzgrad; rote Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit hohem Interferenzgrad; schwarze Kurve = ERP für korrekte Antworten. Für diese Analyse wurde ein Filter von 25 Hz gewählt.

Weiter untersuchten wir die Manipulation „Interferenz“ getrennt für die Blöcke 1-4 anhand einer Subgruppe mit n=14 (vgl. 2.3.3.2). Diese Untersuchung ergab jedoch

ähnliche Befunde wie für die zuvor untersuchten Stichproben. Wieder zeigten sich signifikante Ergebnisse für die ERN hinsichtlich der Interferenz in Block 1 (n=14; ERN niedrige Interferenz = $-4.7 \pm 2.3 \mu\text{V}$; ERN hohe Interferenz = $-3.8 \pm 2.2 \mu\text{V}$; $t_{13} = -2.31$, $p < .05$) und Block 2 (n=14; ERN niedrige Interferenz = $-3.7 \pm 1.9 \mu\text{V}$; ERN hohe Interferenz = $-4.7 \pm 2.3 \mu\text{V}$; $t_{13} = 2.69$, $p < .05$). Auch hier stellten sich die gleichen gegensätzlichen Befunde zur Interferenz wie bei den Vorbefunden beschrieben dar: In Block 1 erhielten wir die größte ERN bei niedriger Interferenz ($-4.7 \pm 2.3 \mu\text{V}$); in Block 2 war die ERN bei hoher Interferenz am größten ($-4.7 \pm 2.3 \mu\text{V}$). Für die Pe erhielten wir erneut nur in Block 2 einen signifikanten Effekt (n=14: Pe niedrige Interferenz = $6.6 \pm 2.7 \mu\text{V}$; Pe hohe Interferenz = $7.7 \pm 3.4 \mu\text{V}$; $t_{13} = -2.2$, $p < .05$), wie es auch schon im Vorbefund der Fall gewesen war (vgl. Abb. 16 & 17).

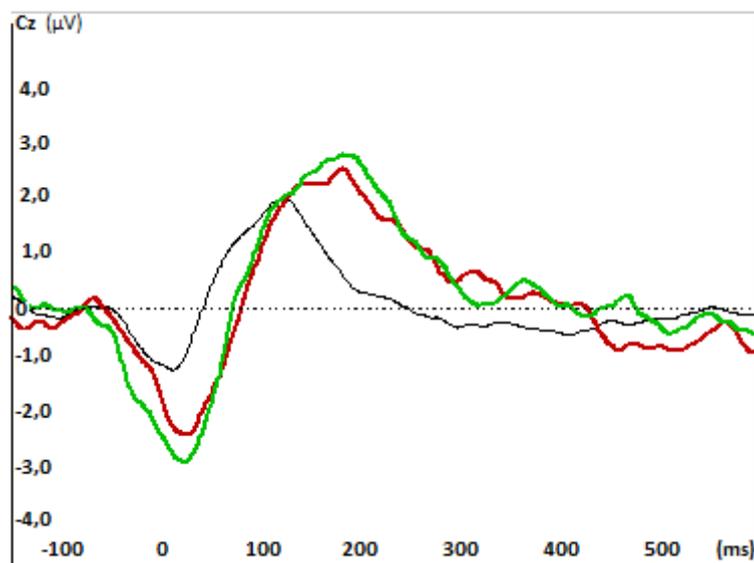


Abbildung 16: Manipulation „Interferenz“ (Block 1; n=14)

Anmerkung. Grüne Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit geringem Interferenzgrad; rote Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit hohem Interferenzgrad; schwarze Kurve = ERP für korrekte Antworten.

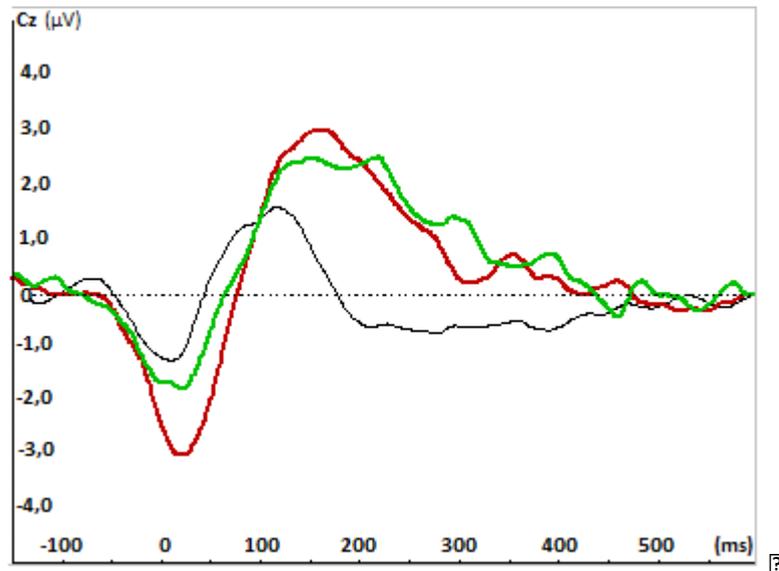


Abbildung 17: Manipulation „Interferenz“ (Block 2; n=14)

Anmerkung. Grüne Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit geringem Interferenzgrad; rote Kurve = Fehler ERP nach Stimuli mit hohem Interferenzgrad; schwarze Kurve = ERP für korrekte Antworten.

Für Block 3 und 4 erhielten wir abermals keine signifikanten Interferenzeffekte für die ERN. Hier zeigte sich für Block 3 lediglich ein Trend (n=14: ERN niedrige Interferenz = $-4.3 \pm 2.3 \mu\text{V}$; ERN hohe Interferenz = $3.6 \pm 2.0 \mu\text{V}$; $t_{13} = -1.82$, $p < .09$); für Block 4 war dies nicht der Fall (n=14: ERN niedrige Interferenz = $-4.3 \pm 2.2 \mu\text{V}$; ERN hohe Interferenz = $-4.0 \pm 2.2 \mu\text{V}$; $t_{13} = -0.55$, $p = .59$). Auch für die Pe ergaben sich keine signifikanten Effekte (Block 3: n=14: Pe niedrige Interferenz = $7.7 \pm 3.7 \mu\text{V}$; Pe hohe Interferenz = $7.1 \pm 3.4 \mu\text{V}$; $t_{13} = 1.05$, $p = .31$; Block 4: n=14: Pe niedrige Interferenz = $7.2 \pm 3.4 \mu\text{V}$; Pe hohe Interferenz = $7.0 \pm 3.4 \mu\text{V}$; $t_{13} = 0.31$, $p = .76$).

3.2.2 Einflussfaktor COMT (Katechol-O-Methyltransferase)

Der folgende Abschnitt dieser Arbeit befasst sich mit der Katechol-O-Methyltransferase (COMT) und ihrem Einfluss auf die ERPs in Abhängigkeit der Fehlererwartung sowie der Interferenz. Die Gesamtstichprobe (n=60) unterteilte sich hierbei in 17 Probanden, die – gemäß ihrem Genotyp für *COMT* Val¹⁵⁸Met – homozygot für die Aminosäure Methionin (= Met-Met-Gruppe) waren, 15 Probanden, die

homozygot für die Aminosäure Valin (= Val-Val-Gruppe) waren, und 28 Probanden, die heterozygot (= Met-Val-Gruppe) waren.

Tabelle 10: COMT-Stichprobenbeschreibung (Verteilung der Genotypen des Polymorphismus Val¹⁵⁸Met)

Genotyp	absolute Häufigkeit	relative Häufigkeit
A/A	17	28,3%
G/A	28	46,7%
G/G	15	25,0%

Anmerkungen. A/A = Met-Met-Gruppe; G/A = Met-Val-Gruppe; G/G = Val-Val-Gruppe.

In der 2x2x3 ANOVA (Interferenz x Fehlererwartung x COMT) für die Amplitude der ERN zeigte lediglich die Interaktion „Fehlererwartung x COMT“ ein signifikantes Ergebnis ($F_{2,57} = 8.68$, $p < .001$). Abbildung 18 stellt die Interaktion „Fehlererwartung x COMT“ graphisch dar.

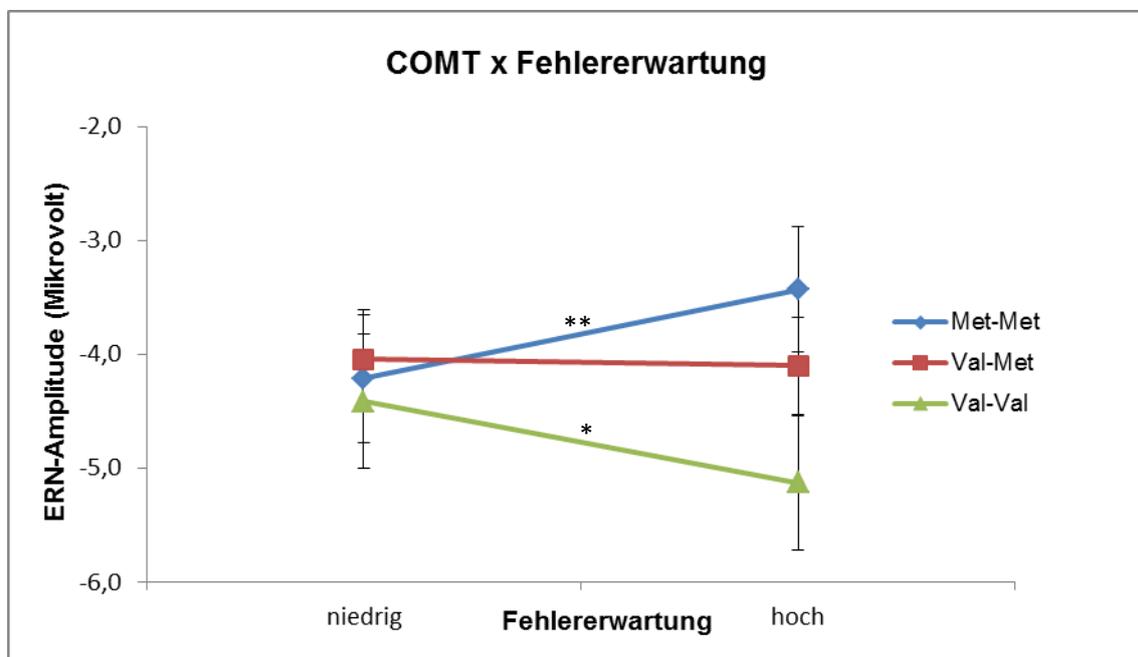
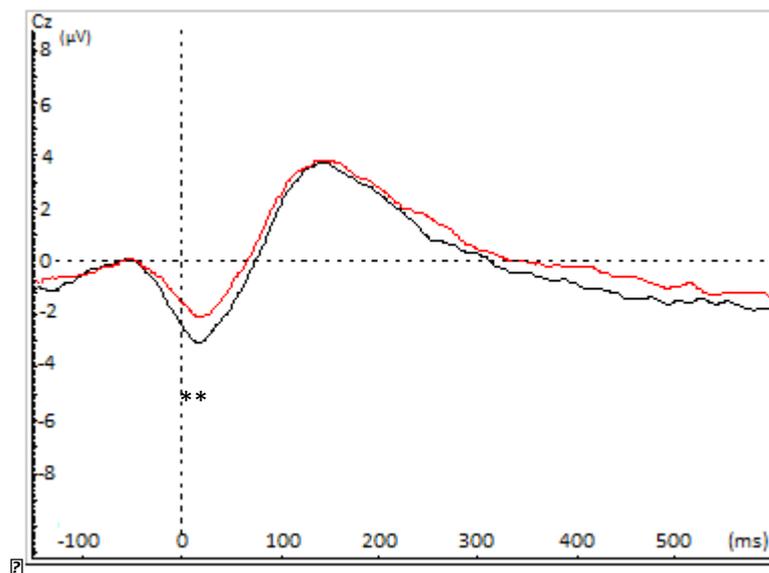


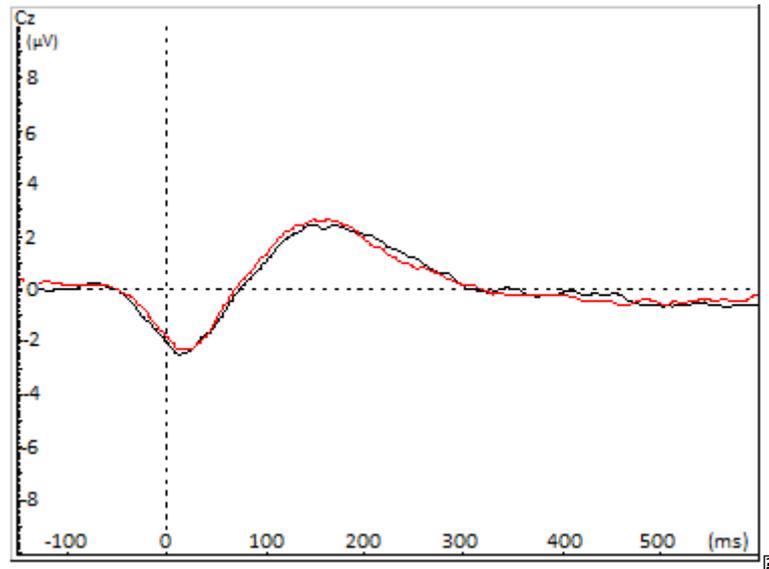
Abbildung 18: Interaktion „Fehlererwartung x COMT“ für die Amplitude der ERN

Anmerkung. Blaue Gerade = Met-Met-Gruppe; rote Gerade = Met-Val-Gruppe; grüne Gerade = Val-Val-Gruppe; y-Achse = Amplitude der ERN; x-Achse = Fehlererwartung (links = niedrige Fehlererwartung; rechts = hohe Fehlererwartung); * = 5% Signifikanzniveau; ** = 1% Signifikanzniveau.

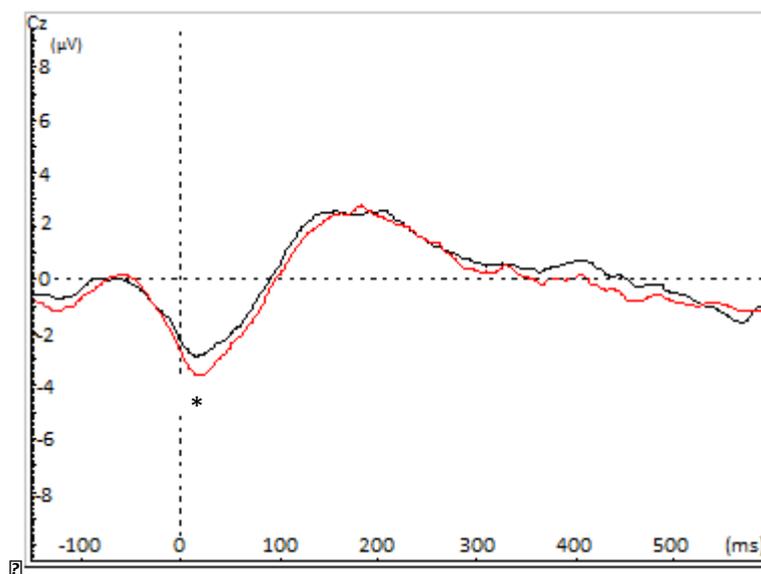
Die ERN wies eine signifikant geringere Amplitude bei hoher ($-3.43 \pm 1.87 \mu\text{V}$) im Vergleich zu niedriger Fehlererwartung ($-4.22 \pm 2.32 \mu\text{V}$) für die homozygoten Träger von Methionin auf ($t_{16} = -3.40, p < .01$; vgl. Abb. 18). Dies entspricht der Hypothese der Theorie des Verstärkungslernens. Das genaue Gegenteil fand sich allerdings für die homozygoten Träger der Aminosäure Valin: Hier war die Amplitude der ERN bei hoher Fehlererwartung ($-5.13 \pm 3.06 \mu\text{V}$) signifikant größer als bei geringer Fehlererwartung ($4.41 \pm 3.00 \mu\text{V}$; $t_{14} = 2.34, p < .05$), was in deutlichem Widerspruch zur vorher genannten Theorie steht. Für den heterozygoten Genotyp fand sich schließlich keine signifikante Änderung der ERN in Abhängigkeit von der Fehlererwartung (vgl. Abb. 18; $t_{27} = 0.31, p = .76$). Die folgenden drei Abbildungen (Abb. 19 a-c) veranschaulichen den Kurvenverlauf (bzw. die Modulation der ERN durch die Fehlererwartung) für a) die Met-Met-Gruppe; b) die Val-Met-Gruppe; c) die Val-Val-Gruppe.



a) Met-Met-Gruppe



b) Val-Met-Gruppe



c) Val-Val-Gruppe

Abbildung 19 (a-c) Gegenüberstellung der Kurvenverläufe der ERN bei geringer vs. hoher Fehlererwartung für die jeweiligen COMT-Genotypen

Anmerkung. Rote Kurve = hohe Fehlererwartung; schwarze Kurve = geringe Fehlererwartung; * = 5% Signifikanzniveau; ** = 1% Signifikanzniveau.

In den direkten Zwischengruppenvergleichen (Met-Met vs. Met-Val; Val-Val vs. Met-Val; Met-Met vs. Val-Val) fand sich lediglich in der schweren Farbbedingung für Met-Met gegen Val-Val im t-Test für unabhängige Stichproben ein tendenzieller Gruppenunterschied ($t_{30} = 1.92$, $p < .07$), wobei Val/Val-Carrier ($-5.13 \pm 3.06 \mu\text{V}$)

signifikant höhere ERN-Amplituden aufwiesen als homozygote Met-Allelträger ($-3.43 \pm 1.87 \mu\text{V}$). Für alle anderen Zwischengruppenvergleiche stellte sich kein signifikanter Effekt dar ($t < 1.4$, $p > .19$).

Ein weiterer interessanter Befund zeigte sich in der Anzahl korrekter Antworten im Anschluss an eine Falschantwort, für die sich ein tendenzieller Haupteffekt des COMT-Genotypen fand ($F_{2,57} = 2.55$, $p < .09$). Die Val-Val-Gruppe wies hier am wenigsten korrekte Antworten (111.53 ± 41.56) nach einem vorherigen Fehlerereignis auf, sowohl im Vergleich zur Met-Met-Gruppe, die die meisten korrekten Antworten hervorbrachte (154.53 ± 70.59 ; $t_{30} = 2.06$, $p < .05$), als auch im Vergleich zur Met-Val-Gruppe (144.54 ± 53.71 ; $t_{41} = 2.07$, $p < .05$). Met-Met- und Met-Val-Allelträger unterschieden sich hingegen nicht signifikant ($t_{43} = 0.54$, $p = .60$).

Auch für die Fehleranzahl in der schwierigen Farbbedingung fand sich erneut ein tendenzieller Haupteffekt der COMT-Genotypen ($F_{2,57} = 2.53$, $p < .09$), wobei die Val-Val-Gruppe nun das beste Ergebnis lieferte, also am wenigsten Fehler machte (91.67 ± 42.45), insbesondere im Vergleich zur Met-Val-Gruppe (134.32 ± 63.79 ; $t_{41} = 2.32$, $p < .05$). Die Met-Met-Gruppe unterschied sich mit 121.24 ± 64.11 Fehlern weder von den Val-Val- ($t_{30} = 1.52$, $p = .14$) noch von den Val-Met-Trägern ($t_{43} = -0.67$, $p = .51$) signifikant.

Die ausführliche Darstellung des Einflusses der COMT auf die ERN soll durch Ausführungen zur Pe in eben diesem Kontext im nachfolgenden Abschnitt der Arbeit ergänzt werden.

Zunächst ließ sich in der entsprechenden $2 \times 2 \times 3$ ANOVA (Interferenz \times Fehlererwartung COMT) für die Amplitude der Pe kein signifikanter Haupteffekt des COMT-Genotypen verzeichnen ($F_{2,57} = 0.94$, $p = .40$). Allerdings kam es zu einer signifikanten Interaktion „Fehlererwartung \times COMT-Genotyp“ ($F_{2,57} = 4.92$, $p < .05$), analog zu o.g. Befunden zur Amplitude der ERN. Dabei fiel in der Met-Met-Gruppe in der schweren Farbbedingung die Pe signifikant niedriger aus ($n=17$: $7.2 \pm 3.0 \mu\text{V}$) als in der leichten Farbbedingung ($8.0 \pm 3.0 \mu\text{V}$; $t_{16} = 2.25$, $p < .05$), während die Val-Val-Gruppe in der schweren Farbbedingung numerisch größere Pe-Amplituden zeigte ($n=15$: $8.0 \pm 3.5 \mu\text{V}$) als in der

leichten Farbbedingung ($7.0 \pm 3.3 \mu\text{V}$), auch wenn letzteres Ergebnis statistische Signifikanz verfehlte ($t_{14} = 1.61, p = .13$). Es fand sich also – ähnlich wie bei den Befunden zur ERN – in beiden homozygoten COMT-Gruppen ein gegenläufiges Muster des Fehlererwartungseffektes auf die Amplitude der Pe (vgl. Abb. 20). Im Unterschied dazu ließ sich für die heterozygote Gruppe (Met-Val) kein deutlicher Unterschied der Amplitude der Pe in Abhängigkeit der Fehlererwartung verzeichnen ($6.58 \pm 2.52 \mu\text{V}$ vs. $6.57 \pm 2.64 \mu\text{V}$; $t_{27} = 0.051, p = .96$). Hier bewegte sich die Amplitude der Pe – ähnlich wie dies schon für die Amplitude der ERN gefunden wurde – auf einem konstant niedrigen Level (vgl. Abb. 20), obwohl in direkten t-Vergleichen für keine der COMT-Gruppen signifikante Zwischengruppeneffekte hinsichtlich der Pe-Amplitude beobachtet wurden (alle t-Werte $< 1.7, p \geq .1$).

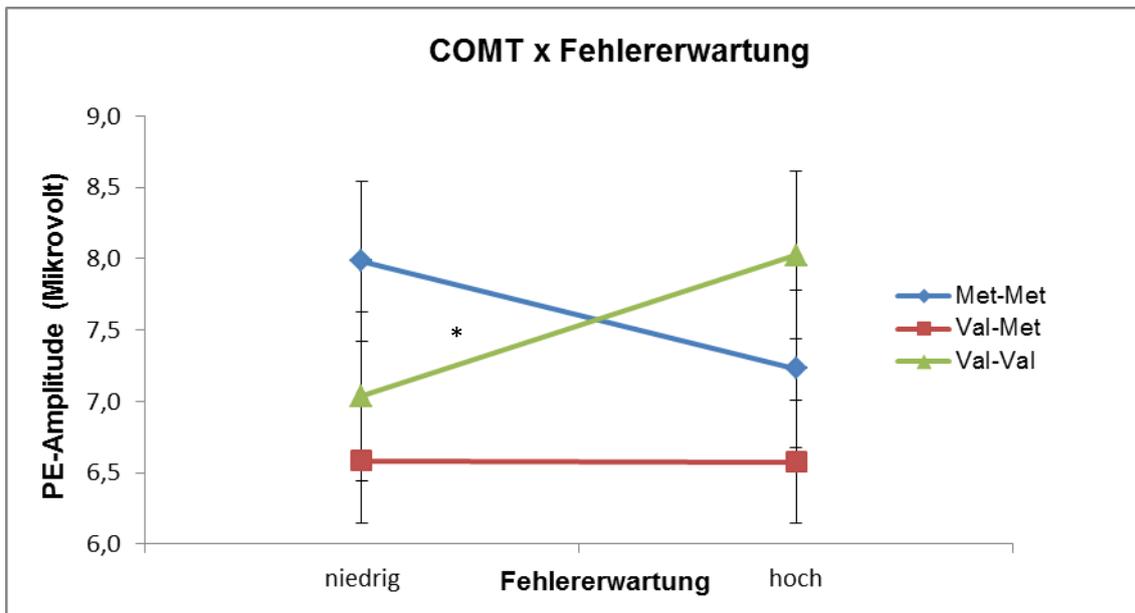


Abbildung 20: Gegenüberstellung des Einflusses der COMT-Genotypen auf die Pe in Abhängigkeit der Fehlererwartung

Anmerkung. blaue Gerade = Met-Met-Gruppe; graue Gerade = Val-Val-Gruppe; grüne Gerade = Met-Val-Gruppe; y-Achse = Amplitude der Pe; x-Achse = Fehlererwartung; * = 5% Signifikanzniveau.

Die Fehlererwartung wirkte sich dementsprechend in Abhängigkeit des COMT-Genotyps in unterschiedlicher Weise auf die Amplitude der Pe aus. Einen gegenläufigen Effekt zeigten dabei insbesondere die beiden „Extremgenotypen“ – also die homozygoten COMT-Genotypen.

3.2.3 Stimmungseffekte – Einfluss des Faktors „Fröhlichkeit“

Wie bereits oben beschrieben, war ein weiterer Bestandteil des Versuches eine Liste mit Eigenschaftswörtern zum Befinden der Probanden, die diese nach dem Versuchsdurchlauf ausfüllen mussten. Diese Liste sollte uns Aufschluss über die emotionale und affektive Lage der Probanden während des Versuchsdurchlaufs geben. Auch wurde die Gefühlslage der Probanden gesondert für die leichte und schwere Farbbedingung erfasst. Explorativ erfolge schließlich eine genauere Analyse der Empfindungen „Fröhlichkeit“ und „Hilflosigkeit“ und ihrer Auswirkungen auf die ERN bzw. Pe anhand von entsprechenden Mediansplits (s.u.), worauf sich der folgende Teil der Arbeit beziehen wird.

Wir betrachteten also zunächst den Faktor „Fröhlichkeit“ und dessen Einfluss auf die ERN. Hierbei fiel auf, dass bei den Probanden, die eine geringe Fröhlichkeit angegeben hatten, die ERN niedriger ausfiel als bei Probanden, die nach eigenen Angaben während des Experiments „fröhlicher“ gewesen waren, was die folgenden Abbildungen veranschaulichen.

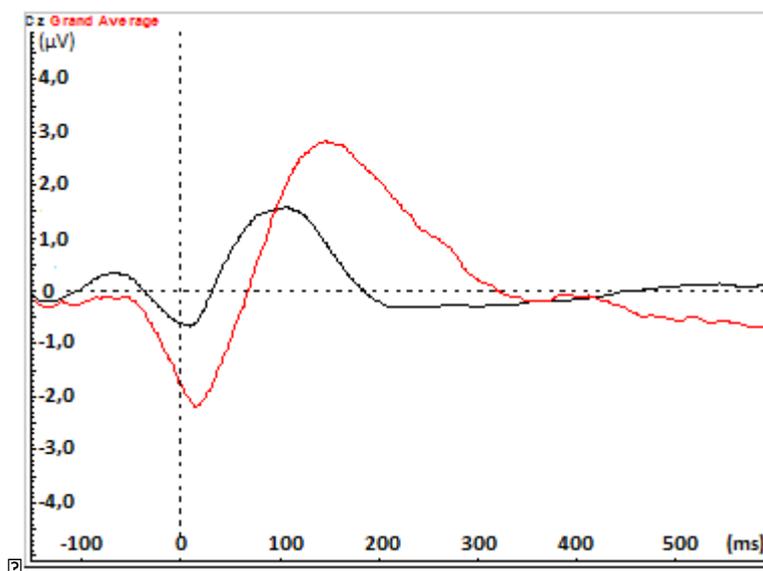


Abbildung 21: Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“ (Punktwert Fröhlichkeitsskala ≤ 4)

Anmerkung. Rote Kurve = Fehlerantwort; schwarze Kurve = richtige Antwort.

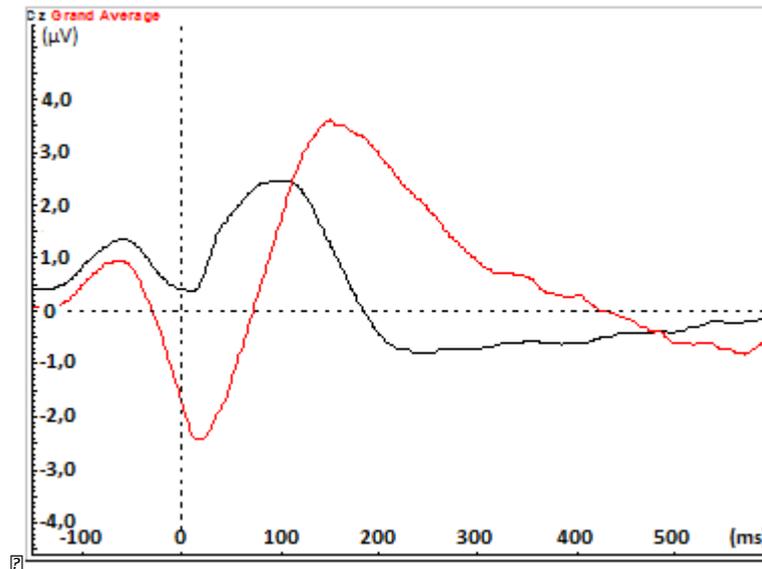


Abbildung 22: Mediengruppe „Hohe Fröhlichkeit“ (Punktwert Fröhlichkeitsskala >4)

Anmerkung. Rote Kurve = Fehlerantwort; schwarze Kurve = richtige Antwort.

Statistisch zeigte sich in o.g. Varianzanalyse (mit den Innersubjektfaktoren „Fehlererwartung“ und „Interferenz“) für die Amplitude der ERN unter Einschluss der Kovariate „Fröhlichkeit“ ein signifikanter Haupteffekt der Kovariate ($F_{1, 54} = 5.88$, $p < .05$). Bei der weiteren Analyse dieses Effekts durch einen Mediansplit und entsprechende Gruppenbildung (Punktwert auf der Subskala „Fröhlichkeit“ > 4 = Mediengruppe „hohe Fröhlichkeit“ vs. Punktwert ≤ 4 = Mediengruppe „geringe Fröhlichkeit“) konnte im t-Test für unabhängige Stichproben bestätigt werden, dass die Amplitude der ERN bedingungsunabhängig in Mediengruppe 2 (hohe Fröhlichkeit, $n=28$) signifikant größer ausfiel ($-4.91 \pm 2.69 \mu V$) als in Mediengruppe 1 (geringe Fröhlichkeit, $n=28$; $-3.34 \pm 1.42 \mu V$; $t_{41} = 2.74$, $p < .01$).

Weiter zeigte sich in o.g. Kovarianzanalyse eine signifikante Interaktion der Fehlererwartung mit dem Faktor „Fröhlichkeit“ ($F_{1, 54} = 5.89$, $p < .05$). Dabei hatte die Fehlererwartung nur in Mediengruppe 1 („geringe Fröhlichkeit“) einen signifikanten Effekt auf die Amplitude der ERN ($F_{1, 27} = 5.88$, $p < .05$) (entsprechender Haupteffekt in separater ANOVA für Mediengruppe 2: $F_{1, 27} = 1.54$, $p = .23$). Die ERN wies hier bei hoher Fehlererwartung (schwierige Farbbedingung) eine niedrigere Amplitude auf (-3.2

$\pm 1.4 \mu\text{V}$) als bei geringer Fehlererwartung (leichte Farbbedingung; $-3.5 \pm 1.5 \mu\text{V}$; vgl. Abb. 23).

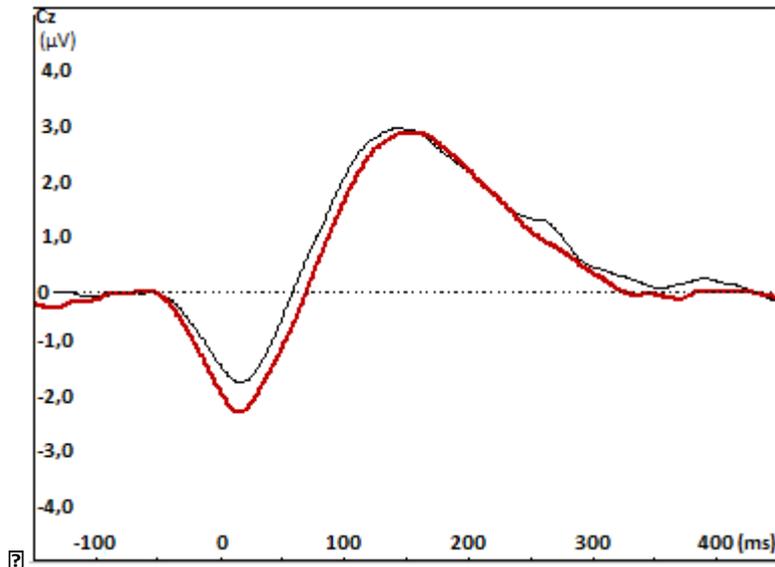


Abbildung 23: Effekt der Fehlererwartung auf die ERN in Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“

Anmerkung. Rote Kurve = geringe Fehlererwartung; schwarze Kurve = hohe Fehlererwartung in Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“ (Punktwert Fröhlichkeitsskala ≤ 4).

Insgesamt zeigte sich ein gegenläufiger Effekt der Fehlererwartung in beiden Mediengruppen, wie nachfolgende Abbildung (Abb. 24) verdeutlicht. Dies führte zu einem signifikanten Gruppenunterschied in der einfachen Farbbedingung ($t_{42} = 2.10$, $p < .05$), der in der schwierigen Farbbedingung noch einmal verstärkt wurde ($t_{41} = 3.25$, $p < .01$). In beiden Bedingungen bestätigte sich aber der bereits im Rahmen des Kovariaten-Haupteffekts beschriebene Befund einer erhöhten Amplitude der ERN in Mediengruppe 2 („hohe Fröhlichkeit“).

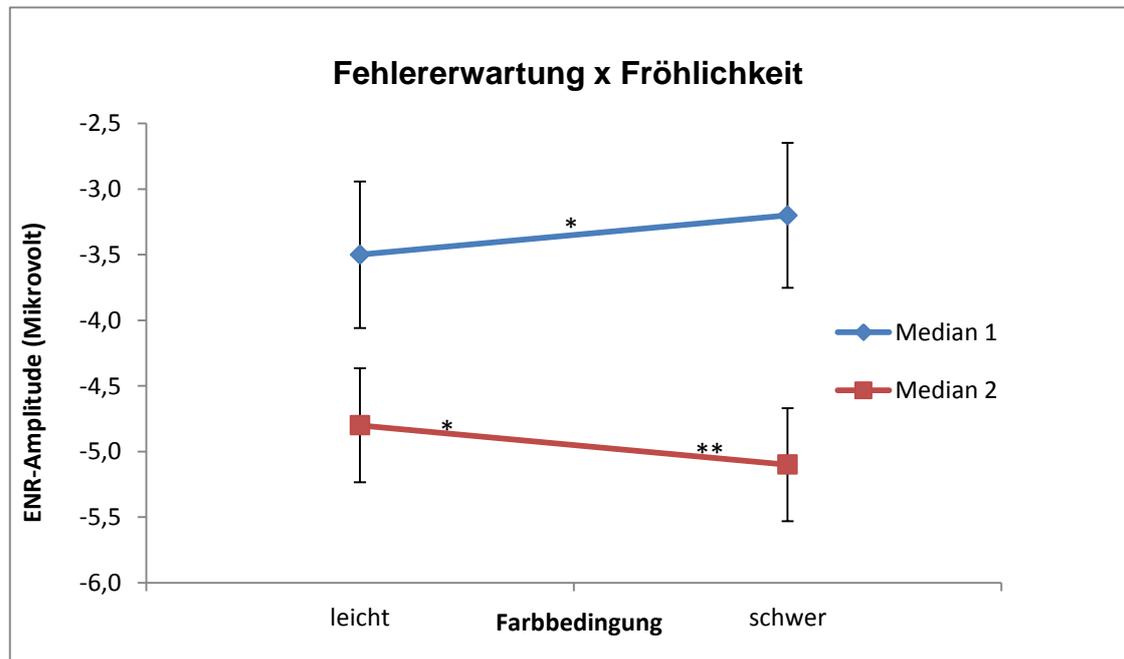


Abbildung 24: Einfluss der Fehlererwartung auf die ERN für Median 1 und Median 2

Anmerkung. blaue Gerade = Median 1; rote Gerade = Median 2; y-Achse = Amplitude der ERN; x-Achse = Farbbedingung; * = 5% Signifikanzniveau; ** = 1% Signifikanzniveau.

Des Weiteren fand sich in o.g. Kovarianzanalyse eine signifikante Interaktion der Faktoren „Interferenz“ und „Fröhlichkeit“ ($F_{1, 54} = 7.24, p < .01$). Aufgrund einer noch höherstufigen (Dreifach-) Interaktion (s. folgender Absatz), wird auf eine weitergehende Analyse dieses Effekts an dieser Stelle jedoch verzichtet.

Eine signifikante Dreifachinteraktion der Faktoren „Fehlererwartung“, „Interferenz“ und „Fröhlichkeit“ ($F_{1, 54} = 2.92, p < .1$) zeigte schließlich, dass sich der oben bereits beschriebene Einfluss der Fehlererwartung in Mediengruppe 1 („geringe Fröhlichkeit“) insbesondere bei hohem Interferenzgrad manifestierte (s.u.). Die post-hoc ANOVA für Mediengruppe 1 zeigte hier eine signifikante Interaktion der Faktoren „Fehlererwartung“ und „Interferenz“ ($F_{1, 27} = 5.88, p < .05$), wobei die Amplitude der ERN in der leichten Farbbedingung (geringe Fehlererwartung) signifikant größer war ($-3.69 \pm 1.67 \mu V$) als in der schwierigen Farbbedingung ($-2.89 \pm 1.45 \mu V$; $t_{27} = 3.16, p < .01$), allerdings nur für Stimuli mit erhöhter Interferenz (vgl. Abbs. 24 & 25) (entsprechender t- Vergleich bei geringer Interferenz: $t_{27} = -.37, p = .71$). Hintergrund

dieses Befundes war eine tendenzielle Abnahme der ERN-Amplitude mit zunehmender Interferenz ausschließlich in der schwierigen Farbbedingung ($t_{27} = -1.91, p < .1$), mit numerisch gegenläufigem Effekt in der einfachen Farbbedingung ($t_{27} = 1.43, p = .16$; vgl. Abb. 26). Die genannten Zusammenhänge werden in den nachfolgenden Abbildungen nochmals veranschaulicht:

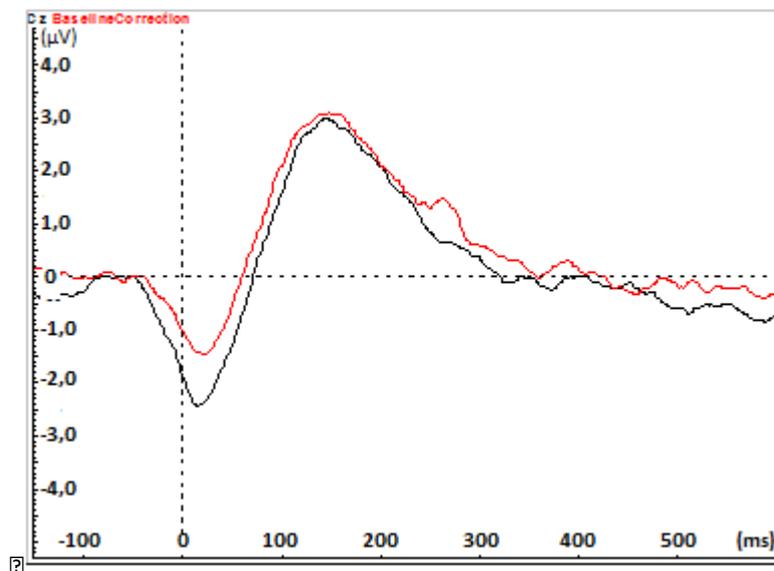


Abbildung 25: Effekt der Fehlererwartung in Mediengruppe „Geringe Fröhlichkeit“ bei hoher Interferenz

Anmerkung. Schwarze Kurve = geringe Fehlererwartung; rote Kurve = hohe Fehlererwartung.

□

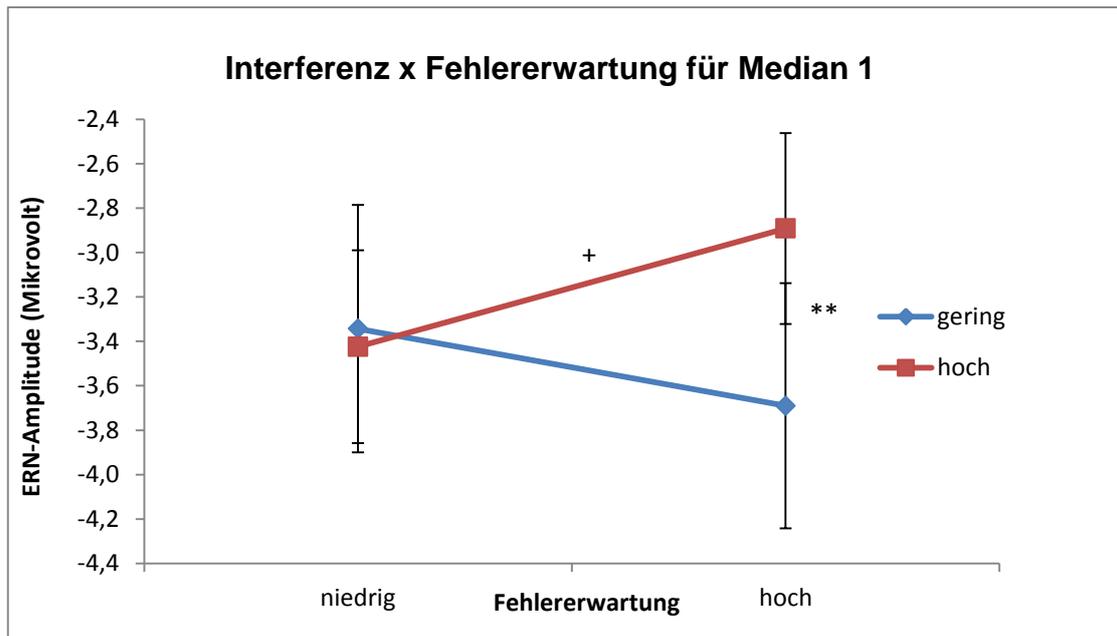


Abbildung 26: Einfluss von „Interferenz x Fehlererwartung“ auf die ERN für Mediengruppe 1 (Gruppe „Geringe Fröhlichkeit“)

Anmerkung. Blaue Gerade = leichte Farbbedingung; rote Gerade = schwere Farbbedingung; y-Achse = Amplitude der ERN; x-Achse = Interferenzgrad; Plus = $p < .1$; ** = 1% Signifikanzniveau.

Hinsichtlich der Befunde zur Pe traten insgesamt ähnliche Effekte auf, wie sie bereits für die ERN berichtet wurden: Wie bei der ERN, fiel die Pe für Mediengruppe 2 („hohe Fröhlichkeit“) im Mittel größer aus ($7.7 \pm 2.9 \mu\text{V}$) als für Mediengruppe 1 ($6.3 \pm 2.7 \mu\text{V}$; Haupteffekt der Kovariate „Fröhlichkeit“: $F_{1, 54} = 5.28$, $p < .05$), was insbesondere nach Stimuli mit hoher Interferenz der Fall war (Interaktion „Fröhlichkeit x Interferenz“: $F_{1, 54} = 5.59$, $p < .05$). In der entsprechenden post-hoc Testung mit Hilfe der o.g. Mediengruppen fiel die Amplitude der Pe in Mediengruppe 2 nach inkongruenten Stimuli signifikant höher aus ($7.5 \pm 3.3 \mu\text{V}$) als in Mediengruppe 1 (5.9 ± 2.6 ; $t_{54} = -2.03$, $p < 0.05$), während dieser Effekt für kongruente Stimuli keinerlei statistische Signifikanz erreichte (6.9 ± 2.6 vs. $6.0 \pm 2.9 \mu\text{V}$; $t_{54} = -1.19$, $p = 0.24$).

In der entsprechenden Varianzanalyse zeigte sich außerdem (wie bereits für die ERN) eine signifikante Dreifachinteraktion „Farbbedingung x Interferenz x Fröhlichkeit“ ($F_{1, 54} = 4.21$, $p < .05$). Weitere post-hoc Analysen dieses Befunds bestätigten wiederum eine signifikante Interaktion der Faktoren „Fehlererwartung“ und „Interferenz“ in

Mediangruppe 1 („geringe Fröhlichkeit“) ($F_{1, 27} = 4.93, p < .05$), die in Mediangruppe 2 nicht auftrat ($F_{1, 27} = 0.42, p = .52$). Innerhalb der „gering fröhlichen“ Gruppe zeigte sich dabei ein signifikanter Effekt der Fehlererwartung ausschließlich für inkongruente Stimuli (vgl. Befunde zur ERN), wobei die einfache Farbbedingung hier größere Pe-Amplituden hervorrief ($6.48 \pm 2.83 \mu V$) als die schwierige Farbbedingung ($5.80 \pm 2.45 \mu V$; $t_{27} = 4.16, p < .001$) (nicht-signifikanter t-Vergleich für kongruente Stimuli: $t_{27} = 0.05, p = .96$) (vgl. Abb. 27). Außerdem zeigte sich ein signifikanter Einfluss des Interferenzgrades nur für die schwierige Farbbedingung, in der kongruente Stimuli zu höheren Pe-Amplituden führten ($6.50 \pm 3.20 \mu V$) als inkongruente Stimuli ($5.80 \pm 2.45 \mu V$; $t_{27} = 2.16, p < .05$) (nicht-signifikanter t-Vergleich für die leichte Farbbedingung: $t_{27} = 0.13, p = .90$) (vgl. Abb. 27).

□

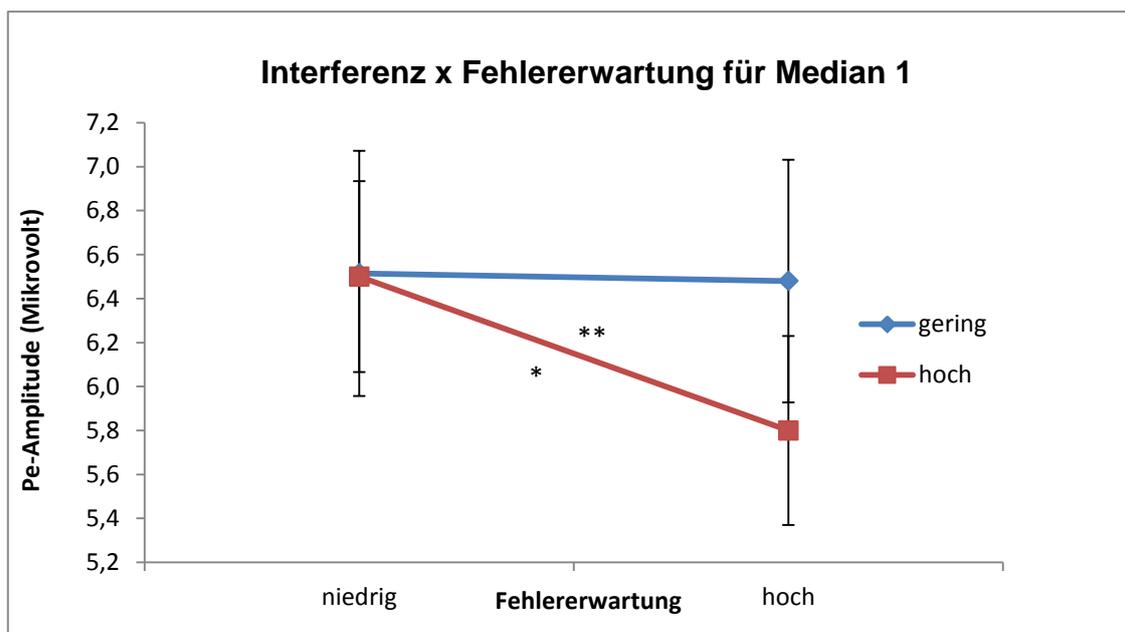


Abbildung 27: Einfluss von „Fehlererwartung x Interferenz“ auf die Pe für Mediangruppe 1 (Gruppe „Geringe Fröhlichkeit“)

Anmerkung. Blaue Gerade = leichte Farbbedingung; rote Gerade = schwere Farbbedingung; y-Achse = Amplitude der Pe; x-Achse = Interferenzgrad; * = 5% Signifikanzniveau; ** = 1% Signifikanzniveau.

Im direkten post-hoc Gruppenvergleich der beiden Mediangruppen ergab sich ausschließlich ein signifikanter Effekt für die Pe in der schweren Farbbedingung bei

hoher Interferenz ($t_{54} = -2.59$, $p < .05$) mit einer größeren Amplitude der Pe für Mediengruppe 2 ($8.1 \pm 4.0 \mu\text{V}$; vs. Mediengruppe 1 = $5.8 \pm 2.4 \mu\text{V}$).

3.2.4 Feedback-ERN (Fb-ERN)

Ein weiteres ERP, das für diese Arbeit von Bedeutung war, ist die Feedback-ERN (FB-ERN). Dieses ERP beschreibt eine ERN-ähnliche Negativierung im Anschluss an ein (externes) Fehlersignal (Fehlerfeedback). Dieses Fehlersignal lag in unterschiedlicher Ausprägung vor. So zeigte es tatsächliche Fehler durch einen Signalton an (= erwarteter Fehler); aber auch Antworten, die für den Probanden vermeintlich korrekt waren, jedoch im falschen Zeitfenster lagen (= „wrong-window“ in schwerer Farbbedingung), wurden mit diesem Signalton versehen und somit für den Probanden als falsch erkennbar gemacht (= unerwarteter Fehler). Die Bezeichnung „Fehlerbedingung“ beschreibt im nachfolgenden Teil der Arbeit die mögliche Ausprägung des Fehlerfeedbacks (Fehlerfeedback nach erwartetem bzw. unerwartetem Fehler). Die FB-ERN wurde für die Stichprobe $n=58$, nach Identifikation und Ausschluss zweier Ausreißer, analysiert.

Die FB-ERN war nach allen Arten von Fehlern (tatsächlicher Fehler in der leichten vs. schwierigen Farbbedingung sowie als Fehler zurückgemeldeter korrekter Reaktion (= „wrong-window“ / unerwartete Fehler)) signifikant von „0“ unterschiedlich, also als Potential vorhanden (vgl. Tabelle 11). Dabei war sie für Antworten, die zwar korrekt waren aber im falschen Zeitfenster (= wrong-window) der schwierigen Farbbedingung lagen und somit als „fehlerhaft“ zurückgemeldet wurden (unerwartete Fehler), sogar signifikant größer ($-5.6 \pm 2.9 \mu\text{V}$) als nach tatsächlichen (erwarteten) Fehlern ($-4.1 \pm 1.6 \mu\text{V}$; $t_{57} = 5.94$, $p < .001$), was der Theorie des Verstärkungslernens entspricht (siehe auch nachfolgende Graphik).

Tabelle 11: Deskriptive Statistik zur FB-ERN (n = 58)

	MW ± SD	t-Statistik
FB_ERN_incorr	-4.1 ± 1.6 µV	t ₅₇ = -18.87, p < .001
FB_ERN_wrongwindow	-5.6 ± 2.9 µV	t ₅₇ = -14.81, p < .001
FB_ERN_erroreasy	-4.0 ± 1.7 µV	t ₅₇ = -18.25, p < .001
FB_ERN_errordiff	-4.4 ± 1.6 µV	t ₅₇ = -20.42, p < .001

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; FB_ERN_incorr = FB-ERN für falsche Antworten; FB_ERN_wrongwindow = FB-ERN für Antworten im falschen Zeitfenster; FB_ERN_erroreasy = FB-ERN in der leichten Farbbedingung; FB_ERN_errordiff = FB-ERN in der schweren Farbbedingung.

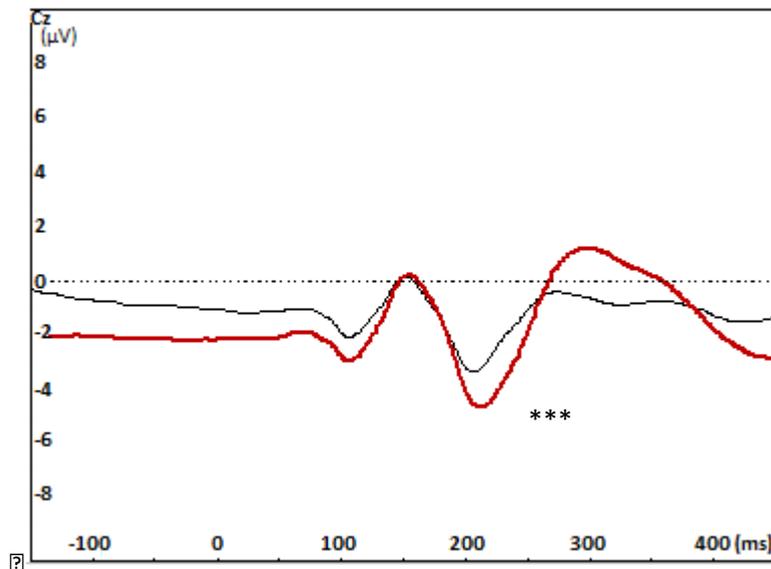


Abbildung 28: FB-ERN nach unerwartetem Fehlerfeedback

Anmerkung. Rote Kurve = unerwarteter Fehler; schwarze Kurve = erwarteter Fehler; *** = 0.1% Signifikanzniveau.

In der Manipulation „Fehlererwartung“ zeigte sich für die schwere Farbbedingung (= hohe Fehlererwartung) eine signifikant höhere FB-ERN nach tatsächlichen Fehlern (-4.4 ± 1.6 µV) als für die leichte Bedingung (-4.0 ± 1.7 µV; t₅₇ = 3.54, p = .001; vgl. Abb. 29), was genau gegenläufig zur Theorie des Verstärkungslernens war.

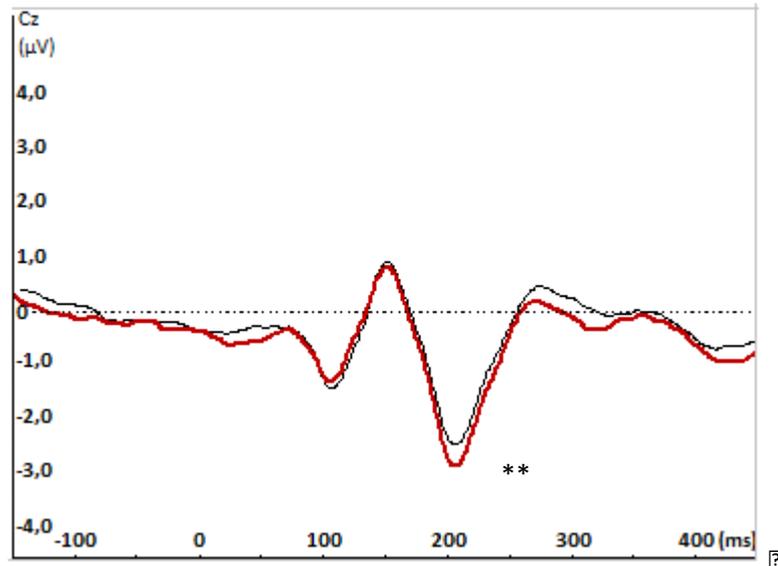
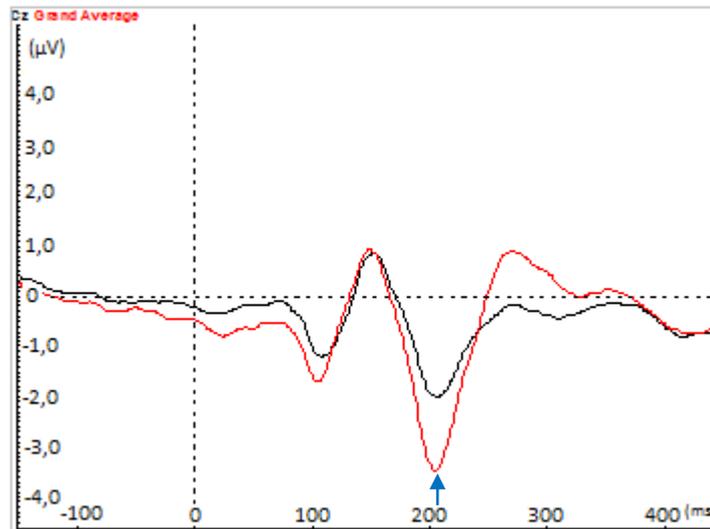


Abbildung 29: Manipulation „Fehlererwartung“

Anmerkung. Rote Kurve = hohe Fehlererwartung; schwarze Kurve = geringe Fehlererwartung; ** = 1% Signifikanzniveau.

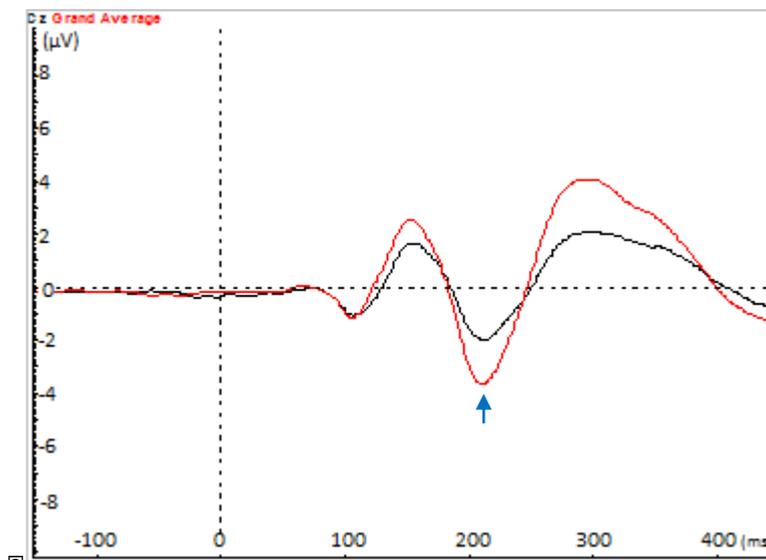
Im nächsten Schritt analysierten wir den Einfluss des Faktors „Hilflosigkeit“ auf die FB-ERN für die schwere Bedingung. Dieses Stimmungs-Item wurde u.a. deswegen zur weiteren Analyse ausgewählt, weil durch die unberechenbare Gabe von negativem Feedback nach einem Teil der korrekten Reaktionen mit Frustration und erlebter Hilflosigkeit bei den Probanden zu rechnen war. Es zeigte sich – in beiden Fehlerbedingungen (tatsächliche Fehler und als Fehler zurückgemeldete korrekte Reaktionen / „wrong-window“ Fehler) – eine signifikant größere FB-ERN für die Gruppe von Probanden, die sich selbst als besonders hilflos beschrieb (vgl. auch Tabelle 12).



?

Abbildung 30: Einfluss Faktor „Hilflosigkeit“ in der schweren Farbbedingung. Fehlerfeedback für tatsächliche Fehler (erwarteter Fehler)

Anmerkung. Rote Kurve = „hilflose“ Mediengruppe (Hilflosigkeits-Wert > 4); schwarze Kurve = wenig hilflose Mediengruppe (Hilflosigkeits-Wert ≤ 4); blauer Pfeil = Feedback-ERN.



?

Abbildung 31: Einfluss Faktor „Hilflosigkeit“ in der schweren Farbbedingung. Fehlerfeedback für Fehler im falschen Zeitfenster (unerwarteter Fehler)

Anmerkung Rote Kurve = „hilflose“ Mediengruppe (Hilflosigkeits-Wert > 4); schwarze Kurve = wenig hilflose Mediengruppe (Hilflosigkeits-Wert ≤ 4); blauer Pfeil = Feedback-ERN.

In separaten Varianzanalysen für den Faktor „Fehlerart“ (Fehlerfeedback nach tatsächlichen Fehlern vs. „window“-Fehlern in der schwierigen Farbbedingung) bzw. „Fehlererwartung“ (Fehlerfeedback nach tatsächlichen Fehlern in der schwierigen vs.

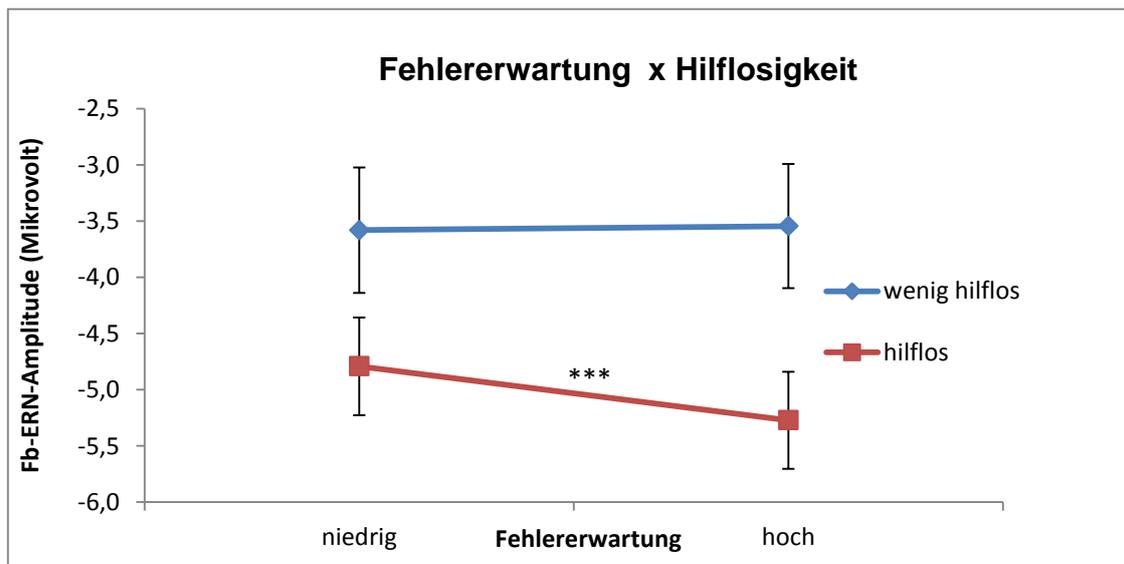
leichten Farbbedingung) zeigte sich – nach Hinzunahme der Kovariate „Hilflosigkeit in schwieriger Farbbedingung“ – jeweils ein signifikanter Effekt der Kovariate ($F_{1,54} = 11.57$ bzw. 10.53 , $p < .01$), der – wie oben bereits erwähnt – auf insgesamt höhere FB-ERN-Amplituden in Mediengruppe 2 (hohe Hilflosigkeit) zurückzuführen war (signifikante post-hoc t-Ergebnisse für alle vier Fehlerbedingungen mit $t > 2.5$; $.001 < p < .05$; vgl. Tab. 12).

Tabelle 12: Gruppenstatistiken zur FB-ERN für die Gruppe „hilflos“ in der schweren Bedingung (n = 28)

	Mediengruppe	MW ± SD	Test-Statistik
FB_ERN_incorr	1	-3.45 ± 1.67 µV	$t_{45} = 3.51$, $p < .01$
	2	-4.95 ± 1.54 µV	
FB_ERN_wrongwindow	1	-4.36 ± 1.99 µV	$t_{45} = 3.57$, $p < .01$
	2	-6.91 ± 3.23 µV	
FB_ERN_erroreasy	1	-3.58 ± 1.74 µV	$t_{45} = 2.60$, $p < .05$
	2	-4.79 ± 1.75 µV	
FB_ERN_errordiff	1	-3.54 ± 1.66 µV	$t_{45} = 4.35$, $p < .001$
	2	-5.27 ± 1.36 µV	

Anmerkungen. MW = Mittelwert; SD = Standardabweichung; FB_ERN_incorr = FB-ERN für falsche Antworten; FB_ERN_wrongwindow = FB-ERN für Antworten im falschen Zeitfenster; FB_ERN_erroreasy = FB-ERN in der leichten Farbbedingung; FB_ERN_errordiff = FB-ERN in der schweren Farbbedingung, Median 1 = wenig hilflose Gruppe; Median 2 = hilflose Gruppe.

Zusätzlich zeigte sich in der ANOVA zum Einfluss der Fehlererwartung (FB-ERN nach inkorrektem Tastendruck in der schwierigen vs. einfachen Farbbedingung) eine signifikante Interaktion „Fehlererwartung x Hilflosigkeit“ ($F_{1, 54} = 6.22$, $p < .05$). Nachfolgende post-hoc Tests mit Hilfe des o.g. Mediengruppen-Ansatzes (Mediansplit anhand des Items „Hilflosigkeit in schwieriger Farbbedingung“ mit jeweils $n=28$ „hilflosen“ vs. „wenig hilflosen“ Probanden) zeigten dabei, dass ein Effekt der Fehlererwartung auf die FB-ERN nur in der „hilflosen“ Subgruppe nachweisbar war (vgl. auch Abb. 32).



2

Abbildung 32: Effekt der Fehlererwartung auf die FB-ERN

Anmerkung. Blaue Gerade = „wenig hilflose Gruppe“; rote Gerade = „hilfflose Gruppe“; y-Achse = Amplitude der FB-ERN; x-Achse = Fehlererwartung; *** = 0,1% Signifikanzniveau ($p < .001$).

Während in der wenig hilflosen Gruppe keine signifikante Änderung der FB-ERN in Abhängigkeit von der Fehlererwartung zu sehen waren ($t_{27} = -0.25$, $p = .81$), war in der hilflosen Gruppe (Mediengruppe 2) eine signifikant höhere FB-ERN nach Fehlern in der schwierigen ($-5.27 \pm 1.36 \mu\text{V}$) im Vergleich zur einfachen Farbbedingung ($-4.79 \pm 1.75 \mu\text{V}$) zu verzeichnen ($t_{27} = 4.04$, $p < .001$).

Schließlich zeigte sich in der ANOVA zum Einfluss des allgemeinen Fehlertyps (tatsächlicher Fehler vs. wrong-window Fehler) ein statistischer Trend für die Interaktion „Fehlertyp x Hilflosigkeit“ ($F_{1, 54} = 3.81$, $p = .056$). Nachfolgende post-hoc Tests mit Hilfe des o.g. Mediengruppen-Ansatzes zeigten weiter, dass wrong-window Fehler zwar in beiden Mediengruppen zu signifikant negativeren Amplituden der Fb-ERN führten als negatives Feedback nach tatsächlichen Fehlern (Mediengruppe 1: $-4.36 \pm 1.99 \mu\text{V}$ vs. $-3.45 \pm 1.67 \mu\text{V}$; $t_{27} = 4.12$, $p < .001$; Mediengruppe 2: $-6.91 \pm 3.23 \mu\text{V}$ vs. $-4.95 \pm 1.54 \mu\text{V}$; $t_{27} = 4.01$, $p < .001$; siehe auch Haupteffekt weiter oben), dieser Effekt jedoch in der stark hilflosen Gruppe tendenziell stärker ausgeprägt war als in der nur gering hilflosen Gruppe (t-Vergleich des Differenzmaßes „Fb-ERN_{window} – FB-ERN_{error}“: $t_{38} = 1.95$, $p = .056$).

4 Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde eine Gruppe von 70 gesunden Probanden psychometrisch, neurophysiologisch und genetisch getestet, von denen aufgrund von zu stark Artefakt-belasteter EEG-Daten bzw. einer zu geringen Fehlerzahl jedoch nur 60 Probanden in die Endauswertung eingeschlossen werden konnten. Die Probanden wurden zu einem einzigen Messzeitpunkt einbestellt, zu dem sie einen ca. 50-minütigen modifizierten Eriksen-Flanker-Task absolvierten, während eine EEG-Aufzeichnung stattfand. Im Anschluss an den Task wurde ihnen Blut abgenommen zur Bestimmung des jeweiligen COMT-Genotyps. Fragebögen wurden vor und nach dem Task beantwortet (siehe Methodenteil).

Im Mittelpunkt der Untersuchung stand die Gegenüberstellung verschiedener Modellvorstellungen zur ERN, weshalb unterschiedliche experimentelle Bedingungen realisiert wurden, die diese Modellvorstellungen gegeneinander testen sollten. Diese experimentellen Bedingungen umfassten den differentiellen Einfluss der Innersubjektfaktoren „Kongruenz“ (der Flankerreize) und „Fehlererwartung“ sowie der „Fehlerarten“ (Hand-, Finger-, Doppelfehler) und der Zwischensubjektfaktoren „Fröhlichkeit“ und „Hilflosigkeit“ auf die ERPs, insbesondere auf die ERN. Außerdem erfolgte eine gesonderte Analyse der Fb-ERN.

Diese Einflussfaktoren bzw. Manipulationen waren allesamt in ein und demselben Eriksen-Flanker-Task miteinander verwoben, den die Probanden zum Untersuchungszeitpunkt durchführten. Die ERPs wurden kontinuierlich während der Ausführung dieses Tests bestimmt.

Die COMT-Genotypen der Probanden wurden hinsichtlich der Auswirkung auf die ERPs analysiert. Hierbei war erneut ein besonderes Augenmerk auf die ERN gerichtet.

Die Ergebnisse, die sich im Rahmen dieser Analysen ergaben, sollen hinsichtlich der oben vorgestellten Fehlerverarbeitungstheorien und der dazu existierenden einschlägigen Literatur diskutiert werden.

4.1 Verhaltensdaten

Aus den Verhaltensdaten war ersichtlich, dass insgesamt mehr richtige Antworten als falsche Antworten gegeben wurden. Hinsichtlich der Reaktionszeiten waren diese kürzer bei Fehlern als bei richtigen Antworten, was mit der erhöhten Genauigkeit des Antwortprozesses und einer damit einhergehenden längeren Reaktionszeit bei korrekten Antworten erklärt werden kann und in Übereinstimmung mit der Literatur ist (Falkenstein et al., 1991; Gehring et al. 1993). Für Reaktionszeiten im Anschluss an einen Fehler hatten wir erwartet, dass diese für darauffolgende richtige Antworten im Mittel höher als für richtige Antworten im Anschluss an eine richtige Antwort ausfallen würden. Dieser Befund beschreibt einen Fehlerkompensationsmechanismus (Gehring et al., 1993; Dehane et al., 1994), der auch unter dem Begriff des „post-error slowings“ in die Literatur eingegangen ist. Gehring et al. (1993) konnten in einem Versuch zeigen, dass eine hohe ERN-Amplitude mit einem geringen Tastendruck der Fehlertaste und einer hohen Wahrscheinlichkeit, die Antwort durch sofortigen Druck der richtigen Taste zu korrigieren, einhergeht. Außerdem war die Reaktionszeit nachfolgender (korrekter) Antworten hier umso stärker verzögert, je größer die Amplitude der ERN im vorhergehenden Fehler-Trial war. Diese Befunde weisen darauf hin, dass die ERN in engem Zusammenhang mit Kompensationsmechanismen nach einem Fehler steht und dass Probanden durch ein Fehlerereignis sensibilisiert werden, die nächste Aufgabe mit höherer Präzision zu beantworten, um ein weiteres Fehlerereignis zu vermeiden (auf Kosten der Antwortgeschwindigkeit). Wir erhielten diesbezüglich jedoch keinen signifikanten Befund, so dass wir die hierzu dargestellten Vorbefunde nicht bestätigen können.

Bezüglich der Interferenz zeigten sich bei hohem Interferenzgrad eine signifikant höhere Fehlerquote sowie signifikant längere Reaktionszeiten richtiger Antworten als bei niedrigem Interferenzgrad. Dies war zu erwarten, da inkongruente Stimuli aufgrund ihrer unterschiedlich flankierenden Elemente schwerer zu entschlüsseln sind. Verstärkte Aufmerksamkeit ist erforderlich, wenn ablenkende Reize die korrekte Aufgabenerfüllung zu beeinträchtigen drohen (Weissmann et al., 2005).

Die Ergebnisse zur Fehlererwartung lieferten bezüglich der Fehleranzahl sowie der Anzahl korrekter Reaktionen keine signifikanten Befunde. Einzig die Reaktionszeiten waren in der schweren Farbbedingung im Vergleich zur vermeintlich leichteren Bedingung signifikant erhöht. Dies lässt sich anhand des zusätzlichen Zeitkriteriums in der schweren Farbbedingung erklären, das mit ausschlaggebend für die Bewertung der Reaktionen als „richtig“ oder „falsch“ war und das den Probanden nicht bekannt war. Durch ein negatives Fehlersignal wurden den Probanden in der schweren Bedingung Fehler aufgezeigt, die für diese so nicht fassbar bzw. unerwartet waren. Dies könnte zu einer Verunsicherung einhergehend mit „längerem Überlegen“ geführt haben, was somit den Befund signifikant längerer Reaktionszeiten in der schweren Farbbedingung erklären könnte.

Hinsichtlich der unterschiedlichen „Fehlertypen“ präsentierten sich die meisten Fehler in Form von Handfehlern, dann in Form von Fingerfehlern und am seltensten in Form von Doppelfehlern (gleichzeitig falscher Finger und falsche Hand). Die Reaktionszeiten waren bei Doppelfehlern am kürzesten und bei Handfehlern am längsten; für Fingerfehler traten mittlere Reaktionszeiten auf. Die entsprechenden Kontraste fielen allesamt signifikant aus. Die Fehlerbedingung, die am häufigsten vorkam, war somit durch besonders lange Reaktionszeiten charakterisiert, während der seltenste Fehlertyp (Doppelfehler) mit den schnellsten Reaktionszeiten einherging. Dieser Befund erscheint zunächst widersprüchlich, da man normalerweise davon ausgehen würde, dass die Antwortgeschwindigkeit auf Kosten der Antwortgenauigkeit geht, was sich in einer erhöhten Fehleranzahl (und einer kleinen ERN-Amplitude) abzeichnet (Gehring et al., 1993, 2002; Falkenstein et al., 2000). Hier muss jedoch die Art des Fehlers genauer betrachtet werden, was nicht Bestandteil der Untersuchung von Gehring et al. (1993) war⁵. Es ist ersichtlich, dass Doppelfehler schwerwiegende Fehler sind. Hier wird mit der falschen Hand und dem falschen Finger geantwortet. Beide Parameter müssen demnach falsch gemacht werden. Dies schlägt sich in einer

⁵ Hier hatte es nur Handfehler gegeben, d.h. die Antwort erfolgte durch Drücken eines Dynamometers mit der linken bzw. rechten Hand.

insgesamt geringen Fehleranzahl dieses Fehlertyps nieder. Man kann davon ausgehen, dass der Proband bei dieser Fehlerart unkonzentriert oder abgelenkt war, oder aber davon, dass er sehr schnell antworten wollte, weshalb kurze Reaktionszeiten bei Doppelfehlern die Regel waren. Bei Handfehlern sieht dies anders aus: Hier wurde zumindest mit dem richtigen Finger geantwortet, d.h. die Richtung des zentralen Pfeils wurde richtig erkannt. Der Proband hatte also seine Aufmerksamkeit korrekt auf den zentralen Pfeil gerichtet und nicht überhastet geantwortet. Dies würde längere Reaktionszeiten bei Handfehlern erklären. Wie lässt sich dadurch aber die hohe Fehleranzahl dieses Fehlertyps erklären und warum standen nun Fingerfehler bezüglich Fehleranzahl und Reaktionszeit zwischen Doppelfehlern und Handfehlern (d.h. mittlere Fehleranzahl und mittlere Reaktionszeiten bei Fingerfehlern)? Dieser Befund könnte sich ebenfalls durch die Fehlerart erklären lassen. So wird bei Fingerfehlern mit der korrekten Hand, aber nicht mit dem korrekten Finger geantwortet. Bei Fingerfehlern wurde die Pfeilart (geschlossenes vs. offenes Ende) der richtigen Hand zugeordnet, der zentrale Pfeil jedoch wurde dem falschen Finger zugeordnet. Wahrscheinlich war die Aufmerksamkeit der Probanden insgesamt eher auf den zentralen Pfeil gerichtet, der von mehr oder weniger divergierenden Pfeilen flankiert wurde, als auf die Pfeilart und somit Zuordnung der richtigen Hand, was insgesamt mehr Handfehler als Fingerfehler erklären würde. Es ist weiter möglich, dass die Richtung des Pfeils für die Probanden bedeutsamer und besser nachvollziehbar war als die Bedeutung der Pfeilart. Für jeden Probanden war von Anfang an die Bedeutung eines Pfeiles klar. Zeigt der Pfeil nach links, so muss mit dem linken Finger der jeweiligen Hand geantwortet werden, zeigt er nach rechts, mit dem rechten Finger. Dies war intuitiv einsichtig und musste nicht erst im Sinne der Aufgabeninstruktion neu „gelernt“ werden. Die Pfeilart und Zuordnung einer Pfeilart zur jeweiligen Hand war für die Probanden jedoch komplett neu. Es gab also keine bereits zuvor gelernten Verhaltensweisen, die dieser Bedingung entsprachen. Dies wird auch durch die willkürliche Zuordnung einer Pfeilart zu einer Hand unterstützt und durch den Wechsel der Zuordnung zu einer Hand nach jedem Block noch verstärkt. Mit diesem Denkansatz

könnte sich der Befund der hohen Anzahl an Handfehlern und langen Reaktionszeiten bei eben dieser Bedingung erklären lassen, ebenso wie die Befunde zur ERN (s.u.).

4.2 Elektrophysiologische Daten

4.2.1 Einflussfaktoren auf ERN und Pe

Wie bereits mehrfach in anderen Studien beschrieben (Falkenstein et al., 1991; Gehring et al., 1993; Holroyd & Coles, 2002), konnte ein signifikanter Unterschied im EEG nach richtigen Antworten im Vergleich zu Fehlern für die ERN wie auch für die Pe dargestellt werden.

4.2.1.1 Die Fehlerarten

Bei den Fehlerarten erhielten wir die größte Amplitude der ERN für Doppelfehler und die niedrigste Amplitude für Handfehler. Die ERN-Amplitude für Fingerfehler lag zwischen den beiden übrigen Fehlertypen. Dabei zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen allen Fehlertypen. Dieser Befund unterstützt in gewisser Weise die Theorie der Fehlerentdeckung von Falkenstein et al. (1991). Nach der Fehlerverarbeitungstheorie ist die ERN am größten, wenn Fehler und richtige Antwort am stärksten voneinander abweichen, d.h. der Mismatch zwischen korrekter und fehlerhafter Reaktion besonders groß ist. Demnach sollte die größte Amplitude der ERN bei Doppelfehlern auftreten, da hier der falsche Finger und die falsche Hand gewählt wurden, was am stärksten von der geforderten Antwort abweicht. Bernstein et al. (1995) fanden in einer Untersuchung, deren Grundlage ein 4-finger reaction time task war, die größte ERN-Amplitude bei Doppelfehlern, was mit unseren Ergebnissen übereinstimmt. Die höchste Fehlerrate und kleinste ERN-Amplitude fanden sie jedoch bei Fingerfehlern, d.h. für Fehler, bei denen der „Fehlerfinger“ unmittelbar neben dem Finger für die richtige Antwort lag. Dieser Modalität sprachen sie die größte Ähnlichkeit zur erforderten Antwort zu. Daraus folgerten die Untersucher, dass die Amplitude der ERN widerspiegelt, wie sehr ein Fehler von der richtigen Antwort

abweicht (Bernstein et al., 1995; Falkenstein et al., 1996). Je größer der Mismatch, also je stärker die gegebene Antwort von der geforderten Antwort abweicht, desto größer ist auch die ERN (Falkenstein et al., 1998, 2000). Unser Versuchsergebnis bestätigt diesen Befund also nur zum Teil. Fraglich ist jedoch, ob der Mismatch tatsächlich bei Fingerfehlern am kleinsten ist (wie von Bernstein et al. postuliert) und nicht doch bei Handfehlern, worauf unsere Verhaltensdaten hinweisen. Hier wurden die meisten Fehler in Form von Handfehlern gemacht, was darauf hindeutet, dass diese Art von Falschantwort doch am meisten der geforderten Reaktion entspricht. Bei dieser Fehlerart wurde lediglich die Art des Pfeils (also offener vs. geschlossener Pfeil) nicht richtig erkannt, die Pfeilrichtung wurde hingegen korrekt bestimmt. Wenn man die Antworten also auf Stimulusebene diskutiert, so scheint der Mismatch bei Fingerfehlern größer zu sein als bei Handfehlern, was mit einer größeren ERN für Fingerfehler als für Handfehler einhergehen würde. Unsere Versuchsergebnisse stünden demnach vollkommen in Einklang mit der Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein.

In jedem Fall sprechen sowohl unsere Befunde als auch die von Bernstein et al. (1995) gegen die Konfliktverarbeitungstheorie von Carter et al. (1998), die besagt, dass mit steigendem Antwortkonflikt (im Anschluss an eine fehlerhafte Reaktion) auch die Amplitude der ERN zunehmen sollte. Antwortkonflikt wird hierbei durch die gleichzeitige Repräsentation bzw. Aktivierung der korrekten und der falschen Reaktion induziert. Je stärker dabei die neuronale Repräsentation der korrekten Reaktion im Anschluss an einen Fehler ist, desto größer ist auch der resultierende Konflikt. Außerdem ist der Konflikt dieser Theorie zufolge umso größer, je ähnlicher sich fehlerhafte und korrekte Reaktion sind, wodurch eine hohe ERN-Amplitude entsteht. Am Beispiel der Doppelfehler ist ersichtlich, dass diese Reaktion am meisten von der geforderten Reaktion abweicht, die neuronale Repräsentation somit sehr unterschiedlich ausfällt, was zu wenig Konflikt und dementsprechend zu einer kleinen ERN-Amplitude führen sollte. Die Daten zu unserer a priori Hypothese widersprechen demnach der Konfliktverarbeitungstheorie von Carter et al. (1998) und erhärtet die

Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein et al. (1991), unter der Voraussetzung der Interpretation des Mismatches auf Stimulusebene.

Die Befunde zur Pe entsprachen in der vorliegenden Arbeit denen der ERN. So zeigte sich die größte Pe-Amplitude bei Doppelfehlern und die kleinste bei Handfehlern. Für Fingerfehler fand sich eine mittlere Pe-Amplitude. Beim Vergleich der Pe zwischen den verschiedenen Fehlertypen fanden sich durchweg signifikante Ergebnisse. Die Pe repräsentiert jedoch einen anderen Aspekt der Fehlerverarbeitung als die ERN (Nieuwenhuis et al., 2001; O`Connell et al., 2007; Hermann et al., 2004). Mit steigender Fehleranzahl wird die Pe kleiner, was Falkenstein et al. (2000) bereits beschrieben. Dies traf auch für unseren Befund zur Pe zu und unterstützt ebenfalls die Annahme, dass es sich auch bei der Pe um einen subjektiven Fehlerbewertungsprozess handelt. So werden wahrscheinlich, wie auch bei der ERN, seltene Fehler subjektiv als gravierender wahrgenommen als häufige Fehler.

4.2.1.2 Manipulation „Fehlererwartung“

In der Manipulation „Fehlererwartung“ erhielten wir für ERN und Pe keine signifikanten Effekte für die schwere vs. leichte Farbbedingung, was unserer a priori Hypothese einer signifikant größeren ERN in der leichten Farbbedingung (d.h. bei geringer Fehlererwartung) widersprach. Gemäß der Theorie des Verstärkungslernens von Holroyd et al. (2002) hat die Erwartungshaltung der Probanden einen entscheidenden Einfluss auf die ERN (Holroyd & Coles, 2002). Ihr zufolge zeigen die Signale des Verstärkungslernens im Mesencephalon an, ob die gerade ablaufenden Ereignisse besser oder schlechter sind als erwartet. Die Bewertung basiert hierbei auf vorherigen Lernerfahrungen. Wenn ein Ereignis schlechter ausfällt als erwartet, dann zeigt sich eine verminderte Aktivität des mesencephalen dopaminergen Systems (MDS), was zu einer Enthemmung der Neurone des ACC im medialen präfrontalen Kortex – und damit zur Generierung der ERN – führt (Holroyd et al., 2002).

Unser Befund würde diese Theorie somit nicht unterstützen. Es ist möglich, dass es bei den Probanden keine Erwartungshaltung hinsichtlich der Farbbedingung gab und daher die ERN für beide Bedingungen ähnlich ausfiel. Im eigentlichen Sinne hatte es in

der schweren Farbbedingung ja tatsächlich auch nicht mehr Fehler gegeben. Es kam zwar häufiger zu einem Fehlerfeedback, die falsche Taste wurde aber nicht signifikant häufiger gedrückt. Dies könnte erklären, warum die erwarteten Effekte für die Fb-ERN zum Teil zu sehen waren (s. u.), für die Reaktions-ERN aber eben nicht, da diese die „eigene“ Fehlerverarbeitung der tatsächlichen Reaktion widerspiegelt. Des Weiteren waren die Intertrial-Abstände für diese komplexe Aufgabenstellung mit 1500 ms sehr kurz, so dass es möglich ist, dass die Probanden mit der Bearbeitung des Tasks so beschäftigt waren, dass sie kognitiv nicht dazu in der Lage waren, eine erhöhte Fehlererwartung in einer Farbbedingung generalisiert wahrzunehmen.

4.2.1.3 Manipulation „Interferenz“

Bezüglich der Manipulation „Interferenz“ erhielten wir ebenfalls keine signifikanten Ergebnisse für ERN und Pe, was unserer a priori Hypothese, eine größere ERN im Anschluss an kongruente Stimuli vorzufinden (Scheffers et al., 2000; Yeung et al., 2004), widersprach. Nach der Konfliktverarbeitungstheorie werden nach einem Fehler geforderte und tatsächlich gegebene Antworten auf neuronaler Ebene repräsentiert und miteinander verglichen. Konflikt entsteht hierbei, wenn diese beiden Repräsentationen voneinander abweichen, was zur Generierung der ERN führt (Holroyd et al., 2003). Hierbei gilt: Je größer der Konflikt, desto größer die ERN (Botvinick et al., 2001). Das Ausmaß an Konflikt wird dabei unter anderem durch den Grad der neuronalen Repräsentation der miteinander konkurrierenden Antworteinheiten bedingt. Die neuronale Repräsentation kongruenter Stimuli (bzw. der mit kongruenten Stimuli verknüpften Antwortalternativen) ist aufgrund ihrer Beschaffenheit hierbei stärker als die inkongruenter Stimuli, was zu großem Konflikt bei Fehlern auf kongruente Stimuli führt und damit zu einer großen ERN. Diese Theorie konnten wir nicht unterstützen, da sich wie oben beschrieben keinerlei Effekt hinsichtlich der Interferenzgrade in unseren Befunden zeigte. Auch erhielten wir in der Kombination der Fehlererwartung mit den Interferenzgraden keinerlei signifikante Interaktionen für ERN und Pe. Da der Versuchsdurchlauf recht lang war – er war unterteilt in vier Blöcke mit jeweils anschließender Pause, deren Länge die Probanden

selbst bestimmen durften – stellten wir die Vermutung an, dass sich Effekte hinsichtlich der Interferenz eventuell in den einzelnen Versuchsblöcken gezeigt hatten, sich im Gesamtexperiment jedoch verloren. Deshalb führten wir unsere Analysen zur Interferenz zusätzlich getrennt für die Versuchsblöcke 1 bis 4 durch. Bei dieser zusätzlichen Analyse zeigte sich für Block 1 eine signifikant höhere ERN für niedrig-interferente im Vergleich zu hoch-interferenten Pfeilstimuli, was der Konfliktverarbeitungstheorie entsprechen würde. Für die Pe zeigten sich keine signifikanten Effekte. Für Block 2 zeigte sich jedoch ein genau gegensätzliches Ergebnis. Hier fiel die ERN signifikant größer bei hoher Interferenz aus, was wiederum der Konfliktverarbeitungstheorie widersprechen würde. Auch zeigte sich diesmal für die Pe ein signifikanter Effekt mit größerer Pe-Amplitude bei hohem Interferenzgrad. Für Block 3 und 4 gingen jegliche Effekte sowohl für die ERN als auch für die Pe verloren. Auch die Untersuchung einer Substichprobe mit $n=14$ (mit ausreichend vielen Segmenten dieser Stichprobe in allen Blöcken) getrennt für die Blöcke 1 bis 4 lieferte vergleichbare Befunde wie zuvor dargestellt, mit dem Unterschied, dass sich in Block 3 ein Trend für eine höhere ERN-Amplitude bei niedrigem Interferenzgrad zeigte. Anhand der dargestellten Ergebnisse wird deutlich, dass sich in unserer Untersuchung keine einheitlichen Ergebnisse hinsichtlich des Interferenzgrades zeigten und wir somit die Annahme eines hohen post-response Konflikts bei kongruenten Stimuli mit einer daraus resultierenden hohen ERN-Amplitude – wie sie im Rahmen der Konfliktverarbeitungstheorie postuliert wird – so nicht bestätigen können. Fraglich ist, ob Interferenzgrade generell die ERN in eine bestimmte Richtung beeinflussen können. Bezüglich der Konfliktverarbeitungstheorie ist es wichtig zu ermitteln, an welcher Stelle der Antwortverarbeitung Konflikt entsteht (McLeod, 1991) und an welcher Stelle der Antwortverarbeitung der ACC den Konflikt entdeckt und verarbeitet (van Veen et al., 2002). Bei inkongruenten Stimuli ist eine Dimension des Stimulus mit der korrekten Antwort assoziiert, die andere Dimension des Stimulus mit der Falschantwort. Daher wurde diskutiert, dass inkongruente Stimuli nicht nur Antwortkonflikt, sondern auch Konflikt auf der Stufe der Stimulusevaluation induzieren, weshalb der Vergleich kongruenter mit inkongruenten Stimuli diese zwei Dimensionen der Interferenz

beeinflussen könnte (Kornblum, Whipple & Requin, 1999). Van Veen et al. (2002) untersuchten in einem Versuch die Auswirkungen von „Stimulus-Konflikt“ und Antwortkonflikt auf die Aktivität im ACC. Hierbei konnten sie eine gesteigerte Aktivität im ACC jedoch nur bei Antwortkonflikt verzeichnen, was aufgrund der starken Verbindung des ACC zu motorischen Arealen nicht verwunderlich ist. Darüber hinaus vermuteten sie, dass eine ACC-Aktivierung jedoch nicht auf Antwortkonflikt limitiert sei, sondern dass dieser ebenfalls durch andere Quellen, die Konflikt induzieren, aktiviert werden könne, wie z.B. nach unerwartetem Fehlerfeedback. Für unsere Ergebnisse würde dies bedeuten, dass es – sofern Konflikt tatsächlich die Amplitude der ERN moduliert – neben den konflikt-induzierenden Interferenzgraden noch andere konflikt-induzierende Faktoren gegeben haben könnte, die die Amplitude der ERN beeinflusst haben, weshalb wir keine einheitlichen Ergebnisse hinsichtlich der Interferenz erhielten. Hier wäre an die Farbbedingungen zu denken, von der eine mit einer erhöhten Fehlererwartung assoziiert war, was beim Wahrnehmen dieser Farbe an sich schon zu Konflikt geführt haben könnte.

In unserem Experiment könnten auch der Zeitfaktor und die hohen Anforderungen an die Probanden dazu geführt haben, dass sich die Interferenzgrade nicht auf die ERN auswirken. Es könnte sein, dass sich im Laufe des Experiments bei den Probanden eine gewisse „Gleichgültigkeit“ gegenüber den Stimuli einstellte und sie hauptsächlich damit beschäftigt waren, die monotone Aufgabe möglichst präzise zu bewältigen und alles andere auszublenden, wofür auch sprechen würde, dass sich die Interferenzeffekte (bei grundsätzlicher Widersprüchlichkeit) über das gesamte Experiment schließlich verloren.

4.2.2 Einflussfaktor COMT (Katechol-O-Methyltransferase)

Die ERN, als elektrophysiologischer Parameter der Fehlerverarbeitung, wird im ACC generiert (Dehane, Posner & Tucker, 1994; vgl. auch Gehring, Himle & Nisenson, 2000). Nach Holroyd et al. (2003) spielt Dopamin bei der Generierung der ERN bzw. beim

Lernen aus Fehlern (Klein et al., 2007) eine entscheidende Rolle. Als Dopamin-inaktivierendes Enzym hat die COMT einen erheblichen Einfluss auf den Dopaminhaushalt, insbesondere in präfrontalen Hirnarealen (Weinberger et al., 2001), weshalb sie auch die ERN maßgeblich beeinflussen könnte. Da je nach Genotyp eine unterschiedliche Aktivität der COMT vorliegt (Lachmann et al., 1996), variiert vermutlich auch die ERN abhängig vom Genotyp. Lachmann et al. (1996) beschrieben einen Polymorphismus in Codon 158 des COMT-Gens (Val¹⁵⁸Met), demgemäß – je nach Genotyp – entweder die Aminosäure Valin oder Methionin in das Endprodukt eingebaut wird, wobei der Einbau von Methionin (im Vergleich zu Valin) zu einem hitzelabileren und damit weniger aktiven Enzym führt, was höhere Dopaminspiegel zur Folge hat. In der Analyse des Einflusses der COMT-Genotypen auf die Ausprägung der ERN erhielten wir ein signifikantes Ergebnis für die Interaktion „Fehlererwartung x COMT-Genotyp“: Für die Met-Met-Gruppe war die ERN bei hoher Fehlererwartung am kleinsten, für die Val-Val-Gruppe hingegen am größten, wobei beide Effekte signifikant waren. Für die Met-Val-Gruppe zeigte sich kein signifikanter Einfluss der Fehlererwartung auf die Amplitude der ERN. Die Fehlererwartung scheint also – abhängig vom COMT-Genotypen – die ERN in unterschiedlicher Weise zu beeinflussen. Der Befund einer niedrigen ERN bei hoher Fehlererwartung, wie es für die Met-Met-Gruppe gefunden wurde, würde in Einklang mit der Theorie des Verstärkungslernens stehen. Doch wie lässt sich der genau gegensätzliche Befund in der Val-Val-Gruppe erklären (der dieser Theorie widersprechen würde)? Eine mögliche Erklärung könnte in der Aktivität der COMT in der Val-Val-Gruppe liegen. Die Theorie des Verstärkungslernens postuliert, dass nach einem Fehler durch das MDS ein Fehlersignal (Dopamin) aus den Basalganglien an den ACC gesendet wird. Ein Fehler erzeugt eine phasische Abnahme der Aktivität der Neurone des MDS, was zur Enthemmung der apikalen Dendriten von Motoneuronen im ACC führt und somit zur Generierung der ERN (Holroyd, Nieuwenhuis, Yeung & Cohen, 2003). Ist das Ergebnis einer Handlung schlechter als erwartet, so kommt es zu einem Abfall der dopaminergen Aktivität im MDS (Schultz et al., 1995; Montague et al., 1996), was zu einem Anstieg der ERN-Amplitude führt. Niedrige Dopaminspiegel könnten demnach

gegebenenfalls eine hohe ERN-Amplitude erklären. Dies würde unseren Befund einer höheren ERN-Amplitude in der Val-Val-Gruppe erklären, da bei diesem Genotypen verminderte Dopaminspiegel zu verzeichnen sind (Lachmann et al., 1996; Egan et al., 2001) (s.u.). Allerdings ist damit noch nicht geklärt, warum dies nur in der schweren Farbbedingung, also bei einer hohen Fehlererwartung auftreten sollte; schließlich fanden wir hinsichtlich der Amplitude der ERN keinerlei Haupteffekte für „COMT“ unabhängig von der Fehlererwartung.

Untersuchungen zur Aktivität der COMT für die jeweiligen Genotypen ergaben, wie schon oben angeführt, eine thermostabilere COMT für die Val-Val-Gruppe als für die Met-Met-Gruppe (Lachmann et al., 1996), woraus ein aktiveres Enzym für die Val-Val-Gruppe resultiert. Heterozygote Personen lagen bezüglich Hitzestabilität und Enzymaktivität zwischen diesen beiden Gruppen. Für die Val-Val-Gruppe bedeutet dies, geringere Dopaminspiegel im synaptischen Spalt zu haben, was zu einer eingeschränkten präfrontalen Funktion führt (Egan et al., 2001). Dieser Effekt zeigte sich nur präfrontal, nicht aber in den Basalganglien (Gogos et al., 1998; Meyer-Lindenberg et al., 2007). Diesem Befund zufolge spielt Dopamin in den Basalganglien in Abhängigkeit des COMT-Genotyps also keine Rolle in der Modulation der ERN. Ein eventueller Einfluss auf die ERN ließe sich somit nicht durch einen direkten Effekt in den Basalganglien erklären. Wahrscheinlich spielt hier die unterschiedliche präfrontale Funktion in Abhängigkeit vom COMT-Genotyp in ihrer Auswirkung auf die ERN die entscheidende Rolle. Vermutlich wird das ACC selbst in seiner Aktivität direkt von der COMT beeinflusst, was auch schon von Ehlis et al. (2007) in einer Studie zum Einfluss der COMT auf präfrontale Gehirnfunktionen bei Schizophrenie-Patienten dargestellt werden konnte. Sie beschrieben anhand eines elektrophysiologischen Markers zur präfrontalen Gehirnaktivität, der No-Go-Anteriorization/NGA, dessen Ursprung direkt im ACC liegt, eine erhöhte NGA für homozygote Met-Allel Träger, was zeigt, dass der COMT-Genotyp eine entscheidende Rolle für präfrontale Gehirnfunktionen und exekutive Kontrolle spielt. Unser gegensätzlicher Befund einer hohen ERN bei hoher Fehlererwartung für die Val-Val-Gruppe und einer niedrigen ERN in der gleichen Bedingung für die Met-Met-Gruppe könnte durch einen direkten Effekt der COMT im

ACC erklärt werden. Weiter ist es möglich, dass der ACC über nicht dopaminerge Mechanismen selbst in der Lage ist Fehler zu erkennen (Frank et al., 2007) und über andere Bahnen einen Abfall der Dopaminspiegel auszulösen vermag, was in einer gesteigerten ERN resultiert. Möglich ist auch, dass andere Neurotransmitter die Ausprägung der ERN-Amplitude beeinflussen (Frank et al., 2005). So gelang es Fallgatter et al. (2004) hohe ERN-Amplituden indirekt bei erhöhten Serotoninspiegeln nachzuweisen. Hohe Serotoninkonzentrationen können womöglich die Dopaminfreisetzung hemmen (Nocjar et al., 2002) und somit durch einen erniedrigten Dopaminspiegel zu einer Erhöhung der ERN führen.

Interessant ist der Befund, dass die Val-Val-Gruppe in der schweren Farbbedingung signifikant weniger Fehler machte als die Met-Val-Gruppe. Zwar zeigte sich für den Haupteffekt „COMT“ insgesamt nur ein statistischer Trend und im post-hoc t-Test für unabhängige Stichproben zeigte sich kein signifikanter Effekt beim Vergleich mit der Met-Met-Gruppe, dennoch könnte die höhere ERN-Amplitude (als Zeichen eines intensiveren Verhaltens-Monitorings) der Val-Val-Gruppe in dieser Bedingung zu einem tendenziell besseren Verhaltens-Outcome geführt haben. Andererseits könnte die geringere Fehleranzahl auch mit ein Grund für die hohe ERN der Val-Val-Gruppe in der schweren Farbbedingung sein. So wird bei einer geringen Fehleranzahl ein Fehler weniger erwartet. Tritt dann ein Fehler auf, widerspricht das der Erwartungshaltung des Subjekts, das heißt ein Ereignis fällt schlechter aus als erwartet, was mit einem negativen Dopaminsignal einhergeht und somit in einer höheren ERN-Amplitude resultiert (Schultz et al., 1995; Montague et al., 1996). Warum die Val-Val-Gruppe in der schweren Bedingung besser abschnitt als die Met-Met-Gruppe, wäre daraus aber zunächst einmal nicht ersichtlich.

Für die Verhaltensleistung im Anschluss an eine Falschantwort wies die Met-Met-Gruppe mit den meisten korrekten Antworten in dieser Bedingung das beste Ergebnis auf. Die Val-Val-Gruppe schnitt hier am schlechtesten ab; die Met-Val-Gruppe lag zwischen den beiden homozygoten Gruppen. Insgesamt war dieser Befund jedoch nur als Trend (d.h. tendenzieller Haupteffekt des Faktors „COMT-Genotyp“) zu verzeichnen, wobei sich in den entsprechenden post-hoc Tests signifikante

Unterschiede zwischen der Val-Val-Gruppe und den beiden anderen Gruppen zeigten. Dieser Befund steht in Einklang mit den Beobachtungen von Blasi et al. (2005), die mittels eines „variable attentional control (VAC) task“ Aufmerksamkeitsprozesse moduliert hatten und hierbei am meisten Fehler in der Val-Val-Gruppe fanden. Auch war die Aktivierung im dorsalen Cingulum bei dieser Gruppe am höchsten im Vergleich zu den anderen Gruppen. So vermuteten sie, dass das „Met“-Allel die Antwort des cingulären Kortex bei Konfliktsituationen durch die Modulierung des Dopaminspiegels verbessere (Blasi et al., 2005). Hier scheint sich die eingeschränkte präfrontale Funktion bei Vorliegen zweier Val-Allele bemerkbar zu machen. Da mit präfrontalen Funktionen des ACC Prozesse der Reaktionsauswahl (Bench et al., 1993; Posner & Dehaene, 1994; Raichle et al., 1994; Taylor, Kornblum, Minoshima, Oliver & Koeppe, 1994) sowie Aufmerksamkeitsprozesse zur Initiierung von Verhalten (Cabeza & Nyberg, 2000; Posner, Petersen, Fox & Raichle, 1988) und die Lenkung der Aufmerksamkeit auf verhaltensrelevante Stimuli in Verbindung gebracht werden, ist ersichtlich, dass eine eingeschränkte präfrontale Funktion mit mehr Fehlerereignissen assoziiert sein kann. Ungeklärt bleibt hierbei die Dissoziation zu den oben genannten Befunden, also die geringere Fehleranzahl in der Val-Val-Gruppe isoliert für die schwierige Bedingung.

Für die Pe ergaben sich ähnliche Befunde wie für die ERN. So ergab die Interaktion „Fehlererwartung x COMT-Genotyp“ ein signifikantes Ergebnis. Wieder zeigten sich hier eine niedrige Pe-Amplitude bei hoher Fehlererwartung für die Met-Met-Gruppe und ein gegenläufiger Befund in der Val-Val-Gruppe. Signifikant war dieser Befund jedoch nur für die Met-Met-Gruppe. Dies hatten wir bereits bei der ERN verzeichnen können. Für die heterozygote Gruppe war erneut kein Unterschied der Pe-Amplitude in Abhängigkeit von der Fehlererwartung zu verzeichnen.

4.2.3 Einflussfaktor „Fröhlichkeit“

Im Anschluss an den Versuchsdurchlauf füllten die Probanden eine Liste mit Eigenschaftswörtern aus, die dazu dienen sollte, die Stimmungslage der Probanden während des Versuchsdurchlaufes zu erfassen. Effekte zeigten sich hierbei insbesondere für die Faktoren „Fröhlichkeit“ und „Hilflosigkeit“, deren Auswirkung auf

die ERN bzw. Fb-ERN weiter analysiert wurde. Die Versuchsgruppe wurde hierzu unterteilt in eine Gruppe, die während des Experiments nach eigenen Angaben „fröhlich“ (= Gruppe „hohe Fröhlichkeit“; Mediengruppe 2), und eine Gruppe, die wenig fröhlich (= Gruppe „geringe Fröhlichkeit“; Mediengruppe 1) war. Es zeigte sich generell eine signifikant höhere ERN in der Gruppe „hohe Fröhlichkeit“. Die Stimmungslage hatte demnach einen signifikanten Einfluss auf die ERN in unserer Versuchsgruppe. Es ist bereits bekannt, dass der vACC an der Bewertung emotionaler und motivationaler Informationen sowie der Regulation emotionaler Reaktionen (Devinsky et al., 1995; Teasdale et al., 1999; Vogt et al., 1992; Whalen et al., 1998) beteiligt ist. Des Weiteren wird motivationalen und affektiven Faktoren eine wichtige Rolle in ihrer Auswirkung auf die ERN zugeschrieben (Hajcak, McDonald, et al. 2004; Luu & Tucker, Derryberry, Reed & Palsen, 2003; Pailing & Segalowitz, 2004). Auch West & Travers (2008) fanden Modulationen der ERN abhängig vom Grad der Fröhlichkeit. Sie fanden eine größere ERN bei den Probanden, die zu Beginn ihres Versuchs fröhlich waren. Sie folgerten daraus, dass eine positive Stimmung eine erleichternde Auswirkung auf Fehlerentdeckungsprozesse und kognitive Kontrolle haben könnte. Solche Emotionen könnten auch Änderungen der Aufmerksamkeit bedingen, was sich wiederum in der ERN widerspiegelt (Peter et al. 2011). Larson et al. (2006) fanden eine höhere ERN bei Probanden die einen EFT bearbeiteten und hierbei während des Versuchsdurchlauf erfreuliche Bilder eingeblendet bekamen, im Vergleich zu neutralen oder unerfreulichen Bildern. Sie folgerten hieraus, dass es bei positiven Bildern zu einer vereinfachten Stimulusverarbeitung kommen könnte, was in einer hohen ERN resultiert. Unsere eigenen Befunde einer insgesamt erhöhten ERN-Amplitude in der „fröhlichen“ Mediengruppe stimmen mit den zuvor genannten Daten und Annahmen überein.

Auch eine neuropharmakologische Ursache des Stimmungseffektes auf die ERN wäre denkbar. Wie bereits in der Diskussion der COMT-Genotypen dargestellt, ist es möglich, dass auch andere Neurotransmitter zusätzlich zu Dopamin Auswirkungen auf die Ausprägung der ERN-Amplitude nehmen (Frank et al., 2005). Fallgatter et al. (2004) konnten hohe ERN-Amplituden indirekt mit erhöhten Serotoninkonzentrationen in

Verbindung bringen. Serotonin ist ein Neurotransmitter, der unter anderem eine stimmungsaufhellende Wirkung vermitteln kann. So ist es möglich, dass die Gruppe „geringe Fröhlichkeit“ niedrigere Serotoninkonzentrationen aufwies, was die ERN im Sinne einer niedrigeren Amplitude veränderte. Weiter ist es möglich, dass hohe Serotoninkonzentrationen die Dopaminfreisetzung hemmen können (Nocjar et al., 2002) und dadurch den dopaminergen Abfall, der die ERN auslöst, weiter verstärken. Im Umkehrschluss könnten geringe Serotoninkonzentrationen höhere Dopaminspiegel bedingen, und dadurch den dopaminergen Abfall, der die ERN auslöst, verringern. Die generell niedrigere ERN in der Gruppe „geringe Fröhlichkeit“ könnte so auch auf neuropharmakologischer Ebene erklärt werden. Da wir in unserer Studie jedoch keine Serotoninspiegel bestimmt haben, bleibt die Vermutung letztendlich spekulativ.

Weiter analysierten wir die Auswirkung der Fehlererwartung in Abhängigkeit vom Grad der Fröhlichkeit auf die ERN. Wir erhielten hierbei einen signifikanten Effekt der Fehlererwartung nur für die Gruppe „geringe Fröhlichkeit“. Hier wies die ERN bei geringer Fehlererwartung eine verhältnismäßig hohe Amplitude, bei hoher Fehlererwartung hingegen eine signifikant niedrigere Amplitude auf. Für die Gruppe „hohe Fröhlichkeit“ zeigte sich ein tendenziell gegenläufiges Ergebnis, welches jedoch nicht signifikant ausfiel. Beim Vergleich der Gruppen untereinander zeigten sich sowohl bei hoher Fehlererwartung als auch bei niedriger Fehlererwartung signifikante Ergebnisse (mit insgesamt erhöhten ERN-Amplituden in der „fröhlichen“ Subgruppe, s.o.). Der Befund innerhalb der Gruppe „geringe Fröhlichkeit“ unterstützt die Theorie des Verstärkungslernens, die eine entsprechende Modulation der ERN in Abhängigkeit von der Erwartungshaltung vorhersagt (Holroyd et al., 2003). Warum dieser Effekt jedoch nur in der Gruppe „geringe Fröhlichkeit“ zu verzeichnen war, ist nicht unmittelbar ersichtlich. Ein Grund könnten möglicherweise Deckeneffekte in der Gruppe „hohe Fröhlichkeit“ sein, die einen weiteren Anstieg der ERN-Amplitude in der einfachen im Vergleich zur schweren Farbbedingung – und somit eine bedingungsabhängige Modulation der ERN – verhindert haben könnten.

Weiter fiel auf, dass die Auswirkung der Fehlererwartung auf die ERN in der Gruppe „geringe Fröhlichkeit“ insbesondere bei hoher Interferenz zu verzeichnen war. Bereits

zuvor hatten wir einen Einfluss der Fehlererwartung zusammen mit dem Faktor „Fröhlichkeit“ (signifikant nur in Gruppe „geringe Fröhlichkeit“) darstellen können. Da sich Effekte hinsichtlich dieses Zusammenhanges insbesondere bei hohem Interferenzgrad zeigten, muss eben dieser einen entscheidenden Beitrag zur Beeinflussung der ERN leisten. Vermutlich steigerten Stimuli hohen Interferenzgrades aufgrund ihrer Beschaffenheit die Aufmerksamkeit der Probanden. Ein hoher Interferenzgrad bedeutet eine hohe Konflikthaftigkeit des Reizes (van Veen et al., 2002) und höhere Anforderungen an die Probanden, diesen richtig zu entschlüsseln. Dies erfordert eine erhöhte Aufmerksamkeit bzw. Konzentration bei Entschlüsselung dieser Reize, um die richtige Antwort zu erbringen, was mit einer gesteigerten präfrontalen Aktivität und somit Generierung einer signifikant unterschiedlichen ERN in Abhängigkeit von der Fehlererwartung einhergehen könnte (eine signifikant höhere ERN bei geringer Fehlererwartung vs. hoher Fehlererwartung nur bei hohem Interferenzgrad). Bei niedrigem Interferenzgrad hatten wir keine signifikanten Befunde in Abhängigkeit von der Fehlererwartung erhalten.

Wir konnten zusammenfassend zeigen, dass motivationale und affektive Faktoren eine Rolle bei der Generierung der ERN spielen (Hajcak, McDonald, et al. 2004; Luu & Tucker, Derryberry, Reed & Pulsen, 2003; Pailing & Segalowitz, 2004). Dass die ERN eher die negative affektive Antwort auf Fehler widerspiegelt (und nicht nur die Entdeckung eines Fehlers anzeigt; Luu et al., 2000, 2003), kann ein Grund dafür sein, weshalb wir in der Gruppe „hohe Fröhlichkeit“ eine signifikant höhere ERN vorfanden. Vermutlich wurde diese Gruppe durch Fehler stärker negativ beeinflusst, als die Gruppe „geringe Fröhlichkeit“, die generell schon eine negativere Grundstimmung aufwies und durch Fehler demnach relativ weniger negativ affiziert wurde. Vermutlich war also die (affektiv-motivationale) Bedeutung eines Fehlers in der Gruppe „hohe Fröhlichkeit“ gravierender, was zu entsprechend hohen Amplituden der ERN führte (vgl. Hajcak et al., 2005).

Die Ergebnisse zur Pe liefen tendenziell in die gleiche Richtung wie die Befunde zur ERN. Motivationale und affektive Faktoren spielten vermutlich in gleichem Maße für ERN und Pe eine Rolle.

4.2.4 Feedback-ERN (Fb-ERN)

Die Feedback-ERN ist eine ERN-ähnliche Negativierung, die im Anschluss an eine negative Rückmeldung (= externes Fehlersignal) generiert wird (Miltner, Braun & Coles, 1997; Mueller et al., 2005; Ruchow et al., 2002). Ihr Maximum tritt demnach später auf als das der antwortbezogenen ERN (ca. 250-350 ms nach Feedback-Stimulus), da sie auf externen Stimuli basiert (Ehlis et al., 2005). Ihren Ursprung scheint sie ebenfalls im ACC zu haben (Luu et al., 2003; Miltner et al., 1997; Ruchow et al., 2002). In unserem Versuchsdurchlauf trat ein Fehlersignal wie gewöhnlich immer nach einer Falschantwort auf. Darüber hinaus gab es jedoch zwei Farbbedingungen, die die Fehlererwartung der Probanden modulieren sollten, was sich, wie wir vermuteten, auch auf die Fb-ERN auswirken würde. So hatte es in der schweren Farbbedingung ein variables (und den Probanden unbekanntes) Zeitfenster gegeben, in dem geantwortet werden musste, um ein korrektes Feedback zu erzielen. Dies bedeutet, dass Antworten, die aus Sicht der Probanden vermeintlich korrekt waren, aber im falschen Zeitfenster lagen (= „wrong-window“) und somit als falsch gewertet wurden, zu einem Fehlerfeedback führten, was für den Probanden nicht vorhersehbar war (= unerwarteter Fehler; „wrong-window“ Fehler in der schweren Farbbedingung). In der leichten Farbbedingung hatte es ein solches Zeitfenster nicht gegeben, so dass hier keine unerwarteten Fehler auftraten, sondern Fehlerfeedback ausschließlich dann gegeben wurde, wenn tatsächlich die falsche Taste gedrückt worden war (= erwartete Fehler). Wie erwartet, zeigte sich eine signifikant größere Fb-ERN für Antworten im falschen Zeitfenster (= unerwartete Fehler) im Vergleich zu tatsächlichen Falschantworten, was in Einklang mit der Theorie des Verstärkungslernens steht. Bezüglich der Fehlererwartung erhielten wir eine signifikant größere Fb-ERN nach tatsächlichen Falschantworten für die schwere Farbbedingung, also für die Aufgabenbedingung, in der die Probanden von einer erhöhten Fehlererwartung ausgehen mussten. Dieser Befund steht nicht in Einklang mit der zuvor genannten Theorie. Die Theorie des Verstärkungslernens postuliert, dass ein negatives Dopaminsignal hervorgerufen wird, wenn ein aktuelles Ereignis (z.B. das Ergebnis einer Handlung) schlechter ist als erwartet (Schultz et al., 1995), was für einen Fehler

zutreffen würde und was schließlich zur Generierung der ERN (und auch der Fb-ERN) führt. Bei einem Fehlerfeedback nach einer Antwort, die lediglich im falschen Zeitfenster erfolgt ist, fällt dieses Ereignis in jedem Fall schlechter aus, als zu erwarten war: es handelt sich hier um einen besonders unerwarteten Fehler, die Diskrepanz zwischen gegebener Antwort und Fehlerfeedback ist dementsprechend sehr hoch. Die besonders große Feedback-ERN nach *wrong-window* Fehlern steht somit in Einklang mit der Theorie des Verstärkungslernens. Für den zweiten Befund (hohe Fb-ERN nach tatsächlichen Fehlern in der schweren Farbbedingung, d.h. bei hoher Fehlererwartung), macht die Theorie des Verstärkungslernens eine gegenteilige Vorhersage. Sie besagt, dass eine hohe Fehlererwartung mit einer niedrigen (Fb-)ERN einhergeht, da hier die Erwartung einen Fehler zu machen (bzw. ein Fehlerfeedback zu erhalten) relativ hoch ist. Die Diskrepanz zwischen der Erwartungshaltung und der Realität (negative prediction error) ist demnach weniger stark ausgeprägt als in Situationen mit geringer Fehlererwartung. Unser Befund konnte diesbezüglich die Theorie des Verstärkungslernens nicht unterstützen. ERN und Fb-ERN verändern sich abhängig vom Lernprozess, der möglich ist (Holroyd et al., 2002). Holroyd et al. (2002) konnten in einem Versuch darlegen, dass die Fb-ERN generell größer war, wenn der Proband seinen Fehler nicht vorhersehen konnte, was auch auf unseren Versuchsaufbau zutreffen würde. Außerdem war die Fb-ERN größer für identische Reize, wenn der vorige Reiz als richtig, der darauffolgende gleichartige Reiz aber als falsch (negative Rückmeldung) bewertet wurde. Dies würde die große Fb-ERN für unerwartete Fehler in der schweren Bedingung in unserem Versuch erklären, insofern vorher eine korrekte Antwort stattgefunden hätte.

Weiter erfolgten Untersuchungen der Auswirkung affektiver bzw. motivationaler Faktoren, wie zuvor schon für die ERN anhand des Faktors „Fröhlichkeit“ geschehen war, auf die Fb-ERN. Hierzu diente abermals die Liste mit den Eigenschaftsworten, die uns Aufschluss über das Befinden der Probanden zum Zeitpunkt der Untersuchung geben sollte. Für die Fb-ERN analysierten wir den Einfluss des Faktors „Hilflosigkeit“ in der schweren Farbbedingung genauer, weil sich die Probanden gemäß unserer Daten in der schwierigen Farbbedingung deutlich hilfloser fühlten als in der leichten, wozu

vermutlich die Fehlerrückmeldung in der schwierigen Farbbedingung beigetragen hat; schließlich kam es hier zu Fehlerrückmeldungen, die für die Probanden nicht nachvollziehbar waren.

Wir fanden eine generell signifikant höhere Fb-ERN in der Gruppe, die sich selbst als besonders „hilflos“ beschrieb (= Mediengruppe 2). Aufgrund der Annahme, die ERN spiegelt die negative affektive Antwort auf Fehler wider (Luu et al., 2000, 2003) und aufgrund der Ähnlichkeit von ERN und Fb-ERN, kann man davon ausgehen, dass sich die „hilflose“ Gruppe in einer deutlicheren affektiven Notlage als die wenig hilflose Gruppe befand, was die größere Fb-ERN für diese Gruppe erklären könnte. Wie zuvor beschrieben, fiel die Fb-ERN in Mediengruppe 2 (hohe Hilflosigkeit) generell größer aus als in Mediengruppe 1. Dieser Effekt zeigte sich insgesamt unabhängig von der spezifischen Fehlerbedingung, das heißt er war sowohl für Falschantworten in der schwierigen vs. leichten Farbbedingung als auch für (unerwartete) „wrong-window“-Fehler statistisch nachweisbar. Darüber hinaus fiel aber auch die Interaktion der Fehlerbedingung mit dem Hilflosigkeitsrating signifikant aus: Ein Fehlererwartungseffekt (also ein Effekt der Farbbedingung) zeigte sich nach Mediansplit (Mediengruppe 1 = wenig hilflose Gruppe; Mediengruppe 2 = hilflose Gruppe) nur in der hilflosen Gruppe, wobei eine höhere Fb-ERN in der schweren Farbbedingung (= hohe Fehlererwartung) zu verzeichnen war. Darüber hinaus war auch der Effekt des „wrong-window Feedbacks“ (größere Fb-ERN nach wrong-window Fehlerfeedback im Vergleich zu Fehlerfeedback nach tatsächlichen Fehlern) tendenziell deutlicher ausgeprägt in Mediengruppe 2 (hohe Hilflosigkeit). Zusammenfassend war somit sowohl die Fb-ERN an sich als auch ihre Modulation durch die verschiedenen Fehlerbedingungen deutlicher in der hilflosen im Vergleich zur weniger hilflosen Gruppe zu sehen. Wie schon oben berichtet, ist es möglich, dass die affektive Notlage in der hilflosen Gruppe stärker ausgeprägt war, was sich in einer höheren Fb-ERN niederschlägt und sich auf alle Bedingungen, die die Fb-ERN zu beeinflussen vermögen, auswirkt. Interessant ist, dass sich in der Gruppe „geringe Fröhlichkeit“ die Effekte auf die antwortbezogene ERN in Zusammenhang mit den Einflussfaktoren Fehlererwartung und Interferenz ebenfalls stärker auswirkten als in der Gruppe „hohe

Fröhlichkeit“, was die zuvor dargestellte Annahme noch weiter unterstützt. In der Gruppe „hohe Fröhlichkeit“ hatten wir eine signifikant höhere antwortbezogene ERN (unabhängig von weiteren Einflussfaktoren) vorgefunden, was im Vergleich zu dem Befund einer generell höheren Fb-ERN in der hilflosen Gruppe, widersprüchlich erscheint. Hier muss der Unterschied zwischen ERN und Fb-ERN jedoch beachtet werden. Die ERN beschreibt ein internes Fehlerverarbeitungssignal, basiert also auf internen Verarbeitungsmechanismen und entsteht kurz nachdem eine Antwort gegeben wurde, unabhängig einer Rückmeldung auf diese gegebene Antwort. Die Fb-ERN hingegen beschreibt einen Fehlerverarbeitungsprozess, der auf externen Impulsen basiert. Die Probanden waren aufgrund des inkonsistenten Fehlerfeedbacks verunsichert bzw. hilflos und dadurch stark von diesem Fehlerfeedback abhängig, was dazu führte, dass sie auch verstärkt auf das Fehlersignal achten. Das könnte erklären, weshalb sich die Effekte einer generell höheren Fb-ERN in der hilflosen Gruppe abzeichneten, die dieses Feedback aufgrund ihrer Hilflosigkeit vermutlich auch verstärkt verarbeiteten. Auf der Grundlage der oben dargestellten Unterschiede zwischen ERN und Fb-ERN ist ersichtlich, dass die oben genannten Befunde einer generell höheren ERN in der fröhlichen Gruppe vs. einer generell höheren Fb-ERN in der hilflosen Gruppe sich nicht widersprechen.

4.3 Kritik und Ausblick

In unsere Studie konnten von 70 Versuchsteilnehmern 60 Probanden mit in die Endauswertung aufgenommen werden, da aufgrund zu stark Artefakt-belasteter EEG Daten oder einer zu geringen Fehleranzahl 10 Probanden von der weiteren Analyse ausgeschlossen werden mussten. Darüber hinaus gab es Substichproben für die Fehlerart mit 39 Probanden (da nicht ausreichend Doppelfehler bei allen Probanden vorlagen) als auch für die Interferenz (hier hatten wir in einer explorativen Analyse jeden Versuchsblock einzeln ausgewertet; die Versuchsgruppe bestand im 1. Block aus 34, im 2. und 3. Block aus 26 und im 4. Block aus 23 Probanden; darüber hinaus wurde eine letzte Stichprobe mit 14 Probanden analysiert, die sich aus der Schnittmenge der

Probanden ergab, die in allen Blöcken genug Segmente für eine Analyse der EEG-Daten aufwiesen, um sicherzustellen, dass differentielle Effekte der vorigen Analyse nicht ausschließlich auf Substichprobeneffekten beruhten). Diese teilweise geringe Anzahl an Versuchsteilnehmern könnte die Aussagekraft der Ergebnisse einschränken. Ein weiterer Kritikpunkt wäre die lange Versuchsdauer während dieser recht komplexen Aufgabenstellung. Es ist möglich, dass hierbei Effekte verloren gingen, da die Probanden den Task nicht mehr konzentriert bearbeiten konnten. Das zeigte sich auch bei der getrennten Analyse der einzelnen Aufgabenblöcke für die Interferenz, wo plötzlich Effekte zu sehen waren, die für die Gesamtaufgabe nicht nachweisbar waren. Auch ist zu kritisieren, dass unsere Pfeilstimuli die Fehlertypen nicht einheitlich wiedergaben; die Hand wurde durch offene oder geschlossene Pfeile festgelegt (ein neu zu erlernender Faktor), der Finger wurde durch die Pfeilrichtung variiert (ein bekannter bzw. geläufiger Stimulus). Dies könnte zu einem unterschiedlichen Schwierigkeitsgrad hinsichtlich der Fehlertypen geführt haben, und somit die Ergebnisse beeinflusst haben. Zuletzt sind Teile unserer Analysen als explorativ zu betrachten: Insbesondere die Ergebnisse zu Einflüssen unterschiedlicher Stimmungseffekte wurden ohne klare apriori Hypothesen und ohne Korrektur für multiples Testen berichtet. Daher sind weitere Studien nötig, um die Replizierbarkeit und Validität der Befunde zu bestätigen.

In unserer Untersuchung erfolgte die Gegenüberstellung der zentralen Theorien zur Fehlerverarbeitung und der ERN (die Fehlerentdeckungstheorie, die Konfliktverarbeitungstheorie und die Theorie des Verstärkungslernens). Anhand eines modifizierten Eriksen Flanker Tasks wurden Bedingungen geschaffen, die Modulationen der Fehlerart, Interferenz und Fehlererwartung zuließen und die Ausprägung der ERN in unterschiedlichem Maße beeinflussten, was uns erlaubte Aussagen zu den oben dargestellten Theorien zu treffen. Darüber hinaus erfolgte die Analyse des Einflusses der COMT-Genotypen auf die ERN. In einem explorativen Ansatz untersuchten wir außerdem den Einfluss motivationaler Faktoren auf die ERN. Anhand unserer Ergebnisse konnte keine der oben genannten Theorien vollkommen befürwortet oder abgelehnt werden. Übereinstimmungen fanden wir hinsichtlich der

Fehlerarten und der Fehlerentdeckungstheorie. Viele unserer Ergebnisse konnten wir anhand der Theorie des Verstärkungslernens erklären, so auch einige Befunde zur COMT. Zusammenfassend erhielten wir signifikante Einzelergebnisse für die ERPs, die anhand der Fehlerentdeckungstheorie und der Theorie des Verstärkungslernens erklärt werden konnten. Die Konfliktverarbeitungstheorie von Carter konnte durch unsere Befunde nicht erhärtet werden. Jede der beiden zuvor genannten Theorien erfasst offensichtlich Aspekte, die die Modulation der ERPs zu erklären vermag. Vermutlich muss jeder dieser Theorien eine gewisse Berechtigung zugesprochen werden. Da unsere Ergebnisse viele Übereinstimmungen zur Theorie des Verstärkungslernens aufwiesen, wäre es aus unserer Sicht empfehlenswert zusätzliche Analysen zur Bedeutung des dopaminergen Systems hinsichtlich Fehlerverarbeitungsprozessen durchzuführen.

5 Zusammenfassung

Hintergrund: Im Mittelpunkt dieser Arbeit standen Fehlererkennungs- und Fehlerverarbeitungsprozesse im ACC. Neurophysiologische Korrelate bilden hierbei ERPs, insbesondere die ERN. Zu Fehlerverarbeitungsprozessen und der funktionellen Bedeutung der ERPs in diesem Kontext existieren zahlreiche Theorien. Ziel unserer Arbeit war die Gegenüberstellung der drei zentralen Fehlertheorien (die Fehlerverarbeitungstheorie von Falkenstein et al. (1991), die Konfliktverarbeitungstheorie von Carter et al. (1998) und die Theorie des Verstärkungslernens von Holroyd & Coles (2002)) zur funktionellen Bedeutung der ERN. Dazu diente ein modifizierter Eriksen Flanker Task (EFT), in dem Bedingungen geschaffen wurden, für die sich aus den genannten Theorien unterschiedliche Vorhersagen ableiten ließen. So untersuchten wir die Ausprägung der ERPs nach Manipulation bzw. Variation der Fehlerart (Hand-, Finger- und Doppelfehler), der Stimulusinterferenz und der Fehlererwartung, die allesamt in ein und demselben EFT miteinander verwoben waren. Weiter analysierten wir die Auswirkung der COMT und deren Genotypen (homozygote Probanden für Methionin, homozygote Probanden für Valin und heterozygote Probanden) auf die ERPs. Die COMT spielt eine entscheidende Rolle im Dopaminhaushalt; Dopamin als zentraler Neurotransmitter ist hierbei bei Fehlerverarbeitungsprozessen bzw. im Zusammenhang mit Verstärkungslernen von Bedeutung. Ein weiterer Aspekt dieser Studie war die Betrachtung der Auswirkung emotionaler Aspekte auf die genannten ERPs.

Methode: Es wurden 70 gesunde Probanden rekrutiert, die neurophysiologisch, psychometrisch und genetisch getestet wurden. Es erfolgte eine Einzelmessung, an der die Probanden den modifizierten EFT, unter kontinuierlicher Ableitung eines EEGs, bearbeiteten, diverse Fragebögen ausfüllten (incl. einer Liste mit Eigenschaftswörtern die Aufschluss über das Befinden der Probanden geben sollte) und Blut, zur Bestimmung der COMT-Genotypen, abgenommen bekamen.

Ergebnisse: Unsere Ergebnisse zeigten häufige Übereinstimmungen zur Theorie des Verstärkungslernens auf. Die Fehlerverarbeitungstheorie von Falkenstein et al. (1991), die davon ausgeht, dass je stärker die geforderte von der tatsächlichen Antwort abweicht, desto stärker der entstehende Mismatch und desto größer die ERN (Falkenstein et al., 1998, 2000), konnte hinsichtlich der Fehlerart bestätigt werden, unter der Annahme, dass Fingerfehler einen größeren Mismatch erzeugen als Handfehler. Wir hatten die signifikant größte ERN bei Doppelfehlern und die kleinste ERN bei Handfehlern vorgefunden. Die Konfliktverarbeitungstheorie von Carter et al. (1998) besagt hingegen, dass je ähnlicher sich die geforderte und die tatsächlich gegebene (falsche) Antwort sind und je stärker die neuronale Repräsentation der korrekten Antwort ist (z.B. bei kongruenten Stimuli), desto stärker ist der nach einem Fehler resultierende Konflikt und desto größer ist entsprechend die generierte ERN. Dieses Modell macht demnach gegenteilige Voraussagen bezüglich der Auswirkung der Fehlerart und konnte durch unsere Ergebnisse nicht bestärkt werden. Auch hinsichtlich der Interferenz konnten wir diese Theorie nicht unterstützen, da wir keine konsistenten signifikanten Ergebnisse zur Modulation der ERN durch unterschiedliche Stimulusinterferenzen erhielten. Für die Modulation der Fehlererwartung erhielten wir ebenfalls keine signifikanten Ergebnisse, was unsere a priori Hypothese, eine höhere ERN bei niedriger Fehlererwartung vorzufinden (vgl. Theorie des Verstärkungslernens), widerlegte. Die COMT-Genotypen zeigten hingegen eine deutliche Modulation der ERN. Hier fand sich u.a. bei hoher Fehlererwartung eine niedrige ERN in der Met-Met-Gruppe, was durch die Theorie des Verstärkungslernens von Holroyd et al. (2002) erklärt werden konnte, die davon ausgeht, dass durch die Erwartungshaltung der Probanden die ERN moduliert wird. Auch der genau gegenläufige Befund einer hohen ERN bei hoher Fehlererwartung in der Val-Val Gruppe wurde anhand dieser Theorie zu erklären versucht. Hier hatte die Val-Val-Gruppe weniger Fehler in der schweren Farbbedingung gemacht, was die Erwartungshaltung dementsprechend moduliert haben könnte. Die Befunde zur Fb-ERN konnten nur bedingt anhand dieser Theorie erklärt werden; so erhielten wir eine signifikant größere Fb-ERN für unerwartete Fehler (wrong-window Fehler), was in Einklang zur Theorie des Verstärkungslernens steht.

Der Befund einer signifikant größeren (fehlerbasierten) Fb-ERN bei hoher Fehlererwartung hingegen stand dazu in deutlichem Widerspruch. Weiter zeigte sich ein deutlicher Einfluss motivationaler und affektiver Faktoren auf die ERN bzw. Fb-ERN. Hier fand sich eine signifikant erhöhte ERN in einer Subgruppe „hoch fröhlicher“ Probanden sowie eine signifikant erhöhte Fb-ERN in einer Subgruppe von Probanden, die während des Experiments besonders ausgeprägte Hilflosigkeit erlebten.

Die Befunde zur Pe standen mit den Ergebnissen zur ERN generell in Einklang. Die meisten Autoren geben analog zur ERN den Ursprung der Pe im ACC an (vgl. auch Van Veen & Carter, 2002), was die Gemeinsamkeit beider Komponenten verdeutlicht und in Einklang mit unseren Ergebnissen steht.

Schlussfolgerung: Da wir wesentliche Übereinstimmungen unserer Daten zur Theorie des Verstärkungslernens aufzeigen konnten, bzw. da wir viele unserer Ergebnisse durch diese Theorie erklären konnten, wären zusätzliche Untersuchungen genetischer Einflüsse auf die Fehlerverarbeitung aufgrund der Bedeutung des dopaminergen Systems für Fehlerverarbeitungsprozesse aus unserer Sicht durchaus erstrebenswert. Weil wir darüber hinaus Befunde erhielten, die die Fehlerentdeckungstheorie von Falkenstein unterstützten, wäre es interessant diese Theorie weiter zu untersuchen, bzw. Zusammenhänge zwischen der Theorie des Verstärkungslernens und eben dieser Theorie aufzuzeigen. Zwischen beiden Theorien scheinen gewisse Parallelen zu bestehen. So postuliert die Theorie des Verstärkungslernens, dass eine größere ERN generiert wird, wenn ein Ereignis schlechter ausfällt als erwartet (Holroyd et al., 2002), die Fehlerentdeckungstheorie sagt voraus, dass die ERN größer ist, wenn der Mismatch zwischen geforderter und tatsächlich gegebener Antwort größer ist (Falkenstein et al., 1998, 2000), was im übertragenen Sinne auch eine gewisse Erwartungshaltung implizieren könnte. Darüber hinaus wäre es interessant die Auswirkung motivationaler und affektiver Faktoren auf die ERN weiter zu erforschen, da wir in unserer explorativen Analyse deutliche Modulationen der ERN hinsichtlich der Stimmungslage der Probanden aufzeigen konnten.

6 Literaturverzeichnis

Allman, J. M., Hakeem, A., Erwin, J. M., Nimchinsky, E., & Hof, P. (2001). The anterior cingulate cortex. The evolution of an interface between emotion and cognition. *Ann N Y Acad Sci*, 935, 107-117.

Allport, D. A. (1980). Attention and performance. In G. Claxton (Ed.), *Cognitive psychology: New directions* (pp. 112-153). London: Routledge and Kegan Paul.

Bellebaum, C., Kobza, S., Thiele, S., & Daum, Irene (2010). It Was Not MY Fault: Event-Related Brain Potentials in Active and Observational Learning from Feedback. *Cereb. Cortex*, 20(12): 2874-2883.

Bench, C. J., Frith, C. D., Grasby, P. M., Friston, K. J., Paulesu, E., Frackowiak, R. S. & Dolan, R. J. (1993). Investigations of the functional anatomy of attention using the Stroop test. *Neuropsychologia*, 31, 907-922.

Berger, B., Gaspar, P., & Verney, C. (1991). Dopaminergic innervation of the cerebral cortex: unexpected differences between rodents and primates. *Trends Neurosci*, 14(1), 21-27.

Bernstein, P. S., Scheffers, M. K., & Coles, M. G. (1995). "Where did I go wrong?" A psychophysiological analysis of error detection. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 21(6), 1312-1322.

Blasi, G., Goldberg, T. E., Weickert, T., Das, S., Kohn, P., Zolnick, B., Bertolino, A., Callicott, J. H., Weinberger, D. R. & Mattay, V. S. (2006). Brain regions underlying response inhibition and interference monitoring and suppression. *Eur J Neurosci*, 23, 1658-1664.

Blasi, G., Mattay, V. S., Bertolino, A., Elvevag, B., Callicott, J. H., & Das, S. (2005). Effect of catechol-O-methyltransferase val(158)met genotype on attentional control. *Journal of Neuroscience*, 25(20), 5038-5045.

Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychol Rev*, 108(3), 624-652.

Braver, T. S., Barch, D. M., Gray, J. R., Molfese, D. L., & Snyder, A. (2001). Anterior cingulate cortex and response conflict: effects of frequency, inhibition and errors. *Cereb Cortex, 11*(9), 825-836.

Bush, G., Luu, P., & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends Cogn Sci, 4*(6), 215-222.

Bush, G., Vogt, B. A., Holmes, J., Dale, A. M., Greve, D., & Jenike, M. A. (2002). Dorsal anterior cingulate cortex: a role in reward-based decision making. *Proc Natl Acad Sci U S A, 99*(1), 523-528.

Bussey, T. J., Muir, J. L., Everitt, B. J., & Robbins, T. W. (1996). Dissociable effects of anterior and posterior cingulate cortex lesions on the acquisition of a conditional visual discrimination: Facilitation of early learning vs. impairment of late learning. *Behavioral Brain Research, 82*, 45-56.

Cabeza, R., & Nyberg, L. (2000). Imaging cognition II: An empirical review of 275 PET and fMRI studies. *J Cogn Neurosci, 12*(1), 1-47.

Carter, C. S., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (1999). The contribution of the anterior cingulate cortex to executive processes in cognition. *Rev Neurosci, 10*(1), 49-57.

Carter, C. S., Braver, T. S., Barch, D. M., Botvinick, M. M., Noll, D., & Cohen, J. D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science, 280*(5364), 747-749.

Carver, C. S., & White, T. L. (1994). Behavioral inhibition, behavioral activation, and affective responses to impending reward and punishment: The BIS/BAS scales. *Journal of Personality and Social Psychology, 67*, 319-333.

Cohen, J. D., Botvinick, M., & Carter, C. S. (2000). Anterior cingulate and prefrontal cortex: who's in control? *Nat Neurosci, 3*(5), 421-423.

Cohen, J. D., & Ranganath, C. (2007). Reinforcement Learning Signals Predict Future Decisions. *Journal of Neuroscience, 27*(2): 371-378.

Coles, M. G., Scheffers, M. K., & Fournier, L. (1995). Where did you go wrong? Errors, partial errors, and the nature of human information processing. *Acta Psychol (Amst)*, *90*(1-3), 129-144.

Coles, M. G., Scheffers, M. K., & Holroyd, C. B. (2001). Why is there an ERN/Ne on correct trials? Response representations, stimulus-related components, and the theory of error-processing. *Biol Psychol*, *56*(3), 173-189.

Cox, B. J., Enns, M. W., & Clara, I. P. (2002). The multidimensional structure of perfectionism in clinically distressed and college student samples. *Psychol Assess*, *14*(3), 365-373.

Dehaene, S., Posner, M. I., & Tucker, D. M. (1994). Localization of a neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, *5*, 303-305.

Devinsky, O., Morrell, M. J., & Vogt, B. A. (1995). Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain*, *118* (Pt 1), 279-306.

Durston, S., Thomas, K. M., Worden, M. S., Yang, Y., & Casey, B. J. (2002). The effect of preceding context on inhibition: an event-related fMRI study. *Neuroimage*, *16*(2), 449-453.

Egan, M. F., Goldberg, T. E., Kolachana, B. S., Callicott, J. H., Mazzanti, C. M., & Straub, R. E. (2001). Effect of COMT Val(108/158) Met genotype on frontal lobe function and risk for schizophrenia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(12), 6917-6922.

Ehlis, A. C., Baehne, C. G., Jacob, C. P., Herrmann, M. J., Fallgatter, A. J. (2008). Reduced lateral prefrontal activation in adult patients with attention-deficit/ hyperactivity disorder (ADHS) during a working memory task: A functional near-infrared spectroscopy (fNIRS) study. *Journal of Psychiatric Research*, *42*, 1060-1067.

Ehlis, A. C., Zielasek, J., Herrmann, M. J., Ringel, T., Jacob, C., Wagener, A. & Fallgatter, A. J. (2005). Evidence for unaltered brain electrical topography during prefrontal response control in cycloid psychoses. *Int J Psychophysiol*, *55*, 165-178.

Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception and Psychophysics*, *16*, 143-149.

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., & Hoorman, J., (1996). Differential processing of motor errors. In: Ogura, C., Koga, Y., Shimokochi, M. (Eds.), *Recent Advances in Event-Related Brain Potential Research (EEG Supplement 45)* (pp. 579-585). Amsterdam: Elsevier.

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., & Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 78(6), 447-455.

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoorman, J., & Blanke, L. (1990). Effects of errors in choice reaction tasks on the ERP under focused and divided attention. In C. H. M. Brunia, A. W. K. Gaillard, & A. Kok (Eds.), *Psychophysiological brain research* (Vol. 1, pp. 192-195). Tilburg, the Netherlands: Tilburg University Press.

Falkenstein, M., Hoormann, J., Christ, S., & Hohnsbein, J. (2000). ERP components on reaction errors and their functional significance: a tutorial. *Biol Psychol*, 51(2-3), 87-107.

Fallgatter, A. J., Herrmann, M. J., Roemmler, J., Ehlis, A. C., Wager, A., & Heidrich, A. (2004). Allelic variation of serotonin transporter function modulates the brain electrical response for error processing. *Neuropsychopharmacology*, 29(8), 1506-1511.

Frank, M. J., D'Lauro, C., & Curran, T. (2007). Cross-task individual differences in error processing: neural, electrophysiological, and genetic components. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 7(4), 297-308.

Frank, M. J., Worocho, B. S., & Curran, T. (2005). Error-related negativity predicts reinforcement learning and conflict biases. *Neuron*, 47(4), 495-501.

Frost, R. O., Heimberg, R. G., Holt, C. S., Mattia, J. I., & Neubauer, A. L. (1993). A comparison of two measures of perfectionism. *Personality and Individual Differences*, 14, 119-126.

Gabriel, M. (1993). Discriminative avoidance learning: A model system. In B. A. Vogt & Gabriel (Eds.), *Neurobiology of cingulate cortex and limbic thalamus: A comprehensive handbook* (478-523). Boston: Birkhauser.

Garavan, H., Ross, T. J., Murphy, K., Roche, R. A., & Stein, E. A. (2002). Dissociable executive functions in the dynamic control of behavior: inhibition, error detection, and correction. *Neuroimage*, *17*(4), 1820-1829.

Garavan, H., Ross, T. J., & Stein, E. A. (1999). Right hemispheric dominance of inhibitory control: an event-related functional MRI study. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *96*(14), 8301-8306.

Gaspar, P., Berger, B., Febvret, A., Vigny, A., & Henry, J. P. (1989). Catecholamine innervation of the human cerebral cortex as revealed by comparative immunohistochemistry of tyrosine hydroxylase and dopamine-beta-hydroxylase. *J Comp Neurol*, *279*(2), 249-271.

Gehring, W. J., Coles, M. G. H., Meyer, D. E., & Donchin, E. (1990). The error related negativity: An event-related brain potential accompanying errors. *Psychophysiology*, *27*, S34.

Gehring, W. J., Goss, B., Coles, M. G. H., Meyer, D. E., & Donchin, E. (1993). A neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, *4*, 385-390.

Gehring, W. J., Himle, J., & Nisenson, L. G. (2000). Action-monitoring dysfunction in obsessive-compulsive disorder. *Psychol Sci*, *11*(1), 1-6.

Gogos, J. A., Morgan, M., Luine, V., Santha, M., Ogawa, S., & Pfaff, D., (1998). Catechol-O-methyltransferase-deficient mice exhibit sexually dimorphic changes in catecholamine levels and behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*(17), 9991-9996.

Haber, S. N., & Fudge, J. L. (1997). The primate substantia nigra and VTA: integrative circuitry and function. *Crit Rev Neurobiol*, *11*(4), 323-342.

Hajcak, G., McDonald, N., & Simons R. F. (2004). Error-Related Psychophysiology and Negative Affect. *Brain and cognition*, *56*(2), 189-97.

Hajcak, G., Moser, J. S., Yeung, N., & Simons, R. F. (2005). On the ERN and the significance of errors. *Psychophysiology*, *42*(2), 151-160.

Heil, M., Osman, A., Wiegelmann, J., Rolke, B., & Henninghausen, E. (2000). N200 in the Eriksen-Task: Inhibitory executive processes? *Journal of Psychophysiology*, *14*, 218-225.

Heinz, A., & Smolka, M. N. (2006). The effects of catechol O-methyltransferase genotype on brain activation elicited by affective stimuli and cognitive tasks. *Rev Neurosci*, *17*(3), 359-367.

Herrmann, M. J., Rommler, J., Ehlis, A. C., Heidrich, A., & Fallgatter, A. J. (2004). Source localization (LORETA) of the error-related-negativity (ERN/Ne) and positivity (Pe). *Brain Res Cogn Brain Res*, *20*(2), 294-299.

Higgins, J. R., & Angel, R. W. (1970). Correction of errors without sensory feedback. *Journal of Experimental Psychology*, *84*, 412-416.

Holroyd, C. B., & Coles, M. G. (2002). The neural basis of human error processing: reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychol Rev*, *109*(4), 679-709.

Holroyd, C. B., Dien, J., & Coles, M. G. (1998). Error-related scalp potentials elicited by hand and foot movements: evidence for an output-independent error-processing system in humans. *Neurosci Lett*, *242*(2), 65-68.

Holroyd, C. B., Nieuwenhuis, S., Yeung, N., & Cohen, J. D. (2003). Errors in reward prediction are reflected in the event-related brain potential. *Neuroreport*, *14*(18), 2481-2484.

Holroyd, C. B., Nieuwenhuis, S., Yeung, N., Nystrom, L., Mars, R. B., & Coles, M. G. (2004). Dorsal anterior cingulate cortex shows fMRI response to internal and external error signals. *Nat Neurosci*, *7*(5), 497-498.

Horn, N. R., Dolan, M., Elliott, R., Deakin, J. F., & Woodruff, P. W. (2003). Response inhibition and impulsivity: an fMRI study. *Neuropsychologia*, *41*(14), 1959-1966.

Johannes, S., Wieringa, B. M., Nager, W., Dengler, R., & Munte, T. F. (2001). Oxazepam alters action monitoring. *Psychopharmacology (Berl)*, *155*(1), 100-106.

Kiehl, K. A., Liddle, P. F., & Hopfinger, J. B. (2000). Error processing and the rostral anterior cingulate: an event-related fMRI study. *Psychophysiology*, *37*(2), 216-223.

Klein, T. A., Neumann, J., Reuter, M., Hennig, J., von Cramon, D. Y., & Ullsperger, M. (2007). Genetically determined differences in learning from errors. *Science*, *318*, 1642-1645.

Kopp, B., Mattler, U., Goertz, R., & Rist, F. (1996). N2, P3 and the lateralized readiness potential in a nogo task involving selective response priming. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, *99*, 19-27.

Kopp, B., Rist, F., & Mattler, U. (1996). N200 in the flanker task as a neurobehavioral tool for investigating executive control. *Psychophysiology*, *33*(3), 282-294.

Lachman, H. M., Papolos, D. F., Saito, T., Yu, Y. M., Szumlanski, C. L., & Weinshilboum, R. M. (1996). Human catechol-O-methyltransferase pharmacogenetics: Description of a functional polymorphism and its potential application to neuropsychiatric disorders. *Pharmacogenetics*, *6*(3), 243-250.

Lange, J. J., Wijers, A. A., Mulder, L. J., & Mulder, G. (1998). Color selection and location selection in ERPs: differences, similarities and 'neural specificity'. *Biol Psychol*, *48*(2), 153-182.

Larson, M. J., Perlstein, W. M., Stigge-Kaufmann, D., Kelly, K. G., & Dotson, V. M. (2006). Affective context-induced modulation of the error-related negativity. *Neuroreport*, *17*, 329-333.

Leuthold, H., & Sommer, W. (1999). ERP correlates of error processing in spatial S-R compatibility tasks. *Clin Neurophysiol*, *110*(2), 342-357.

Liddle, P. F., Kiehl, K. A., & Smith, A. M. (2001). Event-related fMRI study of response inhibition. *Hum Brain Mapp*, *12*(2), 100-109.

Liotti, M., Woldorff, M. G., Perez, R., & Mayberg, H. S. (2000). An ERP study of the temporal course of the Stroop color-word interference effect. *Neuropsychologia*, *38*(5), 701-711.

Luu, P., Collins, P., & Tucker, D. M. (2000). Mood, personality, and self-monitoring: negative affect and emotionality in relation to frontal lobe mechanisms of error monitoring. *J Exp Psychol Gen*, *129*(1), 43-60.

Luu, P., Flaisch, T., & Tucker, D. M. (2000). Medial frontal cortex in action monitoring. *Journal of Neuroscience*, *20*(1), 464-469.

Luu, P., Tucker, D. M., Derryberry, D., Reed, M., & Poulsen, C. (2003). Electrophysiological responses to errors and feedback in the process of action regulation. *Psychol Sci*, *14*(1), 47-53.

MacLeod, C. M. (1991). Half century of research on the Stroop effect: an integrative review. *Psychol Bull*, *109*, 163-203.

Maier, M. E., & Steinhauser, M. (2013). ERN and error types. Updating Expected Action Outcome in the Medial Frontal Cortex Involves an Evaluation of Error Type. *Journal of Neuroscience*, *33*(40), 15705-15709.

Menon, V., Adelman, N. E., White, C. D., Glover, G. H., & Reiss, A. L. (2001). Error-related brain activation during a Go/NoGo response inhibition task. *Hum Brain Mapp*, *12*(3), 131-143.

Merz, J., Lehl, S., Galster, V., & Erzigkeit, H. (1975). [The multiple selection vocabulary test (MSVT-B)--an accelerated intelligence test], *Psychiatr Neurol Med Psychol (Leipz)* (Vol. 27, pp. 423-428).

Meyer-Lindenberg, A., Straub, R. E., Lipska, B. K., Verchinski, B. A., Goldberg, T., & Callicott, J. H. (2007). Genetic evidence implicating DARPP-32 in human frontostriatal structure, function, and cognition. *Journal of Clinical Investigation*, *117*(3), 672-682.

Miltner, W. H. R., Braun, C. H., & Coles, M. G. H. (1997). Event-related brain potentials following incorrect feedback in a time-estimation task: Evidence for a „generic“ neural system for error detection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*, 788-798.

Mohanty, A., Engels, A. S., Herrington, J. D., Heller, W., Ho, M. H., Banich, M. T., Webb, A. G., Warren, S. L. & Miller, G. A. (2007). Differential engagement of anterior cingulate cortex subdivisions for cognitive and emotional function. *Psychophysiology*, *44*, 343-351.

Montague, P. R., Dayan, P., & Sejnowski, T. J. (1996). A framework for mesencephalic dopamine systems based on predictive Hebbian learning. *Journal of Neuroscience*, *16*(5), 1936-1947.

Mueller, S. V., Moeller, J., Rodriguez-Fornells, A., & Muentel, T. F. (2005). Brain potentials to self-generated and external information used for performance monitoring. *Clinical Neurophysiology*, *116*, 63-74.

Nash, K., Prentice, M., Hirsh, J., McGregor, I., & Inzlicht, M. (2013). Muted neural response to distress among securely attached people. *Journal of Vision* *13*(8), 10.

Neumann, O. (1987). Beyond capacity: A functional view of attention. In H. Heuer & A. F. Sanders (Eds.), *Perspectives on perception and action* (pp. 395-419). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Nieuwenhuis, S., Holroyd, C. B., Mol, N. & Coles, M. G. (2004). Reinforcement-related brain potentials from medial frontal cortex: origins and functional significance. *Neurosci Biobehav Rev*, *28*, 441-448.

Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K. R., Blom, J., Band, G. P., & Kok, A. (2001). Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: evidence from an antisaccade task. *Psychophysiology*, *38*(5), 752-760.

Nieuwenhuis, S., Yeung, N., van den Wildenberg, W., & Ridderinkhof, K. R. (2003). Electrophysiological correlates of anterior cingulate function in a go/no-go task: effects of response conflict and trial type frequency. *Cogn Affect Behav Neurosci*, *3*(1), 17-26.

Niki, H., & Watanabe, M. (1979). Prefrontal and cingulate unit activity during timing behavior in the monkey. *Brain Res*, *171*(2), 213-224.

Nocjar, C., Roth, B. L., & Pehek, E. A. (2002). Localization of 5-HT_{2A} receptors on dopamine cells in subnuclei of the midbrain A10 cell group. *Neuroscience*, *111*(1), 163-176.

Norman, D. A., & Shallice, T. (1986). Attention to action: Willed and automatic control of behaviour. In R. J. Davidson, G. E. Schwartz, & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and self-regulation* (pp. 1-18). New York: Plenum.

O'Connell, R. G., Dockree, P. M., Bellgrove, M. A., Kelly, S. P., Hester, R., & Garavan, H. (2007). The role of cingulate cortex in the detection of errors with and without awareness: a high-density electrical mapping study. *European Journal of Neuroscience*, 25(8), 2571-2579.

Orr, J. M. & Carrasco, M. (2011). The Role of the Error Positivity in the Conscious Perception of Errors. *J Neurosci*, 31(16): 5891-5892.

Pailing, P. E., & Segalowitz, S. J. (2004). The error-related negativity as a state and trait measure: Motivation, personality, and ERPs in response to errors. *Psychophysiology*, 41(1), 84-95.

Peter, E., Clayson, A. C., & Larson, M. J. (2011). The effects of induced state negative affect on performance monitoring processes. *Soc Cogn Affect Neurosci*, doi: 10.1093/scan/nsr040.

Picard, N. & Strick, P. L. (1996). Motor areas of the medial wall: a review of their location and functional activation. *Cereb Cortex*, 6, 342-353.

Posner, M. I., & Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends Neurosci*, 17(2), 75-79.

Posner, M. I., Petersen, S. E., Fox, P. T., & Raichle, M. E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, 240(4859), 1627-1631.

Quintana, S. M. & Maxwell, S. E. (1994). A Monte Carlo comparison of seven ϵ -adjustment procedures in repeated measures designs with small sample sizes. *Journal of Statistics Education*, 19, 57-71.

Raichle, M. E., Fiez, J. A., Videen, T. O., MacLeod, A. M., Pardo, J. V., & Fox, P. T. (1994). Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning. *Cereb Cortex*, 4(1), 8-26.

Ridderinkhof, K. R., Nieuwenhuis, S., Hajcak, G., van den Wildenberg, W., & Burle, B. (2004). Suboptimal action monitoring in mediofrontal cortex results in performance declines. Poster presented at the 11th annual meeting of the Cognitive Neuroscience Society, San Francisco, March.

Rubia, K., Russell, T., Overmeyer, S., Brammer, M. J., Bullmore, E. T., & Sharma, T. (2001). Mapping motor inhibition: conjunctive brain activations across different versions of go/no-go and stop tasks. *Neuroimage*, *13*(2), 250-261.

Ruchsow, M., Grothe, J., Spitzer, M., & Kiefer, M. (2002). Human anterior cingulate cortex is activated by negative feedback: evidence from event-related potentials in a guessing task. *Neurosci Lett*, *325*(3), 203-206.

Ruiz, M. H., Huebl, J., Schönecker, T., Kupsch, A., Yarrow, K., Krauss, J. K., Schneider, G. H., & Kühn, A. A. (2013). Involvement of Human Internal Globus Pallidus in the Early Modulation of Cortical Error-Related Activity. *Cereb Cortex* (Epub ahead of print).

Scheffers M. K., & Coles M. G. H. (2000). Performance Monitoring in a Confusing World: Error-Related Brain Activity, Judgement of Response Accuracy, and Types of Errors. *Journal of Experimental Psychology*, *26*, 141-151.

Scherg, M. (1990). Fundamentals of dipole source potential analysis. In F. Grandori, M. Hoke, & G. L. Romani (Eds.), *Auditory evoked magnetic fields and electric potentials* (pp. 40-69). Basel, Switzerland: Karger.

Scherg, M., & Picton, T. W. (1991). Separation and identification of event-related potential components by brain electric source analysis. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, *42*, 24-37.

Schultz, W., Romo, R., Ljungberg, T., Mirenowietz, J. Hollerman, J. R., & Dickinson, A. (1995). Reward-related signals carried by dopamine neurons. In J. Houk, J. Davis, & D. Beiser (Eds.), *Models of information processing in the basal ganglia* (pp. 233-248). Cambridge, MA: MIT Press.

Steinhauser, M. & Yeung, N. (2010). Decision processes in human performance monitoring. *J Neurosci*, *30*, 15643-15653.

Taylor, S. F., Kornblum, S., Minoshima, S., Oliver, L. M., & Koeppe, R. A. (1994). Changes in medial cortical blood flow with a stimulus-response compatibility task. *Neuropsychologia*, *32*(2), 249-255.

Teasdale, J. D., Howard, R. J., Cox, S. G., Ha, Y., Brammer, M. J., & Williams, S. C. (1999). Functional MRI study of the cognitive generation of affect. *Am J Psychiatry*, *156*(2), 209-215.

Teper, R., & Inzlicht, M. (2013). Meditation, mindfulness and executive control: the importance of emotional acceptance and brain-based performance monitoring. *Soc Cogn Affect Neurosci* *8*(1), 85-92.

Ullsperger, M., & von Cramon, D. Y. (2001). Subprocesses of performance monitoring: a dissociation of error processing and response competition revealed by event-related fMRI and ERPs. *Neuroimage*, *14*(6), 1387-1401.

Ullsperger, M., Harsay H. A., Wessel, J. R., & Ridderinkhof K. R. (2010). Conscious perception of errors and its relation to the anterior insula. *Brain Struct Funct*, *214*, 629-643.

van der Helden, J., Boksem, M. A. S., & Blom, J. H. G. (2010). The Importance of Failure: Feedback-Related Negativity Predicts Motor Learning Efficiency. *Cereb Cortex* *20*(7): 1596-1603.

Van 't Ent, D., & Apkarian, P. (1999). Motoric response inhibition in finger movement and saccadic eye movement: a comparative study. *Clin Neurophysiol*, *110*(6), 1058-1072.

van Veen, V., & Carter, C. S. (2002). The anterior cingulate as a conflict monitor: fMRI and ERP studies. *Physiol Behav*, *77*(4-5), 477-482.

Vidal, F., Burle, B., Bonnet, M., Grapperon, J., & Hasbroucq, T. (2003). Error negativity on correct trials: a reexamination of available data. *Biol Psychol*, *64*(3), 265-282.

Vidal, F., Hasbroucq, T., Grapperon, J., & Bonnet, M. (2000). Is the 'error negativity' specific to errors? *Biol Psychol*, *51*(2-3), 109-128.

Vogt, B. A., Finch, D. M., & Olson, C. R. (1992). Functional heterogeneity in cingulate cortex: the anterior executive and posterior evaluative regions. *Cereb Cortex*, *2*(6), 435-443.

Weinberger, D. R., Egan, M. A., Goldberg, T. E., Kolachana, B. S., Callicot, J. H., Mazzanti, C. M., Straub, R. E., & Goldman, D. (2001). Effect of COMT Val^{108/158}Met genotype on frontal lobe function and risk for schizophrenia. *PANS*, *98*(12), 6917-6922.

Weissman, D. H., Gopalakrishnan, A., Hazlett, C. J., & Woldorff, M. G. (2005). Dorsal anterior cingulate cortex resolves conflict from distracting stimuli by boosting attention toward relevant events. *Cereb Cortex*, *15*(2), 229-237.

Wessel, J. R., Danielmeier, C., Morton, J. B. & Ullsperger, M. (2012). Surprise and Error: Common Neuronal Architecture for the Processing of Errors and Novelty. *Journal of Neuroscience*, *32*(22): 7528-7537.

West, R., & Travers, S. (2008). Tracking the temporal dynamics of updating cognitive control: an examination of error processing. *Cereb Cortex*, *18*, 1112-1124.

Whalen, P. J., Bush, G., McNally, R. J., Wilhelm, S., McInerney, S. C., & Jenike, M. A. (1998). The emotional counting Stroop paradigm: a functional magnetic resonance imaging probe of the anterior cingulate affective division. *Biol Psychiatry*, *44*(12), 1219-1228.

Williams, S. M., & Goldman-Rakic, P. S. (1993). Characterization of the dopaminergic innervation of the primate frontal cortex using a dopamine-specific antibody. *Cereb Cortex*, *3*(3), 199-222.

Wijers, A. A., Mulder, G., Okita, T., Mulder, L. J., & Scheffers, M.K. (1989). Attention to color: an analysis of selection, controlled search, and motor activation, using event-related potentials. *Psychophysiology*, *26*(1), 89-109.

Wiswede, D., Münte, T. F., & Rüssler, J. (2009). Negative affect induced by derogatory verbal feedback modulates the neural signature of error detection. *Soc Cogn Affect Neurosci* *4*(3): 227-237.

Yeung, N., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (2004). The neural basis of error detection: conflict monitoring and the error-related negativity. *Psychol Rev*, *111*(4), 931-959.

7 Anhang

Abschluss-Befragung

Bitte geben Sie auf den nachfolgenden Skalen an, wie Sie sich im Verlauf des gerade durchgeführten Experiments gefühlt haben. Wie deutlich trafen die folgenden Zustandsbeschreibungen während der Versuchsdurchführung auf Sie zu?

Während der Durchführung des Experiments fühlte ich mich:

	gar nicht			mäßig			stark		
- angestrengt	<input type="radio"/>								
- hilflos	<input type="radio"/>								
- konzentriert	<input type="radio"/>								
- motiviert	<input type="radio"/>								
- frustriert	<input type="radio"/>								
- müde	<input type="radio"/>								
- ärgerlich	<input type="radio"/>								
- aufgeregt	<input type="radio"/>								
- ängstlich	<input type="radio"/>								
- fröhlich	<input type="radio"/>								
- unruhig	<input type="radio"/>								

Haben Sie eine Vermutung nach welchem Kriterium Ihre Antworten in der „schwierigen“ Farbbedingung als richtig oder falsch bewertet wurden? Bitte spekulieren Sie:

Wie stark trafen die folgenden Zustandsbeschreibungen bei Durchgängen der „**schwierigen**“ Farbbedingung auf Sie zu?

Bei Durchgängen der „schwierigen“ Farbbedingung fühlte ich mich:

	gar nicht			mäßig			stark		
- angestrengt	<input type="radio"/>								
- hilflos	<input type="radio"/>								
- konzentriert	<input type="radio"/>								
- motiviert	<input type="radio"/>								
- frustriert	<input type="radio"/>								
- ärgerlich	<input type="radio"/>								

Und eine letzte Frage: Wie stark trafen die folgenden Zustandsbeschreibungen bei Durchgängen der „**einfachen**“ Farbbedingung auf Sie zu?

Bei Durchgängen der „einfachen“ Farbbedingung fühlte ich mich:

	gar nicht			mäßig			stark		
- angestrengt	<input type="radio"/>								
- hilflos	<input type="radio"/>								
- konzentriert	<input type="radio"/>								
- motiviert	<input type="radio"/>								
- frustriert	<input type="radio"/>								
- ärgerlich	<input type="radio"/>								
